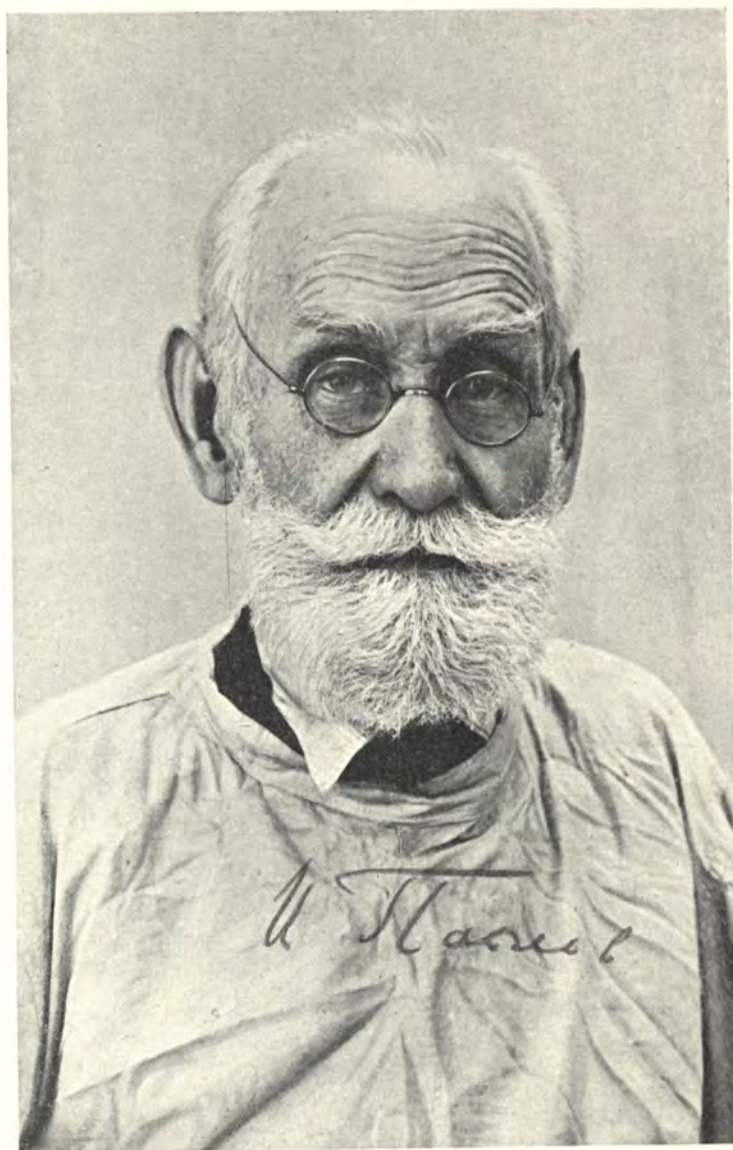


L. Lieke

18745

WYKŁADY O CZYNNOŚCI MÓZGU



I. P. PAWŁOW

I. P. PAWŁOW
CZŁONEK AKADEMII NAUK

WYKŁADY O CZYNNOŚCI MÓZGU

Nr. inw......

WARSZAWA — 1938

TOWARZYSTWO WYDAWNICZE „RÓJ”

Biblioteka
Jan Boleży Osty.
In. M. Białogł.

inw. 69

LEKCI O PRACIE

LEKCI O PRACIE BOLSZICH
POMOCNIKÓW GŁÓWNYCH MOZGA

TLUMACZYŁ
STEFAN MILLER

1931

ŚWIĘTEJ PAMIĘCI
syna mojego WIKTORA
poświęcam tę pracę —
owoc 25-letnich nieustających
rozmyślań

PRZEDMOWA

Na wiosnę roku 1924, w Akademii Wojskowo-Lekarskiej, przed audytorium lekarzy i przyrodników usiłowałem w szeregu wykładów przedstawić w sposób pełny i systematyczny nasz ówczesny, niemal 25-letni dorobek pracy nad korą mózgową psa. Wykłady te zostały zastenografowane i miałem zamiar następnie je opublikować. Gdy jednak zacząłem przeglądać notatki stenograficzne, doszedłem do wniosku, że wykład mój nie jest zadawalający i wziąłem się do jego gruntownej przeróbki. Zajęło mi to półtora roku, w czasie którego w zarządzanych przeze mnie laboratoriach trwała ożywiona praca nad tym samym przedmiotem. Przez ten czas niektóre dane faktyczne, zawarte w opracowanych już wykładach, zostały znacznie zmienione i poprawione. W wydawanej obecnie książce pozostawiam wszystko tak, jak było pierwotnie napisane, mając umyślnie na względzie, aby podając w zakończonych później wykładach najnowsze wyniki, jaskrawiej uwydatnić specjalne właściwości pracy w naszej dziedzinie.

Ograniczyłem się w tych wykładach do podania naszego materiału faktycznego pomijając prawie zupełnie literaturę przedmiotu. Całkowite opracowanie literatury dotyczącej tego tematu zwiększyło by moją pracę, która i bez tego była niełatwa. Prócz tego zaś pragnąłem trafniej przedstawić przedmiot w tej postaci, w jakiej go sobie sam wyobrażałem. W przeciwnym wypadku musiałbym uwzględnić inne zapatrywania, inny sposób stawiania zagadnień, musiałbym zestawiać fakty sprzeczne, bronić jedno, krytykować inne i t. d. Oczywiście, w naszym materiale nie brak powtórzeń faktów otrzymanych przez innych autorów, lecz zagadnienie priorytetu nie interesowało nas, gdyż byliśmy głęboko przekonani, że w tej dziedzinie istnieje dość możliwości i przestrzeni dla wszystkich, którzy z nią mają do czynienia. Jednocześnie wierzyliśmy gorąco, w niezwykle tryumf pracy badawczej, gdy program jej zostanie rozszerzony przez współudział innych badaczy, wnoszących inne zapatrywania, inne stawianie zagadnień, inną pomysłowość w układaniu doświadczeń itd.

Pozostaje mi wypełnić dług wdzięczności. Serdeczne dzięki składam wszystkim moim współpracownikom, którzy połączyli swą

uociwą pracę z moją pracą we wspólnej sprawie. Jeżeli pobudzałem, kierowałem i zespałem naszą wspólną pracę, to z kolei, sam stale znajdowałem się pod wpływem spostrzegawczości i pomysowości mych współpracowników. W dziedzinie myśli, przy stałym obcowaniu umysłowym, jest rzeczą wątpliwą, aby dało się rozgraniczyć ściśle to, co należy do jednego, a co do drugiego. Za to każdego ogarnia zadowolenie i radość z powodu świadomości własnego udziału w ogólnym wyniku.

12 lipca 1926 roku.

PRZEDMOWA DO DRUGIEGO WYDANIA

Pierwsze wydanie tej książki rozeszło się nieoczekiwanie szybko. Mógłbym wprowadzić już, na podstawie trwającej nadal działalności mych pracowni, dokonać w nowym wydaniu pewnych zmian i uzupełnień. Niestety, stoi temu na przeszkodzie choroba, którą jestem obecnie złożony. Nie pozostaje mi nic innego, jak mieć nadzieję, że w trzecim wydaniu, jeżeli się takowe ukaże, będę miał możliwość doprowadzić treść książki do całkowitej zgody z naszym materiałem laboratoryjnym. W tym wydaniu dokonano tylko pewnych technicznych ulepszeń, poprawiono nieliczne błędy i uzupełniono spis prac moich współpracowników.

Maj 1927 rok.

WYKŁAD PIERWSZY

Uzasadnienie i historia podstawowej metodyki badania kory mózgowej. — Pojęcie odruchu. — Różnorodność odruchów. — Czynność sygnalizacyjna kory mózgowej jako jej ogólna charakterystyka fizjologiczna.

Niezwykle uderzające jest następujące zestawienie faktów. Kora mózgowa, ta najwyższa część ośrodkowego układu nerwowego, jest tworem, który ze względu na swe wymiary daje dużo do myślenia. Prócz tego twór ten posiada niezwykle skomplikowaną strukturę: składa się z miliarda (u człowieka z miliardów) komórek, tj. ośrodków, czyli ognisk czynności nerwowej. Komórki te, różne co do wielkości, kształtu i położenia, łączą się niezliczonymi rozgałęzieniami swych wypustek. Owa złożona budowa kory mózgowej nasuwa oczywiście przypuszczenie, że narząd ten posiada również niezmiernie skomplikowaną funkcję. Wydawałoby się przeto, że dla fizjologa otwiera się tu nieograniczone pole badania. To jedno. Po drugie, proszę sobie wyobrazić psa, towarzysza i przyjaciela człowieka jeszcze z czasów przedhistorycznych, w tych różnorodnych rolach, jakie spełnia w życiu: jako myśliwego, stróża itd. Wiemy, że całe jego skomplikowane zachowanie się, jego wyższa czynność nerwowa (albowiem, któż będzie przeczył, iż jest to wyższa czynność nerwowa) jest związana głównie z korą mózgową. Jeżeli usuwamy psu korę mózgową (Goltz, a po nim inni), nie nadaje się on nie tylko do spełniania tych ról, o których dopiero co wspomniałem, lecz nie nadaje się również dla samego siebie. To ciężki kaleka, który bez postronnej pomocy skazany jest na śmierć. Tak więc, zarówno budowa, jak i przejawy czynności kory mózgowej dają wyobrażenie o tym, jak wielka praca fizjologiczna przypada jej w udziale.

A człowiek? Czyż cała jego wyższa działalność nie jest związana ściśle z prawidłową budową i czynnością kory mózgowej! Gdy tylko złożona budowa jego kory ulegnie zepsuciu lub uszkodzeniu, człowiek też staje się kaleką — nie może żyć swobodnie wśród swych bliźnich, na równi z nimi, lecz musi być izolowany.

I oto ów nie dający się wprost ogarnąć ogrom czynności kory mózgowej znajduje się w zadziwiającym kontraście z treścią dzisiejszej fizjologii tego narządu. Do 70-go roku ubiegłego stulecia nie było wogóle żadnej fizjologii kory mózgowej; kora była dla fi-

zjologa czymś niedostępnym. W tym to roku dopiero po raz pierwszy udało się Fritschowi i Hitzigowi zastosować dla jej badania zwykłe metody fizjologiczne, polegające na drażnieniu i uszkodzaniu. Przy drażnieniu określonych miejsc kory mózgowej regularnie występują skurcze w określonych zespołach mięśni szkieletowych (okolica ruchowa kory). Po usunięciu tych miejsc powstają zaburzenia normalnej czynności odpowiednich zespołów mięśniowych.

Następnie, wkrótce potem, H. Munk i Ferrier wykazali, że i inne części kory mózgowej, które jak gdyby nie poddawały się sztucznemu drażnieniu, również są wyodrębnione pod względem funkcjonalnym. Usunięcie, ekstyrpacja tych części prowadzi do określonych defektów czynności pewnych organów recepcyjnych, jak oka, ucha i skóry.

Liczni autorzy pracowali i aż do dzisiejszych czasów pracują niezwykle pilnie nad zbadaniem tych faktów. Temat zyskał na ścisłości i został wzbogacony w szczegóły (zwłaszcza jeżeli chodzi o okolice ruchową), znalazł nawet zastosowanie praktyczne w medycynie, lecz dotychczas badania obracają się prawie wyłącznie dookoła pierwotnie naszkicowanych zagadnień. Istotne zaś jest to, że całe wyższe i złożone zachowanie się zwierzęcia (które, jest ściśle związane z korą mózgową, jak wykazało późniejsze, wspomniane już przeze mnie doświadczenie Goltza, polegające na usunięciu kory mózgowej psa) pozostało prawie nietknięte przez owo badanie i nie weszło do normalnego programu prac fizjologicznych. Cóż wyjaśniają w zachowaniu zwierząt wyższych posiadane obecnie przez fizjologów fakty, dotyczące kory mózgowej? Gdzie jest ogólny schemat wyższej czynności nerwowej? Gdzie są prawa tej czynności? Przed tymi najbardziej uzasadnionymi pytaniami fizjologowie współcześni stoją zaiste z pustymi rękami. Dlaczegoż to badanie obiektu tak skomplikowanego w swej budowie i tak zasobnego w funkcje zostało zapędzone przez fizjologów jakby w ślepy zaułek i nie daje tych prawie bezgranicznych możliwości, których można nabyć się po nim spodziewać?

Jaka jest tego przyczyna? Przyczyna jest i to bardzo prosta, a polega ona na tym, że czynność, którą sprawuje kora mózgową, bywa rozpatrywana nie z tego punktu widzenia, z którego rozpatruje się czynność pozostałych narządów ciała, a nawet innych części ośrodkowego układu nerwowego. Owa czynność kory mózgowej, ponieważ odczuwamy ją i uprzytamniamy w sobie i ponieważ przez analogię przypuszczamy, że istnieje również i u zwierząt — została wydzielona pod nazwą czynności psychicznej. Z tego powodu fizjolog znalazł się w sytuacji wyjątkowej i niezwykle trudnej. Z jednej

strony zdawałoby się, że badanie czynności kory mózgowej, podobnie jak innych części organizmu, należy do niego, a z drugiej strony okazuje się, że jest to przedmiot oddzielnej nauki — psychologii. Jak więc ma się zachować fizjolog? Być może zagadnienie należy rozwiązać w ten sposób, że fizjolog winien się zaopatrzyć w metody i wiadomości psychologiczne i dopiero wówczas przystępować do badania czynności kory mózgowej. Lecz tu powstaje pewna istotna komplikacja. Jest rzeczą zrozumiałą, że fizjologia stale przy swej analizie zjawisk życiowych musi się opierać na bardziej ścisłych i doskonałych naukach, jak mechanika, fizyka lub chemia. Lecz w tym wypadku rzecz miałaby się zupełnie inaczej. Teraz trzeba by się było oprzeć na nauce, która swą większą doskonałością w porównaniu z fizjologią pochwalić się nie może. Do niedawna istniał nawet spór, czy można wogóle psychologię uważać za naukę przyrodniczą, ba — wogóle za naukę. Nie wglębiając się w istotę sprawy przytoczę tylko z grubsza pewne zewnętrzne fakty, które jednak, jak mi się wydaje, są przekonujące. Sami psychologowie nie uważają swej nauki za ścisłą. Wybitny psycholog amerykański *James* jeszcze do niedawna nie nazywał psychologii nauką, lecz tylko „nadzieją na naukę”. A oto jeszcze bardziej przekonujące oświadczenie pochodzące od *Wundta*, który będąc z początku fizjologiem stał się następnie słynnym psychologiem, a nawet twórcą tzw. psychologii eksperymentalnej. W Niemczech przed wojną, w roku 1913, wynikła sprawa oddzielenia w uniwersytetach psychologii od filozofii, tj. założenia dwóch katedr zamiast jednej dotychczasowej. *Wundt* okazał się przeciwnikiem tego podziału i to między innymi z tego powodu, że nie można, jego zdaniem, ułożyć ogólnie obowiązującego programu egzaminu z psychologii, gdyż każdy profesor posiada swój własny system psychologiczny. Czyż nie jest oczywiste, że psychologia jeszcze nie osiągnęła stopnia nauki ścisłej?

A jeżeli tak, to fizjologowi nie opłaca się zwracać do psychologii. Biorąc pod uwagę rozwój nauk przyrodniczych, jest rzeczą naturalną oczekiwać, że nie psychologia powinna pomagać fizjologii kory mózgowej, lecz naodwrot — badanie fizjologiczne tego narządu u zwierząt powinno leć u podstawy ścisłej naukowej analizy świata subiektywnego człowieka. Tak więc, fizjolog powinien kroczyć własną drogą. A droga ta została nakreślona już dawno. Uważając działalność zwierząt w przeciwstawieniu do ludzkiej za mechaniczną *Descartes* stworzył przed 300 laty pojęcie odruchu, jako podstawowego aktu układu nerwowego. Ta lub inna czynność organizmu jest regularną odpowiedzią na ten lub inny czynnik zewnętrzny, przy czym związek narządu czynnego z da-

nym czynnikiem, jak przyczyna ze skutkiem, zostaje ustalony przy pomocy określonej drogi nerwowej. W ten sposób badanie układu nerwowego zwierząt stało się na twardym gruncie naukowo-przyrodniczym. W wiekach XVIII, XIX i XX fizjododzy konkretnie i zarazem wyczerpująco wykorzystali ideę odruchu, lecz tylko w stosunku do niższych części ośrodkowego układu nerwowego. Stopniowo opanowywali oni coraz to wyższe jego odcinki, póki w końcu, po klasycznych pracach Sherringtona nad odruchami rdzeniowymi, kontynuator jego, Magnus, nie wykazał natury odruchowej wszystkich podstawowych aktów czynności lokomocyjnej. W ten sposób, pojęcie odruchu, potwierdzone całkowicie przez doświadczenie, znalazło zastosowanie w ośrodkowym układzie nerwowym prawie aż do samej kory mózgowej. Można mieć nadzieję, że jeszcze bardziej skomplikowane czynności organizmu, w skład których wchodzi podstawowe odruchy lokomocyjne, tj. czynności oznaczane tymczasem terminami psychologicznymi, jak gniew, strach, zabawa itp. zostaną wkrótce sprowadzone do zwykłej działalności odruchowej tej części mózgu, która leży bezpośrednio pod korą mózgową. Fizjolog rosyjski I. M. Sjeczenow, stojąc na gruncie współczesnej mu fizjologii układu nerwowego, uczynił śmiały krok w kierunku zastosowania pojęcia odruchu do kory mózgowej. W broszurce, która po rosyjsku wyszła w roku 1863 pod tytułem „Odruchy mózgu“*), próbował on przedstawić czynność kory mózgowej jako czynność odruchową, tzn. próbował ją zdeterminować. Myśli były dlań odruchami o zahamowanym efekcie końcowym, a wzruszenia — wzmożonymi odruchami z rozległym promieniowaniem pobudzenia. Próbę tę w naszych czasach powtórzył Karol Richet tworząc pojęcie odruchu psychicznego, w którym reakcja na dany bodziec byłaby określona przez kombinację tego bodźca ze śladami poprzednich pobudzeń w korze mózgowej. Wogóle, według fizjologów ostatnich czasów wyższa czynność nerwowa zależna od kory mózgowej charakteryzuje się tworzeniem związków pomiędzy bodźcami istniejącymi, a śladami dawnych pobudzeń (pamięć asocjacyjna wg. Loeba, zdolność uczenia się, korzystanie z nabytego doświadczenia wg. innych autorów). Wszystko to były jednak tylko próby teoretyczne. Dojrzała potrzeba przejścia do analizy doświadczalnej przedmiotu i to analizy prowadzonej od strony obiektywnej, zewnętrznej, takiej analizy, jaka jest prowadzona w całej pozostałej nauce przyrodniczej. Przejście to umożliwiła fizjologia porównawcza, nauka, która niedawno powstała pod wpływem teorii ewolucyjnej. Zwró-

*) J. Sjeczenow: Odruchy. Przekład polski K. Budnego, Warszawa, 1873 (przyp. tłum.).

ciwszy się do całego świata zwierzęcego fizjologia zaczęła mieć do czynienia z jego niższymi przedstawicielami i chcąc, czy nie chcąc, musiała wyrzec się w stosunku do nich antropomorficznego ujęcia i ześrodkować uwagę naukową jedynie na stwierdzaniu stosunków, jakie zachodzą pomiędzy dochodzącymi do zwierzęcia czynnikami zewnętrznymi, a reakcjami zewnętrznymi organizmu — jego ruchem. Stąd bierze swoje źródło nauka o tropizmie zwierząt J. Loeba, stąd — propozycje dotyczące terminologii obiektywnej dla oznaczania reakcji zwierząt, podane przez B e e r a, B e t h e g o i U e x k ü l a. Stąd, wreszcie — prace zoologów nad niższymi przedstawicielami świata zwierzęcego (np. klasyczna praca J e n n i n g s a i in.), prowadzone w sposób czysto obiektywny, jedynie za pośrednictwem zestawienia zewnętrznych wpływów na zwierzę z jego odpowiedziami, przejawiającymi się w czynności zewnętrznej. Pod wpływem tego nowego kierunku w biologii i dzięki specjalnie rzeczowej umysłowości amerykańskiej powstaje u psychologów amerykańskich, którzy również zwrócili się do psychologii porównawczej, tendencja poddawania analizie doświadczalnej zewnętrznej działalności zwierząt w najrozmaitszych warunkach, w których zwierzę jest umyślnie postawione. Za punkt wyjścia systematycznych badań tego rodzaju słuszne jest uznać pracę T h o r n d i k e ' a pod tytułem „Animal intelligence”, 1898. W badaniach tych zwierzę było umieszczane w skrzynce, nazewnątrz której znajdował się widoczny od środka pokarm. Zwierzę w sposób naturalny dążyło do jedzenia i w tym celu musiało otworzyć drzwiczki, które w różnych doświadczeniach w inny sposób były zamykane. Liczby i wykreślone na ich podstawie krzywe wykazywały jak szybko i w jakim porządku zwierzę dochodziło do rozwiązania postawionego przed nim zadania. Cały proces był pojmowany jako tworzenie się asocjacji, czyli związku pomiędzy bodźcami wzrokowymi i dotykowymi, a aktem ruchowym. Przy pomocy tego sposobu i różnych jego odmian liczni autorzy badali różne zagadnienia, dotyczące zdolności asocjacyjnych różnorodnych zwierząt. Prawie jednocześnie z pracą T h o r n d i k e ' a, nie wiedząc o niej, pod wpływem pewnego zdarzenia laboratoryjnego wpadłem na myśl, ażeby w taki sam sposób ustosunkować się do omawianego przedmiotu.

Przy szczegółowym badaniu czynności gruczołów trawiennych musiałem się również zająć tzw. pobudzeniem psychicznym gruczołów. Próbując z jednym z moich współpracowników bliżej zanalizować ten fakt robiłem to z początku przy pomocy ogólnie przyjętego szablonu, tzn. psychologicznie, starając się zorientować, co zwierzę mogło w danym wypadku myśleć i odczuwać.

Wówczas zaszło w laboratorium niezwykle zdarzenie. Nie mogłem porozumieć się z moim współpracownikiem: każdy z nas trzymał się swego zdania, nie będąc w możności przekonać drugiego przy pomocy określonych doświadczeń. To ostatecznie zbuntowało mnie przeciwko psychologicznemu traktowaniu przedmiotu i zdecydowałem się badać go czysto obiektywnie, od strony zewnętrznej, tj. rejestrując dokładnie jakie pobudzenie w danej chwili dochodzi do zwierzęcia i obserwując, co zwierzę na to pobudzenie wykazuje pod postacią ruchów lub, jak to miało miejsce w moim wypadku, pod postacią wydzielania.

Był to początek pracy badawczej, która trwa już obecnie 25 lat; brali w niej udział liczni drodzy mi współpracownicy, którzy swoje myśli i pracę połączyli z moimi. Przeżywaliliśmy oczywiście różne okresy: przedmiot badania bardzo stopniowo rozszerzał swój zakres i ulegał pogłębianiu. Z początku mieliśmy oddzielne fakty — teraz zaś nagromadziło się tyle materiału, że można go już spróbować wyłożyć w sposób do pewnego stopnia systematyczny. Obecnie jestem w stanie podać Państwu taką naukę fizjologiczną o czynności kory mózgowej, która w każdym bądź razie bardziej odpowiada rzeczywistej skomplikowanej budowie i czynności tego organu, niż ta, która składała się dotychczas jedynie z niewielu zupełnie oderwanych, choć bardzo ważnych faktów współczesnej fizjologii.

W ten sposób, na tym nowym polu ściśle obiektywnego badania wyższej czynności nerwowej pracują głównie moje laboratoria (obejmuje to pracę setki moich współpracowników), oraz psycholodzy amerykańscy. Co się tyczy innych pracowni fizjologicznych, to tymczasem przedmiotem tym zajęły się tylko nieliczne z nich, w czasie o wiele późniejszym, a ich praca badawcza przeważnie nie przekroczyła zakresu wstępnych badań orientacyjnych. Pomiedzy nami i amerykańskimi dotychczas istnieje jednak następująca wybitna różnica. Ponieważ tam badanie obiektywne prowadzą psycholodzy, to chociaż zajmują się oni również badaniem czysto zewnętrznych faktów, nie mniej jednak, co się tyczy stawiania przez nich zagadnień, przeprowadzania analizy i formułowania wyników — myślą oni po większej części psychologicznie. Dlatego to ich prace, z wyjątkiem prac grupy „behewiorystów“, nie noszą charakteru czysto fizjologicznego. My zaś, którzy wyszliśmy z fizjologii, zawsze trzymamy się ściśle fizjologicznego punktu widzenia i cały przedmiot badamy i systematyzujemy jedynie w sposób fizjologiczny.

Obecnie, zanim przejdę do wyłożenia naszego materiału, zatrzy-

mam się na pojęciu odruchu wogóle, na odruchu takim, jak go ujmują fizjologdy, i na tak zwanych instynktach.

Podstawowym, wyjściowym pojęciem jest dla nas wprowadzone już dawno przez Descartesa pojęcie odruchu. Oczywiście jest ono zupełnie naukowe, ponieważ zjawisko, które nim określamy, jest ściśle zdeterminowane. Oznacza ono, że w ten lub ów odbiorczy przyrząd nerwowy uderza taki lub inny czynnik świata zewnętrznego lub świata wewnętrznego organizmu. Uderzenie to zostaje przekształcane na proces nerwowy, mianowicie, na zjawisko pobudzenia nerwowego. Pobudzenie wzdłuż włókien nerwowych, jako przewodników, biegnie do ośrodkowego układu nerwowego, a stamtąd, dzięki ustalonym połączeniom, po innych przewodach przenosi się do organu wykonawczego, ze swej strony przekształcając się w proces specyficzny dla komórek tego narządu. W ten sposób, różne czynniki łączą się według określonych praw z różnymi czynnościami organizmu tak, jak przyczyna ze skutkiem.

Jest zupełnie oczywiste, że cała działalność organizmu musi zachodzić według określonych praw. Gdyby zwierzę nie było, używając terminu biologicznego, ściśle przystosowane do świata zewnętrznego, prędzej lub później przestawałoby istnieć. Gdyby zwierzę, zamiast zmierzać w kierunku jedzenia, usuwało się odeń; zamiast uciekać od ognia, rzucało się do niego itd. itd., zostałoby w taki lub inny sposób zniszczone. Zwierzę musi tak reagować na świat zewnętrzny, aby jego czynność zabezpieczała mu istnienie. To samo wypadnie, jeżeli przedstawimy sobie życie w terminach mechaniki, fizyki i chemii. Każdy system materialny może dopóty istnieć, jako coś odrębnego, póki jego wewnętrzne siły przyciągania, spójności itd. zrównoważone są wpływami zewnętrznymi, wśród których się znajduje. Dotyczy to zarówno zwykłego kamienia, jak i najbardziej złożonej substancji chemicznej. Zupełnie to samo musimy sobie wyobrazić również w stosunku do organizmu. Jako określony, zamknięty układ materialny może on istnieć jedynie dopóty, dopóki jest w każdej chwili zrównoważony z warunkami zewnętrznymi. Gdy tylko ta równowaga zostaje naruszona, przestaje on istnieć, jako dany układ. Odruchy są to elementy tego stałego przystosowania, czy też stałej równowagi. Fizjologdy zbadali i stale badają mnóstwo odruchów, owych przebiegających regularnie i na sposób maszynowy reakcji organizmu, które są gotowe od dnia urodzenia, wrodzone, tj. uwarunkowane organizacją danego układu nerwowego. Odruchy podobnie do urządzeń, regulujących ruch maszyn wykonanych rękami ludzkimi, bywają dwójakiego rodzaju: dodatnie oraz ujemne, czyli zatrzymujące, ha-

mujące; innymi słowy mamy odruchy wywołujące określoną czynność i przerywające ją. Oczywiście, badanie tych odruchów, choć prowadzone przez fizjologów od dawna, jest jeszcze niezmiernie dalekie od zakończenia. Odkrywane są coraz to nowe odruchy; narządy odbiorcze przyjmujące uderzenia /czynników zewnętrznych, a szczególnie wewnętrznych, są jeszcze w wielu wypadkach, jeżeli chodzi o ich właściwości, zupełnie niezbadane; drogi przewodzące pobudzenia nerwowe są często mało znane lub zupełnie nieustalone; proces ośrodkowy odruchów zatrzymujących, jeżeli nie liczyć odruchów zachodzących za pomocą odśrodkowych nerwów hamujących, pozostaje jeszcze zupełnie niejasny; również niewiele wiadomo o połączeniach i wzajemnym wpływie na siebie różnych odruchów. Tym nie mniej jednak fizjolodzy coraz głębiej pojmują mechanizm tej jak gdyby maszynowej czynności organizmu i mają wszelkie podstawy przypuszczać, że wcześniej czy później uda im się zbadać ją na tyle dokładnie, aby móc całkowicie nią kierować.

Do tych zwykłych odruchów, będących od dawna przedmiotem badania w pracowniach fizjologicznych i dotyczących głównie czynności oddzielnych narządów, zbliżają się poza tym pewne reakcje wrodzone, które zachodzą za pośrednictwem układu nerwowego równie prawidłowo jak tamte, tj. są w ściśle określony sposób związane z odpowiednimi warunkami. Są to reakcje, w których bierze udział czynność całego organizmu pod postacią ogólnego zachowania się, oznaczane oddzielnym mianem instynktów. Ponieważ, co się tyczy tych reakcji, ciągle jeszcze nie ma zupełnej zgody, aby traktować je na równi z odruchami, przeto należy zatrzymać się na tym punkcie nieco dłużej.

Pierwszą myśl, że reakcje te są również odruchami, zawdzięcza fizjologia angielskiemu filozofowi Herbertowi Spencerowi. Następnie zoolodzy, fizjolodzy i psycholodzy porównawczy dostarczyli wiele ścisłych dowodów, które to potwierdzają. Obecnie przytoczę po kolei dowody przemawiające za tym, że nie ma ani jednej istotnej cechy różniącej odruchy od instynktów. Przede wszystkim istnieje mnóstwo zupełnie nie dających się zauważyć przejść od zwykłych odruchów do instynktów. Weźmy kurczę, które wykonywa ruchy dziobania (bezpośrednio po tym, jak wyszło ze skorupy) w odpowiedzi na każde pobudzenie dochodzące do jego oczu, wywołane czy to przez mały przedmiot, czy też przez plamkę na płaszczyźnie po której chodzi. Czym to zjawisko się różni od takiego na przykład, jak uchylenie głowy i zamykanie powiek, gdy coś przemknie tuż przed okiem? O ostatnim powiedzą: odruch obronny, a pierwsze nazwą instynktem pokarmowym.

A przecież w wypadku dziobania, gdy jest ono wywołane przez płamkę, wszystko sprowadza się tylko do nachylania głowy i ruchów dzioba.

Następnie zwracano uwagę, że instynkty w porównaniu z odruchami są bardziej skomplikowane. Lecz istnieją również niezwykle skomplikowane odruchy, których jednak nikt nie nazywa instynktami. Weźmy zwykły akt wymiotny. Jest on niezwykle złożony, przyjmuje w nim udział ogromna ilość mięśni, zarówno poprzecznie prążkowanych, jak i gładkich, czynnych zazwyczaj przy innych funkcjach organizmu, rozrzuconych na dużej przestrzeni i skoordynowanych ze sobą w sposób niepowszedni; do tego dołącza się wiele różnorodnych wydzielin, które również kiedy indziej biorą udział w innych czynnościach organizmu.

Następnej różnicy dopatrywano się w tym, że instynkty tworzą długie szeregi następujących po sobie czynności, podczas gdy odruchy są, jeżeli można się tak wyrazić, jednopiętrowe. Weźmy dla przykładu budowę gniazd i wogóle schronisk zwierząt. Mamy tu oczywiście długi szereg czynności: wyszukiwanie i przynoszenie budulca na miejsce, układanie go i umacnianie. Jeżeli rozumieć to jako odruch, to trzeba by założyć, że koniec jednego odruchu jest bodźcem następnego, tj. że są to odruchy łańcuchowe. Lecz ten łańcuchowy charakter czynności wcale nie stanowi wyjątkowej właściwości instynktów. Znamy również wiele odruchów, które łączą się w łańcuchy. Weźmy wypadek następujący. Drażnimy jakikolwiek nerw dośrodkowy, na przykład n. ischiadicus i otrzymujemy odruchowe zwiększenie ciśnienia krwi. To jest pierwszy odruch. Wysokie ciśnienie wewnątrz lewej komory serca i początkowej części aorty stanowi bodziec następnego odruchu — drażni ono zakończenie n. depressor cordis, który wywołuje odruch, polegający na rozszerzeniu naczyń, zmniejszając w ten sposób efekt pierwszego odruchu. Weźmy jeszcze jeden z najnowszych odruchów łańcuchowych, który został zbadany przez Magnusa. Gdy zrzucimy z góry kota, w większości wypadków stanie on na nogi, nawet, jeżeli jest pozbawiony kory mózgowej. W jaki sposób się to dzieje? Zmiana w położeniu przestrzennym apartu przedsionkowego ucha wywołuje określony skurcz odruchowy mięśni szyi, ustawiający głowę zwierzęcia w położeniu normalnym w stosunku do poziomemu. To jest pierwszy odruch. Jego zakończenie — skurcz określonych mięśni szyjnych i wogóle odpowiednie ułożenie szyi jest bodźcem drugiego odruchu, którego efektorami są określone mięśnie tułowia i kończyn i który daje w ostatecznym wyniku prawidłową stojącą postawę zwierzęcia.

Z kolei, brano pod uwagę następującą jakoby różnicę między

Wykłady

Biblioteka
Inst. Biologii Dośw.
im. M. Nenckiego

odruchami i instynktami. Instynkty często zależą od określonych wewnętrznych stanów i warunków organizmu. Na przykład, zwierzę wtedy tylko buduje gniazdo, gdy spodziewa się potomstwa. Albo też wypadek bardziej prosty. Jeżeli zwierzę jest syte, to nie będzie dążyło do pokarmu, nie będzie w dalszym ciągu jadło, lecz przerwie jedzenie. To samo dotyczy również instynktu płciowego, związanego zarówno z wiekiem organizmu, jak i ze stanem gruczołów płciowych. Wogóle odgrywają tu dużą rolę hormony, tj. produkty gruczołów o wydzielaniu wewnętrznym. Lecz to również nie stanowi wyłącznej właściwości instynktów. Zarówno intensywność odruchów, jak i ich obecność lub brak, zależą bezpośrednio od stanu pobudliwości ośrodków nerwowych, a ta z kolei znajduje się w stałej zależności od chemicznych i fizycznych właściwości krwi (pobudzanie automatyczne ośrodków) i od wzajemnych na siebie wpływów różnych odruchów.

W końcu, nadaje się pewne znaczenie temu, że odruchy dotyczą czynności pewnych narządów, a instynkty obejmują cały organizm, tj. właściwie, cały układ mięśni szkieletowych. Lecz przecież dzięki pracom Magnusa i Kleina wiemy, że zarówno stanie, jak i chodzenie, oraz wogóle zachowywanie równowagi ciała w przestrzeni, są to też odruchy.

W ten sposób, tak odruchy, jak i instynkty, są reakcjami organizmu na określone czynniki, zachodzącymi według ścisłych praw i dla tego nie ma potrzeby oznaczania ich różnymi nazwami. Przewagę posiada słowo odruch dlatego, że od samego początku nadało mu ściśle naukowe znaczenie.

Zespół wszystkich odruchów stanowi podstawowy wkład czynności nerwowej zarówno u człowieka, jak i zwierząt. Dlatego też, oczywiście, jest sprawą niezmiernie wagi całkowite zbadanie wszystkich tych podstawowych reakcji nerwowych organizmu. Niestety, jak to już wyżej wspomnieliśmy, jesteśmy dziś jeszcze bardzo dalecy od tego, a dotyczy to przede wszystkim tych odruchów, które nazywały się instynktami. Nasza wiedza o tych instynktach jest bardzo skąpa i dorywcza. Posiadamy tylko prymitywną ich klasyfikację na pokarmowe, samozachowawcze, płciowe, rodzicielskie i społeczne. Lecz prawie w każdej z tych grup znajduje się i to często dość znaczna ilość poszczególnych członów, istnienia których, albo wcale nie podejrzewamy płacząc je z innymi, albo też, przynajmniej, niedoceniaimy ich znaczenia życiowego. Do jakiego stopnia niedostateczne są dane dotyczące tego przedmiotu i ile posiadają braków, mogę zilustrować na przykładzie, wziętym z własnego doświadczenia.

W pracy naszej, o której tu będę mówił, zdarzyło się pewnego

razu, że nie wiedzieliśmy co robić, gdyż nie rozumieliśmy, co się dzieje z naszym zwierzęciem. Do doświadczeń dostaliśmy psa widocznie bardzo „kulturalnego”, który szybko się z nami zaprzyjaźnił. Psu temu daliśmy zadanie, jakby się zdawało, zupełnie nietrudne. Stawiano go na stole w stojaku nie wywierającym nań żadnego ucisku ogarniczając tylko jego ruchy przez przywiązanie nóg (do czego się odniósł z początku z zupełnym spokojem); następnie na stole tym nie robiono z nim nic prócz tego, że co kilka minut podawano mu jedzenie. Z początku stał on spokojnie i jadł chętnie, lecz im dłużej stał, tym stawał się bardziej niespokojny: zaczynał walczyć z otoczeniem, wrywał się, drapał podłogę, gryzł belkę stojaka itd., przy tym od tego bezustannego wysiłku mięśniowego zaczynał dyszeć i pojawiało się związane z tym wydzielanie śliny, co czyniło go zupełnie nie nadającym się do naszej pracy. Trwało to wiele tygodni i stan ten pogarszał się coraz bardziej. Długo nie mogliśmy zrozumieć, co to było. Skontrolowaliśmy wiele przypuszczeń, dotyczących ewentualnych przyczyn tego zachowania się i choć wiedzieliśmy już wtedy dość dużo o psach, wszystko pozostawało bez rezultatu, dopóki nie zorientowaliśmy się, że jest to rzecz bardzo prosta — że jest to odruch wolności, tzn. że pies ten nie znosi ograniczenia ruchów. Zwalczyliśmy ten odruch innym odruchem — pokarmowym. Zaczęliśmy podawać psu całą jego dzienną porcję pokarmu jedynie w stojaku. Z początku jadł mało i znacznie schudł, lecz następnie jadł coraz więcej, aż zjadał całkowitą porcję i jednocześnie zaczął się zachowywać spokojnie na doświadczeniach; odruch wolności został zatrzymany. Oczywiście, że odruch wolności jest jednym z niezwykle ważnych odruchów, lub mówiąc bardziej ogólnie, reakcji wszelkiej istoty żywej. A o odruchu tym wspomina się, lecz nie zawsze — nie uległ on jakby jeszcze ostatecznej reglamentacji. James nie wspomina o nim nawet przy omawianiu specjalnie ludzkich odruchów (instynktów). Gdyby zwierzę nie posiadało odruchowego protestu, tendencji do walki z ograniczeniem jego ruchów, wówczas jakkolwiek prosta przeszkoda, którą by napotkało, uniemożliwiłaby mu wykonanie tej lub innej ważnej czynności. Wiemy, że u niektórych zwierząt odruch wolności jest tak intensywny, że pozbawione wolności przestają jeść, chudną i giną.

Weźmiemy inny przykład. Niezupełnie dostatecznie ocenia się wartość odruchu, któryby można nazwać odruchem badawczym, lub, jak ja go nazywam, odruchem „cóż to takiego”, a jest to również jeden z odruchów podstawowych. Zarówno my sami, jak i zwierzę, przy najmniejszej zmianie środowiska otaczającego, nastawiamy odpowiedni aparat odbiorczy w kierunku czynnika ule-

gającego zmianie. Sens biologiczny tego odruchu jest ogromny. Jeżeliby zwierzę nie posiadało tej reakcji, to życie jego w każdej chwili, że tak powiem, wisiałoby na włosku. A u ludzi odruch ten sięga niezwykle daleko występując w końcu pod postacią tego pędu do wiedzy, który stwarza naukę, dającą nam obecnie i obiecującą dać w przyszłości najwyższą, bezgraniczną orientację w świecie otaczającym. Jeszcze mniej rozczłonkowany i oceniony jest dział ujemnych, powstrzymujących odruchów (instyktów), występujących przy wszelkich silnych, jak również słabych, lecz niezwykłych pobudzeniach. Tutaj oczywiście odnosi się, między innymi, tak zwany hypnotyzm zwierzęcy.

Tak więc, podstawowe reakcje nerwowe zarówno zwierzęcia, jak i człowieka są wrodzone pod postacią odruchów. Jeszcze raz powtarzam, że jest rzeczą niezwykle ważną posiadanie pełnego spisu i należytej systematyzacji tych odruchów, dlatego że cała pozostała czynność organizmu nadbudowuje się, jak to dalej zobaczymy, na ich fundamencie.

Chociaż opisane odruchy stanowią podstawowy warunek zachowania całości organizmu wśród otaczającej go przyrody, jednak nie wystarczają jeszcze, aby organizm mógł istnieć długo i być trwałą i doskonałą. Można tego dowieść przy pomocy doświadczenia z psem, u którego zostaje wycięta kora mózgowia. Pies taki, nie mówiąc już o odruchach wewnętrznych, posiada podstawowe odruchy zewnętrzne. Dąży do pokarmu. Uchyla się od bodźców szkodliwych. Posiada odruch badawczy: na dźwięk podnosi uszy i głowę. Posiada również odruch wolności: przy chwytniu go stawia silny opór. A jednak jest on kaleką, nie może istnieć, będąc pozostawiony własnemu losowi. Wynika stąd, że w obecnej jego czynności czegoś mu brak i to czegoś bardzo ważnego. Cóż to jest takiego? Zwraca uwagę, że u tego psa ilość czynników, które wywołują odruchy zmniejszyła się znacznie. Czynniki te stały się bardzo bezpośrednie, elementarne i przybrały charakter bardzo ogólny: dlatego też, zachodząca za ich pośrednictwem równowaga tego wyższego organizmu ze środowiskiem otaczającym, jeżeli chodzi o szeroki zakres jego życia, stała się bardzo prymitywna, nazbyt ograniczona i wyraźnie niewystarczająca.

Weźmy najprostszy przykład, od którego zaczęliśmy nasze badania. Gdy do pyska zwierzęcia normalnego dostaje się pokarm, lub coś takiego, co ulega usunięciu, wówczas zaczyna ciec ślina, która zwilża, rozpuszcza i przerabia chemicznie substancje pokarmowe, a niepotrzebne usuwa i spłukuje z nich jamę ustną. Jest to odruch uwarunkowany fizycznymi i chemicznymi właściwościami wszystkich tych substancji, zależny od bezpośredniego zetknięcia

się ich ze śluzówką jamy ustnej. Lecz oprócz tego, tę samą reakcję wydzielniczą wywołują te ciała znajdując się zdala od psa i działając nań tylko za pośrednictwem wzroku i węchu. Co więcej, ta sama reakcja pojawia się i wówczas, gdy przed psem stoi tylko naczynie, z którego poprzednio pochodziły substancje dostające się do jego pyska. Mało tego, podobnie działa sam widok człowieka, który zazwyczaj przynosił pokarm, a nawet odgłos jego kroków, dochodzący z drugiego pokoju. Otóż wszystkie te niezmiernie liczne, oddalone, złożone i subtelnie wyspecjalizowane bodźce tracą na zawsze swe działanie, skoro tylko pies zostaje pozbawiony kory mózgowej; pozostają czynne jedynie tylko fizyczne i chemiczne właściwości substancji działających bezpośrednio na śluzówkę jamy ustnej. A korzyści z utraconych bodźców są zazwyczaj bardzo znaczne. Pokarm suchy natrafia odrazu na dużą ilość potrzebnego płynu; substancje ulegające usunięciu, uszkadzające często wyściółkę jamy ustnej zostają od niej odizolowane przy pomocy warstwy obecnej już śliny, ulegają szybko rozpuszczeniu itd. O ileż zwiększa się znaczenie tych bodźców, gdy wprowadzają one w czyn ruchowy składnik odruchu pokarmowego, tj. zdobywanie jedzenia!

Weźmy jeszcze ważny wypadek odruchu obronnego. Zwierzę silnie używa jako pokarmu małe i słabe zwierzątka. Te ostatnie przestałyby istnieć, gdyby rozpoczynały swą obronę dopiero wówczas, gdy nieprzyjaciel dotknie ich swymi zębami lub pazurami. Inaczej ma się sprawa, gdy reakcja obronna pojawia się już na sam widok nieprzyjaciela, znajdującego się daleko, na dźwięki przezeń wydawane itd. Wówczas małe zwierzątko będzie w stanie uciec, ukryć się, tzn. uratować się.

W jaki sposób ogólnie scharakteryzować różnicę w stosunku do świata zewnętrznego zwierzęcia normalnego i bez kory mózgowej? Jaki jest ogólny mechanizm, jaka jest istota tej różnicy?

Łatwo spostrzec, że u zwierzęcia normalnego reakcje organizmu są wywoływane nie tylko przez istotne dla organizmu czynniki świata zewnętrznego, tj. dające bezpośrednio jakąś korzyść organizmowi lub też niszczące organizm, lecz również przez wprost nieograniczoną ilość innych czynników, które jedynie sygnalizują poprzednie, jak to widać z wyżej przytoczonych przykładów. Przecież widok silnego zwierzęcia i dźwięki od niego pochodzące nie niszczą zwierzęcia małego, a robią to jego zęby i pazury. Jednak bodźce sygnalizujące, lub używając terminu *Sherringtona* „dystansowe”, choć w niewielkiej ilości, również biorą udział w tych odruchach, o których dotychczas była mowa. Istotna oznaka wyższej działalności nerwowej, którą będziemy się zaj-

mowa i która u zwierząt wyższych prawdopodobnie wyłącznie należy do kory mózgowej — polega nie tylko na tym, że są w niej czynne niezmiernie liczne bodźce sygnalizacyjne, lecz również i na tym w gruncie rzeczy, że bodźce te w określonych warunkach zmieniają swoje znaczenie fizjologiczne.

W wyżej przytoczonym przykładzie z reakcją ślinową raz działa to, raz inne naczynie, raz jeden, a raz drugi człowiek, co ściśle zależy od tego, z jakiego naczynia dostawały się pokarmowe lub obce substancje do pyska psa i od tego, kto je przynosił i podawał lub wprowadzał psu do pyska. To oczywiście wysubtelnia jeszcze bardziej maszynową działalność organizmu i nadaje jej cechy jeszcze większej doskonałości. Środowisko otaczające zwierzę jest tak bezgranicznie skomplikowane i znajduje się w takim bezustannym ruchu, że szanse na to, aby się z nim zrównoważyć, posiada tylko taki zamknięty układ organizmu, który jest odpowiednio zmienny.

Tak więc, podstawową i najbardziej ogólną czynnością kory mózgowej jest czynność sygnalizacyjna, rozporządzająca bezgraniczną ilością sygnałów i posiadająca możliwość ich modyfikacji.

WYKŁAD DRUGI

Metodyka obiektywnego badania pracy kory mózgowej. — Sygnalizacja jako odruch. — Odruchy bezwarunkowe i warunkowe. — Warunki wytwarzania się odruchów warunkowych.

Zesłłym razem podałem powody, dla których postanowiliśmy badać całą czynność nerwową zwierząt wyższych wyłącznie przy pomocy metody obiektywnej, badać ją od strony czysto zewnętrznej, faktycznej, tak jak to czynimy we wszystkich naukach przyrodniczych, nie zwracając się do fantastycznych kombinacji myślowych na temat wewnętrznych przeżyć psa, o których możemy jedynie sądzić przez analogię z nami. Jednocześnie oznajmiłem Państwu, że z tego punktu widzenia cała działalność nerwowa zwierzęcia sprowadza się po pierwsze do odruchów wrodzonych, do związków zachodzących pomiędzy określonymi czynnikami zewnętrznymi, działającymi na organizm, a pewnymi czynnościami organizmu, przy czym czynników takich okazało się stosunkowo niedużo; były one na ogół zbliżone do siebie i posiadały pewien ogólny charakter. Odruchy wrodzone zabezpieczają co prawda do pewnego stopnia istnienie organizmu, czynią to jednak w sposób zupełnie niedostateczny (w szczególności dotyczy to zwierząt wyższych) tak, że jeżeli pozbawimy zwierzę określonej części działalności nerwowej, to rozporządzając tylko odruchami wrodzonymi, pozostawione samemu sobie, skazane jest ono na kalectwo, a nawet na śmierć. Całkowite warunki życia codziennego wymagają bardziej szczegółowego i specjalnego ustosunkowania się zwierzęcia do świata otaczającego. To drugie, następne ustosunkowanie wytwarza się jedynie przy pomocy najwyższej części ośrodkowego układu nerwowego — kory mózgowej, przy czym mnóstwo najrozmaitszych czynników przyrody sygnalizuje czasowo i zmiennie podstawowe, stosunkowo nieliczne czynniki, od których zależą odruchy wrodzone. W ten tylko sposób zostaje osiągnięta ścisła i subtelna równowaga organizmu ze światem otaczającym. Tę czynność kory mózgowej nazwałem czynnością sygnalizacyjną.

Obecnie, powinienem się przede wszystkim zatrzymać na stronie technicznej używanej przez nas metody. Jak będziemy badali czynność sygnalizacyjną kory, na jakim narzędzie i przy pomocy

jakich sposobów? Oczywiście w badaniach tych można byłoby się posługiwać dowolnym odruchem, gdyż bodźce sygnalizujące wiążą się ze wszystkimi odruchami. Lecz względy natury raczej historycznej, o których już wyżej była mowa, skłoniły nas do oparcia się głównie na dwóch odruchach: pokarmowym i zwykłym obronnym, powstającym wówczas, gdy do pyska psa (naszego zwierzęcia doświadczalnego) dostaje się coś takiego, co musi ulec usunięciu. Okazało się to z różnych względów bardzo wygodne. Podczas gdy odruch obronny, np. na prąd elektryczny działający na skórę czyni zwierzę silnie podnieconym i stale niespokojnym, a odruch płciowy wymaga specjalnych warunków doświadczalnych (nie mówiąc już o powolnej okresowości i zależności od wieku), odruch pokarmowy i słaby odruch obronny na wpadające do pyska substancje niepotrzebne są to czynności codzienne, normalne i proste.

Drużga istotna właściwość naszej metodyki polega na następującym. Odruch pokarmowy, jak również reakcja na dostające się do pyska ciała obce, składa się z dwóch składników. Z jednej strony zwierzę dąży do pokarmu, wprowadza go do pyska, przeżuwa, łyka, a substancje niepotrzebne wyrzuca. Z drugiej strony do tej czynności mięśniowej dołącza się czynność wydzielnicza. Zarówno pokarm, jak i ciała obce wywołują natychmiast wydzielanie śliny dla mechanicznej i chemicznej przeróbki pokarmu i dla oczyszczenia pyska z substancji niepotrzebnych. Myśmy korzystali w naszych doświadczeniach specjalnie ze składnika wydzielniczego tych odruchów. Na stronę ruchową zwracano uwagę tylko wtedy, gdy to było z jakichś powodów potrzebne. Odruch wydzielniczy posiada dla nas wiele zalet. Wydzielanie może być bardzo dokładnie mierzone: potrafimy mierzyć intensywność odruchu ślinowego albo w kroplach, albo w podziałkach cylinderka lub rurki szklanej. Byłoby to o wiele trudniej uczynić z ruchowym składnikiem odruchów, który w tym wypadku jest bardzo złożony i różnorodny; należałoby użyć bardzo subtelnych instrumentów, a i te jeżeli chodzi o stopniowanie reakcji, nie osiągnęłyby tej ścisłości, jak w wypadku składnika wydzielniczego. Nie bez znaczenia w pierwszym okresie naszej pracy było również to, że przy obserwowaniu wydzielania śliny w mniejszym stopniu, niż przy obserwowaniu ruchów, nasuwają się tłumaczenia antropomorfizujące zwierzę.

Wszystkie nasze zwierzęta doświadczalne są przede wszystkim poddawane lekkiej operacji, polegającej na wyprowadzeniu naturalnego ujścia przewodu gruczołu ślinowego na zewnątrz, na skórę. Wycina się kawałek śluzówki naokoło miejsca, gdzie przewód ślinowy otwiera się do jamy ustnej, sam przewód zostaje trochę w głąb odpreparowany, następnie koniec przewodu wyprowadza się

przez otwór w ścianie jamy ustnej i tu się go przyszywa. W rezultacie ślina nie dostaje się do wewnątrz jamy ustnej, lecz ścieka po policzku lub z dolnej części pyska. Aby móc obserwować pracę gruczołów przykleja się przy pomocy jakiegokolwiek substancji (do tego celu używamy kitu wg. przepisu Mendelejewa) do policzka lejek, z którego ściekają krople śliny. Można również nakleić hermetycznie na to miejsce balonik szklany z dwiema rurkami umieszczonymi u góry i u dołu. Dolna służy do odciągania śliny po każdym bodźcu. Górna rurka łączy się przekładnią powietrzną ze szklaną rurką położoną poziomo i wypełnioną zabarwionym płynem. Ślina, napełniając banieczkę, wywołuje przesuwanie się zabarwionego płynu, które możemy mierzyć według określonej skali. Łatwo również przy pomocy elektryczności daje się urządzić dokładne automatyczne zapisywanie ilości jednakowych co do wielkości kropel. Następnie omówimy ogólne warunki doświadczenia. Ponieważ chodzi tu o badanie czynności kory mózgowej, ogromnego przyrządu sygnalizacyjnego o niezwyklej wrażliwości, to jest zrozumiałe, że przez przyrząd ten pada na zwierzę stałe mnóstwo najrozmaitszych pobudzeń. Każde z nich wywołuje określone działanie i wszystkie razem zderzają się i wzajemnie na siebie wpływają. Stąd wniosek, że jeżeli nie przeciwdziałać tym często chaotycznym wpływom, to nie zdołamy się w niczym połapać i wszystko nam się popłącze. Jest rzeczą konieczną uprościć warunki. Przede wszystkim stawiamy zwykle zwierzę na stojaku. Dawniej postępowano tak, że w oddzielnym pokoju koło psa znajdował się jedynie eksperymentator. Lecz i to okazało się niewystarczające. Eksperymentator jest źródłem mnóstwa pobudzeń. Każdy jego najmniejszy ruch, oddychanie, szmer oddechu, ruchy oczu — wszystko to wpływa na nasze zwierzę i komplikuje zjawiska, które badamy. Dlatego też zmuszeni byliśmy wyprowadzić eksperymentatora z pokoju i usunąć, wprawdzie niezupełnie, wpływ jego na zwierzę. Lecz i to okazało się niedostateczne w zwykłych pracowniach. Rzeczywiście, środowisko otaczające psa ulega stałemu wahaniu: pojawiają się nowe dźwięki, ktoś przejdzie, stuknie, coś powie, z ulicy dojdzie hałas, zadrży ściana od przejeżdżającego wozu, jakiś cień pojawi się w oknie itd. W ten sposób do kory mózgowej wdzierają się uboczne, przypadkowe pobudzenia, z którymi należy się liczyć. Dlatego też przy Instytucie Medycyny Doświadczalnej, dzięki środkom ofiarowanym przez jednego światłego moskiewskiego handlowca, wybudowano specjalne laboratorium. Zadanie przede wszystkim polegało na tym, żeby najbardziej zabezpieczyć tę pracownię od dostępu wpływów zewnętrznych. W tym celu została ona otoczona rowem i zastoso-

wano szereg innych środków izolacyjnych. Wewnątrz budynku wszystkie pokoje doświadczalne (po 4 na każdym piętrze) oddzielono od siebie przebiegającym na kształt krzyża korytarzem; górne i dolne piętro, gdzie znajdują się pokoje doświadczalne, odseparowano od siebie piętrem pośrednim. W końcu, w każdym pokoju doświadczalnym specjalnie starannie, przy pomocy kilku izolacyjnych materiałów, oddzielono pomieszczenie, gdzie znajduje się zwierzę, od tej części pokoju, w której prowadzi doświadczenie eksperymentator. Ażeby móc jednak działać na zwierzę i notować jego reakcje założono odpowiednie przewody powietrzne i elektryczne. W ten sposób zagwarantowano możliwie największe uproszczenie i stałość otoczenia, w którym znajduje się zwierzę w czasie seansu doświadczalnego.

W końcu należy wspomnieć jeszcze o jednym, narazie raczej pobożnym życzeniu. Ponieważ badany jest całokształt skomplikowanych wpływów dochodzących z zewnątrz do zwierzęcia, to oczywiście, że eksperymentator powinien mieć je wszystkie w swoim ręku. Powinien rozporządzać mnóstwem instrumentów, ażeby móc działać to przy pomocy jednego, to drugiego bodźca i łączyć te bodźce w najrozmaitszych kombinacjach tak, jak to czyni samo życie. To też zawsze dawał nam się i daje dotkliwie we znaki brak przyrządów potrzebnych do doświadczeń. Praca kory mózgowej stale sięga dalej, aniżeli pozwalają nam ją badać nasze przyrządy.

Być może ktoś, słysząc w jakich warunkach wykonujemy doświadczenia, powie, że są to warunki bardzo sztuczne: nasza odpowiedź na to jest następująca. Po pierwsze, mało jest prawdopodobne, aby ze względu na nieskończoną różnorodność stosunków życiowych móc zastosować coś, czego dotychczas nie było, coś zupełnie nowego. Po drugie, przy badaniu zjawisk chaotycznych i skomplikowanych konieczne jest umyślne rozczłonkowanie ich i przegrupowanie. Czyż fizjologia zwierząt nie korzystała i nie korzysta stale do dnia dzisiejszego z wiwisekcji, a nawet z metody izolowanych narządów i tkanek? Umieszczamy nasze zwierzę w okolicznościach, w których istnieje ograniczona ilość określonych warunków i w ten sposób uzyskujemy możliwość zbadania ich wpływu jednego po drugim. Przekonamy się dalej wielokrotnie, iż wywołane przez warunki doświadczalne zmiany w życiu zwierzęcia dały nam możliwość otrzymania bardzo ważnych faktów.

Oto w ogólnych zarysach zasadnicza metodyka i technika doświadczalna, którą się posługujemy.

A teraz przechodzimy do zaznajomienia się z samą czynnością sygnalizacyjną kory mózgowej i zaczynamy od doświadczenia.

D o ś w i a d c z e n i e. Oto zwierzę które zostało przygotowane

w ten sposób, jak to już opisałem. Jak Państwo widzą, dopóki na nie nie działa specjalny czynnik, jego gruczoł ślinowy jest nieczynny, śliny nie ma. A oto za chwilę zaczniemy działać na aparat słuchowy dźwiękami metronomu. Państwo widzą, że po 9 sekundach od początku działania metronomu zaczęła się wydzielać ślina i w ciągu 45 sekund spadło jej 11 kropel. Tak więc w naszych oczach pod wpływem metronomu, bodźca nie mającego nic wspólnego z jedzeniem, pojawiła się czynność gruczołu ślinowego. Czynność tę należy uważać za składnik odruchu pokarmowego. Państwo widzieli i drugi, ruchowy składnik tego odruchu. Pies odwrócił się w tym kierunku, skąd otrzymuje pokarm, i zaczął się obliżywać.

To właśnie jest owym zjawiskiem ośrodkowym, wykonywanym specjalnie przez korę mózgową, którym będziemy się przez cały czas zajmowali. Jeżeli wziąć psa bez kory mózgowej, to na żaden tego rodzaju bodziec śliny nie otrzymamy. Widać z tego jasno, że czynność ta jest sygnalizacyjna; uderzenia metronomu sygnalizują pokarm, gdyż zwierzę odpowiada na nie tą samą reakcją, co i na pokarm. Jeżeli pokażemy psu jedzenie, efekt będzie ten sam.

D o ś w i a d c z e n i e. Pokazujemy psu pokarm i oto widzą Państwo, że po 5 sekundach zaczyna się wydzielanie śliny. W ciągu 15 sekund wydzieliło się 6 kropel. Zupełnie to samo, co przy metronomie. Jest to również sygnalizacja, tzn. czynność kory mózgowej; reakcja ta nie jest wrodzoną, lecz wytworzyła się w ciągu indywidualnego istnienia zwierzęcia. Zostało to stwierdzone przez d-ra I. S. C i t o w i c z a w laboratorium zmarłego prof. W. I. W a r t a n o w a. Dr. C i t o w i c z zabrał od matki szczenięcia i karmił je wyłącznie mlekiem w ciągu dość długiego czasu. Gdy szczenięcia miały już kilka miesięcy, wyprowadził im na zewnątrz przewody ślinowe i w ten sposób mógł obserwować wydzielanie śliny. Gdy pokazał tym szczeniętom inne jedzenie niż mleko, mianowicie mięso i chleb, wydzielanie śliny nie pojawiło się. Tak więc sam przez się widok jedzenia nie jest bodźcem reakcji ślinowej, czyli nie jest tym czynnikiem, który z nią jest związany od urodzenia. Dopiero wówczas, gdy szczenięcia kilkakrotnie zjadły chleb i mięso, sam widok tych pokarmów zaczął dawać wydzielanie.

A teraz zobaczymy to, co się nazywa odruchem.

D o ś w i a d c z e n i e. Dajemy psu od razu jedzenie i po 1—2 sekundach zaczyna się wydzielać ślina. Jest to już działanie mechanicznych i chemicznych właściwości pokarmu na śluzówkę jamy ustnej, czyli odruch. Oto dlaczego pies bez kory mózgowej może umrzeć z głodu znajdując się tuż przy pokarmie. Zacznie jeść dopiero wówczas, gdy dotknie pyskiem pokarmu.

Obecnie występują na jaw braki odruchów — ich mała subtel-

ność i mały zakres działania — i widać, jak ważne znaczenie odgrywają sygnały.

Następnie powinniśmy zająć się wyjaśnieniem najpoważniejszego zagadnienia: cóż to jest sygnalizacja, jak ją należy rozumieć z czysto fizjologicznego punktu widzenia?

Wiemy, że odruch jest to niezmienna i zachodząca według ściśle określonych praw reakcja organizmu na czynnik zewnętrzny, która dochodzi do skutku przy pomocy określonej części układu nerwowego. Jest rzeczą oczywistą, że w sygnalizacji mamy wszystkie cechy aktu nerwowego, który się nazywa odruchem. Dla odruchu konieczny jest bodziec zewnętrzny; tutaj, jest on obecny w postaci np. uderzeń metronomu. Bodziec ten powoduje czynność narządu słuchowego psa; następnie, pobudzenie po nerwie słuchowym dochodzi do ośrodkowego układu nerwowego, gdzie przerzuca się na nerwy idące do gruczołu ślinowego i pobudzające go do pracy. W doświadczeniu z metronomem mogła zwrócić na siebie uwagę okoliczność, że pomiędzy początkiem działania metronomu i początkiem wydzielania śliny upłynęła dość znaczna ilość sekund, podczas gdy w odruchach odstęp ten mierzy się przez części sekundy. Lecz ten długi okres utajony powstał dzięki specjalnemu postępowaniu, jakie było tu zastosowane. Naogół zaś w sygnalizacji efekt następuje równie szybko i wcale nie później, niż w zwykłych odruchach, o czym będzie mowa później. Odruch charakteryzuje się, przy całkowicie określonych warunkach, regularnością odpowiedzi. To samo jest również i przy sygnalizacji. Wprawdzie tutaj efekt zależy od większej ilości warunków. Lecz to oczywiście nie różni jej bynajmniej w sposób istotny od odruchów. Przecież odruchy również często nie występują, zostają zatrzymane w warunkach ściśle określonych. Jeżeli zbadaliśmy dokładnie przedmiot, to widzimy, że i tu nie ma żadnej przypadkowości. Doświadczenie tu również zachodzi ściśle według naszych przewidywań. W tej specjalnej pracowni, o której wyżej wspominałem, bardzo często dochodzi się do tego, że w ciągu 1 — 2 godzin nie wydziela się ani kropla śliny, która nie byłaby zależna od naszych podnieć; w innych zwykłych pracowniach, oczywiście, bodźce przypadkowe często zniekształcają doświadczenie.

To co wyżej zostało powiedziane dowodzi, że nie ma żadnych podstaw, aby zjawisk, które dotychczas oznaczałem mianem sygnalizacji, nie uważać za odruchy i nie nazywać ich w ten sposób. Jest jednak pewna kwestia, która, jak to się może wydawać z pierwszego wejrzenia, wskazuje na istotną różnicę pomiędzy dawnym odruchem i tym nowym zjawiskiem, które obecnie również nazywałem odruchem. Pokarm przy pomocy swoich mechanicznych

i chemicznych właściwości wywołuje odruch od dnia urodzenia każdego zwierzęcia. Nowy odruch, natomiast, którego przykład Państwo widzieli, wytworzył się stopniowo w ciągu indywidualnego istnienia zwierzęcia. Czy nie stanowi to różnicy istotnej? Czy nie usuwa to samej podstawy nazywania naszego nowego odruchu odruchem? Tak, niewątpliwie dowodzi to, że należy wydzielić i odróżnić tę reakcję, lecz co się tyczy naukowego prawa nazywania jej odruchem, nie jest ono przez to w niczym naruszone. Chodzi tu o zupełnie inne zagadnienie: dotyczy ono nie samego mechanizmu odruchowego, lecz tego, w jaki sposób się on wytwarza. Weźmy dla przykładu instalację telefoniczną. Można ją urządzić w dwojaki sposób. Mógłbym pracownię swoją połączyć z mieszkaniem przy pomocy specjalnego przewodu i, gdy potrzebuję, od razu tam dzwonić. Lecz gdy łączę się z pracownią poprzez stację centralną, jak to się zwykle dzieje, jest to również połączenie telefoniczne. Różnica polega tylko na tym, że w jednym wypadku obwód telefoniczny jest już gotowy, a w drugim trzeba go najpierw zamknąć — tu mechanizm służący do komunikowania się istnieje w całości, a tam trzeba go za każdym razem trochę uzupełnić. To samo mamy i w naszym przypadku: raz jest odruch gotowy, a innym razem wymaga uprzednio pewnego przygotowania.

W ten sposób powstaje przed nami następne zagadnienie, zagadnienie wytwarzania się nowego mechanizmu odruchowego. Ponieważ nowy odruch wytwarza się bezwzględnie zawsze i z łatwością w określonych warunkach fizjologicznych, co dziś jeszcze zobaczymy, przeto nie mamy tu żadnych podstaw, aby się niepokoić i myśleć o tym, że nie bierzemy pod uwagę wewnętrznego stanu psa. Przy całkowitej znajomości sprawy, panujemy w całości nad tym zjawiskiem — jest ono zupełnie regularne i nie ma żadnego powodu, aby nie uważać go za także samo zjawisko fizjologiczne, jak te, z którymi fizjolog ma zawsze do czynienia.

Nowe odruchy nazwaliśmy *warunkowymi* przeciwstawiając je odruchom wrodzonym — *bezw warunkowym*. Przymiotnik ten wchodzi co raz bardziej w ogólne użycie. Z punktu widzenia badacza nazwa ta jest w zupełności uzasadniona. W porównaniu z wrodzonymi, są to rzeczywiście bardzo uwarunkowane odruchy: po pierwsze wymagają one określonych warunków aby się mogły pojawić, po drugie, od bardzo wielu warunków zależą w swej pracy. Wiele, bardzo wiele jest rzeczy, z którymi musi się liczyć badacz zajmujący się tymi odruchami. Lecz, oczywiście, podane przez mnie przymiotniki mogą być z powodzeniem zamienione przez inne. Można dawne odruchy nazywać wrodzonymi, a nowe — nabytymi, lub też pierwsze z nich nazywać gatunkowymi dlatego, że

charakteryzują gatunek zwierzęcia, a ostatnie — osobniczymi, ponieważ, wskutek różnych warunków, będą się zmieniać u różnych zwierząt, a nawet, w różnym czasie, u jednego i tego samego osobnika. Uzasadnionym okaże się również nazywanie pierwszych przewodnikowymi, a drugich łączeniowymi.

Jeżeli chodzi o przyjęcie, że kora mózgowa posiada własność tworzenia nowych połączeń nerwowych, to ze względów teoretycznych nie mogą tu powstać żadne sprzeczności. W technice, jak również w naszym życiu codziennym tak często znajduje zastosowanie zasada łączenia i rozłączania różnych obwodów, że dziwnym byłoby, gdyby zasada ta miała być czymś nieoczekiwanym w mechanizmie wyższego układu nerwowego, ustalającego najbardziej skomplikowane i subtelne stosunki. Jest rzeczą naturalną, że oprócz przyrzędu przewodnikowego, istnieje również przyrząd łączeniowy. Fizjolog tym bardziej nie powinien się temu sprzeciwiać, ponieważ już przed wielu dziesiątkami lat znalazło sobie prawo obywatelstwa w fizjologii układu nerwowego niemieckie słowo „Bahnung”, tj. pojęcie torowania dróg, tworzenia nowych połączeń. Zjawisko odruchu warunkowego jest zjawiskiem najbardziej powszechnym i rozpowszechnionym. Jest to oczywiście to, co znamy u siebie i u zwierząt pod różnymi nazwami: tresura, karność, wychowanie, przyzwyczajenia. Przecież wszystko to są połączenia powstałe w ciągu życia indywidualnego, połączenia pomiędzy określonymi czynnikami zewnętrznymi i określonymi odpowiedziami organizmu. W ten sposób, wraz ze zjawiskiem odruchu warunkowego zostaje oddana do rąk fizjologa ogromna część, a być może że i całość wyższej czynności nerwowej.

Przejdziemy teraz do zagadnienia, w jakich warunkach tworzy się odruch warunkowy, czyli zostaje włączona nowa droga nerwowa? Podstawowym warunkiem jest, by jakikolwiek czynnik zewnętrzny występował jednocześnie z działaniem bodźca bezwarunkowego. W naszym wypadku pokarm jest bodźcem bezwarunkowym odruchu pokarmowego. Otóż, jeżeli przyjmowanie pokarmu przez zwierzę wypada jednocześnie z działaniem czynnika, który poprzednio nie miał żadnego związku z jedzeniem, to czynnik ten zaczyna wywoływać tę samą reakcję, co i pokarm. Tak było również i w tym przypadku, który Państwo tu widzieli. Kilkakrotnie stosowaliśmy uderzenia metronomu i natychmiast karmiliśmy psa, tj. wywoływaliśmy wrodzony odruch pokarmowy. Gdy się to kilkakrotnie powtórzyło, wówczas sam metronom zaczął wywoływać wydzielanie śliny oraz odpowiednie ruchy. To samo występuje w wypadku odruchu obronnego, gdy do pyska psa dostają się ciała ulegające usunięciu. Przy wlewaniu do pyska naszego

zwierzęcia słabego roztworu kwasu otrzymujemy bezwarunkowy odruch kwasowy: zwierzę wykonywa różne ruchy, trzymając otwarty pysk raptownie wymachuje głową, wyrzuca kwas językiem itd. i jednocześnie wydziela się u niego obficie ślina. Zupełnie taka sama reakcja pojawia się również na wszelki czynnik zewnętrzny, który kilkakrotnie występował jednocześnie z wlewaniem psu do pyska kwasu. Tak więc, pierwszym i podstawowym warunkiem wytworzenia się danego odruchu warunkowego jest by czynnik dotychczas obojętny występował jednocześnie z działaniem czynnika bezwarunkowego, wywołującego określony odruch bezwarunkowy.

Drugi ważny warunek polega na następującym. Przy wytwarzaniu się odruchu warunkowego czynnik obojętny powinien trochę poprzedzać działanie bodźca bezwarunkowego. Jeżeli postąpimy na odwrót i z początku zaczniemy działać bodźcem bezwarunkowym a potem dopiero przyłączymy czynnik obojętny, to odruch warunkowy nie wytworzy się.

Dr. A. N. Krestownikow w pracowni naszej wykonał szereg najrozmaitszych doświadczeń dotyczących tego zagadnienia, lecz rezultat ich był zawsze jednakowy. Oto niektóre z jego wyników. U jednego psa wykonano 427 połączeń zapachu wanilii z wlewaniem kwasu przy czym zaczynało się od wlewania kwasu, a zapach dołączano po 5—10". Wanillia nie stała się bodźcem warunkowym dla reakcji kwasowej, podczas gdy zapach octanu amyłu, poprzedzający wlewanie kwasu w następnych doświadczeniach, okazał się dobrym bodźcem warunkowym już po 20 skojarzeniach. U innego psa silny dzwonek elektryczny, który zaczynał się po 5 — 10" od początku jedzenia, nie stał się bodźcem warunkowym reakcji pokarmowej po 374 skojarzeniach, podczas gdy przedmiot obracający się przed oczami psa, poprzedzający pokarm, już po 5 skojarzeniach okazał się bodźcem warunkowym — następnie zaś również i dzwonek elektryczny stosowany przed jedzeniem stał się bodźcem warunkowym po jednym takim połączeniu. Doświadczenia były wykonane na 5 psach. Wynik był zawsze ten sam, niezależnie od tego czy nowy czynnik był przyłączany do bodźca bezwarunkowego po 5 — 10", czy też po 1 — 2" od początku tego ostatniego. Przy wytwarzaniu się odruchów warunkowych w tych wypadkach, dla większej pewności, skrupulatnie obserwowano zarówno wydzielniczą, jak i ruchową reakcję zwierząt. Tak więc pierwsza grupa warunków dotyczy stosunków w czasie pomiędzy bodźcem bezwarunkowym i tym czynnikiem, z którego powinien się wytworzyć bodziec warunkowy.

Co się tyczy stanu samej kory mózgowej to, aby odruchy warunkowe mogły się wytworzyć, wymagany jest po pierwsze, stan czynny kory. Jeżeli zwierzę doświadczalne jest senne, wytwarzanie się odruchu warunkowego przedłuża się w znacznym stopniu, jest utrudnione, a nawet całkowicie niemożliwe; tworzenie się nowych połączeń, proces łączenia nowych dróg nerwowych, zachodzi tylko u zwierząt w stanie czuwania. Po drugie, kora mózgowa powinna być w czasie wytwarzania się nowego odruchu warunkowego niezajęta innymi czynnościami.

Gdy wytwarzamy nowy odruch warunkowy, jest rzeczą konieczną aby do zwierzęcia nie dochodziły inne bodźce zewnętrzne, wywołujące jakąś inną czynność organizmu. W przeciwnym razie odruch warunkowy wytworzy się z trudnością, lub nie wytworzy się wcale. Na przykład, jeżeli w czasie, gdy staramy się wytworzyć odruch warunkowy, jakaś część stojaka wywiera na znajdującego się na nim psa wpływ szkodliwy (ucisk, ściśnięcie itd.), wówczas możemy wiele razy łączyć nasz bodziec z bodźcem bezwarunkowym (dotyczy to przynajmniej niektórych z tych bodźców) i odruch warunkowy nie wytworzy się. Proszę sobie przypomnieć psa, który, jak wspominałem, stojąc na stojaku nie mógł znieść ograniczenia swych ruchów. Wynika stąd reguła prawie bez wyjątków: jeżeli bierzemy do doświadczeń nowe zwierzę, tj. takie, z którym dotychczas nie eksperymentowano w sposób, o którym tu mowa, pierwszy odruch warunkowy wytwarza się z trudem i często wyrobienie jego wymaga długiego czasu. Jest to zrozumiałe, ponieważ całe otoczenie naszego doświadczenia może wywoływać u różnych zwierząt mnóstwo specyficznych reakcji, tj. być powodem tej lub innej ubocznej czynności kory mózgowej. Należy dodać, że chociaż nie zawsze możemy się dowiedzieć, co to są za uboczne odruchy, które przeszkadzają wytworzeniu się naszego odruchu warunkowego, i nie zawsze możemy je usunąć, to jednak same właściwości czynnościowe układu nerwowego przychodzą nam często z pomocą. Jeżeli otoczenie, w którym znajduje się stale zwierzę w czasie doświadczenia nie zawiera w sobie czegoś, co wpływa na nie specjalnie uszkadzająco, to prawie wszystkie przeszkadzające odruchy uboczne z czasem, stopniowo same przez się tracą swoją siłę.

Do tej grupy warunków zalicza się oczywiście również zdrowie zwierząt, które zapewnia normalny stan samej kory mózgowej i wyklucza wpływ wewnętrznych chorobliwych podrażnień, mogących dochodzić do kory.

W końcu ostatnia grupa warunków dotyczy właściwości zarówno tego czynnika, z którego powinien się wytworzyć odruch warunkowy, jak i właściwości bodźca bezwarunkowego.

Odruch warunkowy z łatwością wytwarza się z czynników mniej lub bardziej obojętnych. Właściwie mówiąc, absolutnie obojętnych bodźców nie ma. Jeżeli zwierzę jest normalne, to najmniejsza zmiana otoczenia — jakiś, choćby nawet słaby dźwięk, minimalny zapach, zmiana oświetlenia pokoju itd. — wywołuje natychmiast wspomniany wyżej odruch badawczy „cóż to takiego“ pod postacią odpowiedniej reakcji ruchowej. Lecz jeżeli ten stosunkowo obojętny czynnik będzie się powtarzał, bardzo szybko sam przez się ztraci swój wpływ na korę mózgową i w ten sposób zostanie usunięta przeszkoda dla wytworzenia się odruchu warunkowego. Jeżeli jednak czynnik należy do kategorii silnych bodźców ogólnych, a tym bardziej specjalnych, wtedy oczywiście nasz odruch warunkowy będzie się mógł wytworzyć tylko z wielkim trudem, a nawet w wyjątkowych wypadkach nie wytworzy się zupełnie. Należy mieć na uwadze, że przecież w większości wypadków nie znamy biografii psa — mało to jakie spotkanie miał on w życiu, mało to jakie połączenia odruchowe mogły się u niego przed tym wytworzyć? Lecz za to z drugiej strony okazało się, że możemy zastosować w charakterze naszego czynnika nawet silny bodziec bezwarunkowy i mimo wszystko przetworzyć go w warunkowy. Weźmy bodziec uszkodzający — silny prąd elektryczny działający na skórę, kaleczenie i przypalanie skóry. Jest to oczywiście bodziec bezwarunkowy odruchu obronnego: organizm odpowie nań niezwykle silną reakcją ruchową, zmierzającą do usunięcia tego bodźca lub ucieczki przed nim. Jednak i na te bodźce można wytworzyć innego rodzaju odruch warunkowy.

Bodziec uszkodzający został przetworzony w bodziec warunkowy odruchu pokarmowego. Gdy działano na skórę psa bardzo silnym prądem elektrycznym nie było nawet śladu reakcji obronnej, a zamiast niej mieliśmy do czynienia z reakcją pokarmową: zwierzę zwracało się i dążyło w kierunku, skąd podawano jedzenie, oblizywało się i ciekła mu obficie ślina.

Oto oryginalny protokół doświadczenia wzięty z dotyczącej tego tematu pracy M. N. J e r o f e j e w e j.

Czas	Prąd elektryczny przy rozstawieniu cewek	Miejsce podrażnienia	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30 sek.	Reakcja ruchowa
4 g. 23'	4 cm.	Zwykłe	6	Pokarmowa.
4 „ 45'	4 „	„	5	brak
5 „ 07'	2 „	Nowe	7	jakiejkol-
5 „ 17'	0 „	„	9	wiek
5 „ 45'	0 „	„	6	obronne

Po każdym podrażnieniu elektrycznym dawano psu jedzenie w ciągu kilku sekund.

To samo otrzymano u psa, gdy jego skórę kłuto do krwi lub przypalano. Osobom wrażliwym, oburzającym się na to doświadczenie, mogliśmy pokazać, że oburzenie ich wynika z nieporozumienia. Oczywiście, nie chcieliśmy wnikać przy tym w wewnętrzny świat psa i doszukiwać się tego, co on odczuwa. Lecz mieliśmy zupełnie ścisłe dowody, że w danym wypadku nie występowały nawet najbardziej subtelne zjawiska, towarzyszące zazwyczaj stanom zwierząt, pozostającym pod wpływem silnych bodźców uszkodzających! Nasze psy, u których odruchy zostały przerobione w opisany sposób, nie wykazywały przy takim podrażnieniu jakiegokolwiek bądź wybitniejszej zmiany ani w tętnie, ani w oddychaniu, co niewątpliwie wystąpiłoby w silnym stopniu, jeżeliby uszkodzające podrażnienie uprzednio nie zostało związane z reakcją pokarmową. Oto do czego prowadzi przeniesienie pobudzenia nerwowego z jednej drogi na drugą. Lecz ta przeróbka odruchów zależy od określonego warunku — wymagany jest tu pewien stosunek pomiędzy odruchami bezwarunkowymi. To przetwarzanie się bezwarunkowego bodźca jednego odruchu w bodziec warunkowy drugiego możliwe jest tylko w tym wypadku, jeżeli pierwszy odruch jest słabszy pod względem fizjologicznym i posiada mniejsze biologiczne znaczenie, niż drugi. Taki wniosek zdaje się należy wywodzić z dalszych wyników pracy Jerofejewej. Wywieraliśmy działanie uszkodzające na skórę psa. Z bodźca tego uczyniliśmy pokarmowy bodziec warunkowy. Lecz nastąpiło to, jak można przypuszczać, tylko dlatego, że odruch pokarmowy jest silniejszy niż odruch obronny, występujący przy uszkodzaniu skóry. Wiemy wszyscy z codziennych obserwacji, że gdy psy walczą o jedzenie, to skóra często zostaje pokaleczona, tzn. że odruch pokarmowy góruje nad obronnym. Lecz i tu jest pewna granica. Istnieje odruch silniejszy od odruchu pokarmowego — jest nim odruch życia i śmierci — być albo nie być. Z tego punktu widzenia można byłoby zrozumieć znaczenie naszego następnego faktu, polegającego na tym, że z silnego prądu elektrycznego działającego na skórę położoną bezpośrednio na kości i nie oddzieloną od niej grubą warstwą mięśniową, nie udało się uczynić bodźca warunkowego reakcji pokarmowej, któraby tu zastąpiła reakcję obronną. Znaczy to, że nerwy dośrodkowe, pobudzane przy uszkodzaniu kości i sygnalizujące najbardziej poważne niebezpieczeństwo dla istnienia organizmu, z trudem tylko, albo też i wcale nie mogą się czasowo połączyć z tą częścią mózgu, która pobudza reakcję pokarmową. Doprawdy dopiero co przytoczone fakty pokazują wyraźnie zalety tego, że w naszych doświadczeniach posiłkujemy się

pokarmowym odruchem bezwarunkowym, ponieważ w hierarchii odruchów znajduje się on u szczytu.

O ile z jednej strony silne i nawet wyspecjalizowane czynniki w określonych warunkach stają się bodźcami warunkowymi, to z drugiej strony, oczywiście, czynnik może posiadać siłę minimalną, poniżej której nie jest on w stanie funkcjonować w charakterze bodźca warunkowego. Na przykład z temperatury niższej niż 38 — 39° C, działającej na skórę nie może się wytworzyć odruch warunkowy (doświadczenie O. S. S o ł o m o n o w a).

Tak więc, za pomocą bardzo silnego bodźca bezwarunkowego — pokarmu można przekształcić w bodziec warunkowy czynnik bardzo nieodpowiedni, wchodzący już w skład innego odruchu nawet bezwarunkowego. Przeciwnie, przy słabym bodźcu bezwarunkowym nawet z najbardziej dogodnych czynników, tj. prawie zupełnie obojętnych, wytworzenie bodźca warunkowego albo zupełnie się nie udaje, albo też udaje się z trudem i tylko w nieznacznym stopniu. Dotyczy to bodźców bezwarunkowych, będących bądź stale słabymi bądź tylko czasowo, które jednak przy innych stanach organizmu wprost przeciwnie, wykazują bardzo dużą siłę, jak na przykład tenże sam pokarm. Jeżeli weźmiemy zwierzę głodne, to pokarm wywołuje oczywiście silny bezwarunkowy odruch pokarmowy i w tym wypadku wytworzenie się odruchu warunkowego następuje szybko i jest on znaczny. Stale nakarmione zwierzę doświadczałe dawać będzie o wiele mniejszy odruch bezwarunkowy, a warunkowy albo wcale się nie wytworzy, albo też będzie można go otrzymać po bardzo długim czasie.

Jeżeli przyjmujemy pod uwagę wszystkie wyliczone wyżej warunki, co zresztą nie jest zbyt trudne, to otrzymujemy zawsze odruch warunkowy. Dlaczegoż więc nie uważać wytwarzania się odruchu warunkowego za zjawisko czysto fizjologiczne? Zadzialiśmy na układ nerwowy psa szeregiem czynników zewnętrznych, w wyniku czego wystąpiło na zasadzie określonych praw nowe połączenie nerwowe. W następstwie mamy już do czynienia z aktem odruchowym. Cóż więc pozostaje dla jakichkolwiek stosunków pozafizjologicznych? Dlaczego zarówno sam odruch warunkowy jak i jego tworzenie się nie ma być fizjologią tylko czymś innym? Nie widzę podstaw, aby myśleć o tych zjawiskach inaczej i ośmielam się przypuszczać, że w tych zagadnieniach zazwyczaj odgrywa szkodliwą rolę ludzkie uprzedzenie, które wskutek niezwykłego skomplikowania naszych przeżyć subiektywnych, nie jest skłonne naogół do determinowania wyższej czynności nerwowej, nie dającej się jeszcze oczywiście w obecnym czasie, w przytłaczającej ilości wypadków, zanalizować aż do ostatecznych określonych pobudzeń.

WYKŁAD TRZECI

Wytwarzanie odruchów warunkowych przy pomocy bodźców warunkowych i automatycznych. — Czynniki, które mogą się stać bodźcami warunkowymi. —

Hamowanie odruchów warunkowych: 1) hamowanie zewnętrzne.

W końcu poprzedniego wykładu wyliczyliśmy warunki, przy których zachodzi odruch warunkowy; odruch ten wytwarzał się przy pomocy odruchu bezwarunkowego, t.zn. nowy czynnik ulegał powiązaniu z reakcją wywoływaną jednocześnie przez bodziec bezwarunkowy. Lecz ta ostatnia okoliczność, polegająca właśnie na współdziałaniu bodźca bezwarunkowego, nie jest warunkiem koniecznym. Nowy odruch warunkowy może się wytworzyć również przy pomocy innego odruchu warunkowego, gdy ten ostatni jest już dobrze wyrobiony. Państwo widzieli działanie warunkowe metronomu. Był to silny, dobrze wyrobiony bodziec pokarmowy. Nie zważając na niezwykłą sytuację doświadczenia (liczne audytorium) działał bardzo ściśle i dawał znaczną reakcję. Otóż okazuje się, że przy pomocy takiego silnego bodźca warunkowego można wytworzyć drugi odruch warunkowy. Jeżeli weźmiemy jakikolwiek nowy czynnik mniej lub bardziej obojętny i będziemy go stosowali jedynie w połączeniu z metronomem, to jest nie dając zwierzęciu jedzenia, to i ten czynnik przekształci się w bodziec pokarmowy (doświadczenia G. P. Zelonego, D. S. Fursikowa i J. P. Frołowa). Odruch taki nazywamy odruchem warunkowym wtórnym, albo odruchem drugiego rzędu. Przebieg wytwarzania się tego odruchu posiada jednak pewne istotne właściwości. Nowy czynnik nie tylko, że nie powinien działać w czasie trwania wyrobionego już bodźca warunkowego, lecz musi być koniecznie przerwany na określony czas przed pojawieniem się tego bodźca. Jedynie w tym wypadku nowy czynnik staje się silnym i stałym bodźcem warunkowym. Przy czynnikach o średniej sile fizjologicznej czas ten wynosi nie mniej niż 10 sekund. Przy silnych — czas ten znacznie wzrasta. Skracając go, czyli stosując nowy czynnik jednocześnie z działaniem bodźca warunkowego, natrafiamy już na zjawisko zupełnie innego rodzaju. Jest to jedno z niezwykle interesujących i subtelných

zagadnień fizjologii kory mózgowej, które jednak w obecnym czasie może być już dość dobrze zanalizowane. Temat ten będzie całkowicie omówiony dopiero później, na jednym z następnych wykładów.

Oto odnoszący się do tego zagadnienia protokół doświadczenia wzięty z pracy F r o ł o w a (doświadczenie z 15.XI.1924).

Mamy u psa pierwotne pokarmowe bodźce warunkowe: uderzenia metronomu i dzwonek; zjawianie się przed oczami psa czarnego kwadratu jest to wtórny bodziec warunkowy, który został otrzymany przez kojarzenie tego bodźca z uderzeniami metronomu, przy czym pauza między nimi wynosiła 15 sekund. Czarny kwadrat pokazuje się psu przez 10 sekund, dzwonek i uderzenia metronomu trwają za każdym razem 30 sekund. W danym doświadczeniu kwadrat został zastosowany po raz 10-ty.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1 minutę
1 g. 49'	Uderzenia metronomu	13,5
57'	Dzwonek	16,5
2 " 7'	Czarny kwadrat	2,5
7' 10''	Przerwa	3,0
7' 25''	Uderzenia metronomu	12,0
20'	Dzwonek	13,5
27'	Uderzenia metronomu	9,5

Jeżeli mając wtórny pokarmowy bodziec warunkowy, spróbujemy zastosować tę samą procedurę, nie uda się osiągnąć wytworzenia odruchu warunkowego trzeciego rzędu. Zamiast tego występują tu owe zjawiska innego rodzaju, o których wspominaliśmy wyżej. Można otrzymać odruch warunkowy trzeciego rzędu przy odruchach warunkowych związanych z obronnym odruchem bezwarunkowym, występującym pod wpływem silnego prądu elektrycznego stosowanego na skórę zwierzęcia. Jednak i tutaj sprawa nie idzie dalej niż do odruchu warunkowego trzeciego rzędu. Następnie zaś znów pojawiają się te same zjawiska innego rodzaju.

Przytoczę opis doświadczenia z odruchem trzeciego rzędu wziętego z pracy F u r s i k o w a.

Jako bodziec bezwarunkowy stosowano u psa prąd elektryczny, działający na skórę przedniej łapy i wywołujący reakcję obronną. Drażnienie mechaniczne skóry tylnej łapy, poprzednio dla psa obojętne, przy pomocy zwykłego sposobu stało się pierwotnym bodźcem warunkowym odruchu obronnego. Z dźwięku bulgotania, w sposób dopiero co opisany, wytworzono bodziec warunkowy

wtórny. Następnie kojarząc z bulgotaniem poprzednio obojętny ton o 760 drganiach na sekundę, wytworzono z niego bodziec warunkowy trzeciego rzędu. Im wyższego rzędu był dany bodziec warunkowy, tym dłuższy był jego okres utajony i tym słabszą reakcją obronna pojawiała się pod jego wpływem. Mimo to wszystkie te odruchy przy odpowiednich wzmocnieniach utrzymywały się w ciągu roku. Próba kojarzenia nowego czynnika (kręcący się przed oczami psa przedmiot) z bodźcem trzeciego rzędu doprowadziła do pojawienia się zjawisk innego rodzaju, o których będzie mowa później. Odruchy warunkowe w ten sposób otrzymane nazywamy łańcuchowymi.

Tak więc, posiadamy dwa wypadki tworzenia się odruchów warunkowych: za pomocą odruchu bezwarunkowego i za pomocą dobrze wyrobionego odruchu warunkowego.

Istnieje jednak jeszcze jeden specjalny wypadek tworzenia się odruchów warunkowych.

Już dawno pewne przesłanki doprowadziły nas do wykonania następujących doświadczeń (doświadczenia N. A. Podkopaiewa). Robiono psu zastrzyk podskórny niewielkiej dawki apomorfiny i po 1 — 2 sekundach rozlegał się w pokoju doświadczalnym ton o określonej wysokości, który trwał przez pewien czas. W czasie tonu zaczynały się u psa pojawiać nudności, jako reakcja na apomorfine; pies niepokoił się, oblizywał, następował ślinotok i niekiedy sprawa dochodziła do niezbyt silnych ruchów wymiotnych. Gdy zostało to powtórzone wielokrotnie, wówczas sam pojawiający się ton zaczął wywoływać w słabym stopniu tę samą reakcję. Niestety, ze względu na sprawy służbowe Podkopaiewa, doświadczenia te nie mogły być zakończone i odpowiednio urozmaicone. Niedawno bakteriolog z Taszkientu W. A. Kryłow prowadząc badania serologiczne zauważył rzecz następującą. Chronicznie zastrzykiwał podskórnie psom morfinę. Wiadomo, że działanie podskórnego zastrzyku morfiny u psów zaczyna się od nudności, znacznego ślinotoku, wymiotów i następnie dopiero występuje sen. Kryłow zauważył, że jeżeli systematycznie, z dnia na dzień, zastrzykuje się morfinę, bardzo szybko, po 5 — 6 dniach, już same przygotowania i otoczenie towarzyszące zazwyczaj zastrzykowi wywołują ten sam obraz u zwierzęcia, jaki występuje przy samym zastrzyku morfiny: pojawia się znaczny ślinotok, ruchy wymiotne i wymioty, a następnie nawet sen. W ten sposób obecnie akt wymiotny był wywołany nie przez samą morfinę, która poprzez krew działała na ośrodek wymiotny, a przez te wszystkie bodźce zewnętrzne, które występowały jednocześnie z wprowadzeniem morfiny. Bodźce te mogły być różnorodne i od-

ległe. W najlepszym wypadku wystarczyło, że pojawił się koło psa eksperymentator, żeby zaczęły występować opisane objawy. Jeśli to nie wystarczyło trzeba było dołączyć wyjmowanie i otwieranie pudełka ze strzykawką, następnie wystrzyć miejsce na skórze, zmoczyć je alkoholem i w końcu zastrzyknąć jakiś płyn obojętny. Im więcej było poprzednich zastrzyków morfiny, tym mniejsza ilość wyliczonych zabiegów wystarczała, aby wytworzyć obraz zatrucia. Krzyło w mógl z łatwością demonstrować to zjawisko w naszej pracowni i tutaj też, przy pomocy kilku doświadczeń, ustalili identyczność otrzymanego przezeń faktu z naszymi odruchami warunkowymi.

Opisane doświadczenie może być bez trudności przerobione również przed Państwem. Oto pies, któremu kilkakrotnie wstrzyknięto morfinę. Trzyma go na stole obcy mu człowiek. Pies zachowuje się spokojnie. Obecnie zjawia się przed nim eksperymentator, który poprzednio robił mu zastrzyki. Pies zaczyna się niepokoić i oblizywać. Gdy eksperymentator przystąpił do pocierania skóry, z pyska psa zaczęła ciec ślina i pojawiły się ruchy wymiotne.

Doświadczenie to czyni zrozumiałym oddawna znany fakt, że gdy psy pozbawione gruczołów przytarczowych lub psy z przetoką Ecka i podwiązaną żyłą wrotną raz zjedzą mięso, więcej go już nie ruszą. Oczywiście obecnie sam widok i zapach mięsa wywołuje u nich w pewnym stopniu te pobudzenia patologiczne, które wystąpiły przy zatruciu wywołanym w tych warunkach przez mięso, i z tego powodu pojawia się ujemna reakcja na mięso.

Ze wszystkich przytoczonych doświadczeń wynika zagadnienie: jak, przy pomocy jakiego procesu zachodzi nowe połączenie nerwowe. Odpowiedź, jeżeli chodzi o stronę faktyczną, nie wydaje się być trudna. Bodziec bezwarunkowy, lub dobrze wyrobiony bodziec warunkowy wywołuje oczywiście stan czynny w określonym odcinku mózgu. Będziemy nazywali ten odcinek według ogólnie przyjętej terminologii ośrodkiem, nie wiążąc jednak z tym terminem wyobrażenia o jakimś ścisłym ograniczeniu pod względem anatomicznym. Niewątpliwie w kierunku tego ośrodka podążają pobudzenia wywoływane w tym samym czasie w komórkach kory mózgowej przez czynniki zewnętrzne, bowiem droga zmierzająca właśnie do tego ośrodka jest dla tych pobudzeń specjalnie ułatwiona, utorowana. Taki jest wyraźny sens faktów. Wychodząc z takiego pojmowania sprawy, wykonaliśmy w swoim czasie wyżej opisane doświadczenie z apomorfina, które w następstwie tak dobrze zostało potwierdzone przez doświadczenie z morfiną. Jeżeli podniety od komórek kory mózgowej zdążają w kierunku ośrodka pobudzonego odruchowo, to to samo powinno również zająć

w stosunku do ośrodka pobudzanego automatycznie przy pomocy czynników wewnętrznych, jak skład i właściwości krwi. I to zostało potwierdzone. W podanym już materiale faktycznym zawarty jest jeszcze jeden ważny szczegół, który się tu odnosi. Nawet te bodźce zewnętrzne, które od chwili urodzenia zwierzęcia zdążają do określonego ośrodka, mogą ulec zboczeniu, zostać skierowane do innego ośrodka i związać się z nim. Zajdzie to, gdy ten ostatni ośrodek jest silniejszy pod względem fizjologicznym od pierwszego.

W ten sposób, owo zlewanie się, łączenie się pobudzeń, powstających w różnych punktach mózgu, owo torowanie nowych dróg nerwowych jest właśnie pierwszym mechanizmem nerwowym, z którym się spotykamy przy badaniu czynności kory mózgowej. Niewątpliwie pozostaje nadal niewyjaśnione, gdzie mianowicie zachodzi to łączenie — czy wyłącznie w korze mózgowej, czy też przy współdziałaniu również niżej położonych części mózgu. Jest do pomyślenia zarówno jedna, jak i druga możliwość. Być może, że pobudzenia z komórek kory mózgowej kierują się bezpośrednio do ośrodków, znajdujących się poza korą. Lecz istnieje też druga możliwość. W korze mózgowej znajdują się komórki włókien dośrodkowych, pochodzących od wszystkich narządów i od wszystkich części organizmu. Te korowe ośrodki odbiorcze organizmu w czasie pracy narządów, pod wpływem bodźców bezwarunkowych, warunkowych i automatycznych, przechodzą w stan czynny i ściągają, być może, do siebie pobudzenia innych komórek kory, wywoływane przez czynniki świata zewnętrznego. Jeszcze bardziej zaś prawdopodobne jest to, że gdy mózg jest nienaruszony, wszystkie bodźce, wywołujące u zwierzęcia w stanie czuwania odruchy bezwarunkowe, dostają się przede wszystkim do określonych komórek kory mózgowej i wówczas komórki te stają się punktami, do których zdążają podniety, służące do wytworzenia odruchów warunkowych.

Następnie, z kolei, możemy przejść do zagadnienia, jakie czynniki mogą stać się bodźcami warunkowymi. Zagadnienie to wcale nie jest tak proste, jak się może wydawać z pierwszego wejrzenia. Odpowiedzieć w formie ogólnej jest oczywiście łatwo. Bodźcem warunkowym może się stać wszelki czynnik w przyrodzie, dla którego istnieje w danym organizmie aparat odbiorczy. Lecz ta teza ogólna powinna być następnie z jednej strony skonkretyzowana i uzupełniona, z drugiej zaś strony — ograniczona. Przede wszystkim bodźce zewnętrzne należy rozklasyfikować według ich składu. Oddzielnym bodźcem może być niezwykle drobny element czynnika zewnętrznego, np. pojedyncza cecha jakiegoś

dźwięku, określona, choćby nawet niezmiernie mało wyróżniająca się, siła światła itd. W ten sposób, choćby przez to samo zwiększa się bezgranicznie ilość bodźców. Oczywiście i tutaj zakres zostaje ograniczony doskonałością i subtelnością narządów odbiorczych. Z drugiej strony, natura działa na zwierzę również zbiorami kilku lub wielu elementów, czyli bodźcami zespołowymi. Odróżniając twarz jednego człowieka od twarzy innego, przyjmujemy pod uwagę i kształty, i barwy, i cienie, i wymiary. Podobnie dzieje się podczas orientowania się w okolicy itd. Ilość tych zespołowych bodźców można by uznać za nieograniczoną. Zważmy, ile połączeń może powstać z ogromnego szeregu bodźców elementarnych! Lecz i tu istnieje pewien kres, określany przez budowę kory mózgowej. Obecnie pragnę tylko dać przybliżone pojęcie o ilości możliwych bodźców warunkowych. Cały ten niezmiernie ważny przedmiot zostanie szczegółowo omówiony w następujących wykładach.

Tak więc, bodźcem warunkowym może się stać jakieś pojawiające się przed zwierzęciem zjawisko przyrody. Bodźcem warunkowym może być jednak również zniknięcie zjawiska. Niech na przykład w pokoju doświadczalnym, do którego zostaje wprowadzony pies, przez cały czas rozlega się metronom. Gdy od czasu do czasu przerywać działanie metronomu i natychmiast po przerwaniu podawać bodziec bezwarunkowy, w naszym wypadku pokarm lub kwas, to po kilku takich połączeniach przerwa w uderzeniach metronomu okaże się bodźcem warunkowym w stosunku do danych reakcji bezwarunkowych (doświadczenia Zelonego i I. S. Makowskiego).

Bodźcem warunkowym może być nie tylko przerwanie jakiegoś zjawiska lecz i jego osłabienie, byleby występowało ono z dostateczną szybkością. Jeżeli odruch warunkowy został wytworzony na przerwanie zjawiska, a następnie zjawisko to będzie osłabiane powoli i stopniowo, osłabianiu temu nie będzie towarzyszyło działanie warunkowe. Oto jedno z doświadczeń Zelonego. Ton gwizdawkowy re_2 o pewnym nasileniu, przerywany od razu, wywołał efekt warunkowy wielkości 32 kropel śliny w ciągu 1 minuty. Ten sam ton, osłabiony stopniowo w ciągu 12 minut aż do zupełnego przerwania, nie wywołał najmniejszego działania.

Bodźcem będzie więc nie tylko zjawianie się działającego czynnika, lecz i jego znikanie — bądź przerwanie jego działania, bądź mniej lub bardziej szybkie osłabienie. Takich bodźców warunkowych można oczywiście również otrzymać bardzo wiele.

Na podstawie tego, co mówiliśmy, powinniśmy zmienić poprzednio podaną zasadę dotyczącą czynników, z których mogą wytwor-

rzyć się bodźce warunkowe w ten sposób, że wahanie środowiska zewnętrznego zarówno w kierunku dodatnim, jak i ujemnym, może się stać bodźcem warunkowym.

Następna grupa bodźców warunkowych, będąca pewną odmianą poprzedniej, przedstawia się następująco. Bodźcem warunkowym jest tu nie bodziec aktualnie istniejący, który w danej chwili działa na zwierzę, lecz pozostałość jego działania, utrzymująca się w układzie nerwowym po przerwaniu bodźca. Doświadczenie zostaje wykonane w ten sposób. Bierzemy jakiś czynnik zewnętrzny, dajmy na to, jakiś dźwięk. Działamy nim w ciągu $\frac{1}{2}$ — 1 minuty, a następnie przerywamy go. Po 1 — 3 minut przyłączamy karmienie lub wlewanie kwasu. Jeżeli tę kombinację powtórzymy kilkakrotnie, to otrzymamy co następuje. Sam przez się czynnik nasz nie będzie wywoływał reakcji, lecz po jego przerwaniu pojawi się odpowiednia reakcja pokarmowa lub kwasowa. Bodźcem warunkowym stanie się nie aktualnie istniejący bodziec, nie stosowany przez nas dźwięk, lecz jego ślad w ośrodkowym układzie nerwowym. Na tej podstawie rozróżniamy odruchy wytwarzane na bodźce aktualne i wytwarzane na śladach bodźców.

Podaję protokół doświadczenia z odruchem wytworzonym na śladach. Protokół wzięty z pracy F. S. Grossmana. Ślad mechanicznego podrażnienia skóry jest kwasowym bodźcem warunkowym. Podrażnienie to za każdym razem trwało 1 minutę, potem następowała przerwa również trwająca 1 minutę i następnie wlewano do pyska kwas.

Doświadczenie z dn. 18.II. 1908 r.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach:		
		W ciągu minuty drażnienia	W ciągu minuty przerwy	
12 g. 40'	Mechaniczne drażnienie skóry	0	0,5	} Wzmocnione przez wlewanie kwasu.
50'	To samo	0	10	
1 g. 15'	To samo	0	11	
27'	To samo	0	14	

Co się tyczy odruchów zbudowanych na śladach, to rozróżniamy tu wypadki, gdy odruch został wytworzony na świeżym, wczesnym śladzie, po jednej lub kilku sekundach od przerywania danego czynnika — będzie to krótki, wczesny odruch na śladach. Jeżeli zaś po przerywaniu czekamy czas dłuższy, 1 minutę i więcej, zanim zastosujemy bodziec bezwarunkowy, wówczas otrzymamy długi lub późny odruch na śladach.

Winniśmy rozróżniać te wypadki dlatego, że pomiędzy odruchami warunkowymi na bodźce aktualne, a odruchami późnymi, zbudowanymi na śladach, istnieje dość istotna różnica we właściwościach, jak to w odpowiednim miejscu zostanie wykazane.

W końcu przechodzę do ostatniego czynnika, który jest czynnikiem specjalnym, gdyż w odróżnieniu od wszystkich poprzednich zawsze może się stać jak gdyby sam przez się bodźcem warunkowym. Co się tyczy działania śladów, to nie budzi ono żadnych wątpliwości. Każdy bodziec pozostawia przez pewien czas w układzie nerwowym pewien ślad — we wszystkich odcinkach układu nerwowego spotykamy się ze zjawiskiem tak zwanego działania następczego. Ale nasz nowy czynnik, choć jest nie mniej rzeczywisty, niż wszystkie poprzedzające, stwarza jednak pewne trudności dla jasnego zrozumienia jego istoty. Zacznę od opisu ogólnej postaci doświadczenia. Jednemu psu stale, co pewien określony przeciąg czasu, podajemy pokarm, drugiemu zaś w takich samych odstępach wlewamy do pyska kwas. Jeżeli powtórzymy to kilka razy, to otrzymamy, że akurat w tych samych okresach czasu, bez żadnego jedzenia lub kwasu, jeden z tych psów zacznie sam przez się wykazywać reakcję pokarmową, a drugi obronną.

Przytaczam przykład z pracy J. P. Feokrytovej.

Psa stojącego na stojaku karmi się co pół godziny. W różnych doświadczeniach, po 1 — 3 karmieniach, jedno karmienie zostaje przepuszczone. Wówczas, koło 30-ej minuty po poprzednim karmieniu, zaczyna się wydzielenie śliny i jednocześnie pojawia się ruchowa reakcja pokarmowa. Niekiedy zachodzi to zupełnie ściśle na 30-ej minucie, niekiedy opóźnia się o 1 — 2 minuty. Po powtórzeniu tego doświadczenia większą ilość razy, w przerwach nie obserwujemy najmniejszej reakcji.

Jak objaśnić wynik tego doświadczenia? Należy powiedzieć, że w danym wypadku czas stał się bodźcem warunkowym.

Przytoczone dopiero co doświadczenie można wykonać również w nieco odmiennej postaci. Możemy karmić zwierzę stale co pół godziny i zarazem, na kilka sekund przed karmieniem, działać na zwierzę jakimś czynnikiem. Wówczas wytwarza się sumacyjny bodziec warunkowy. Będzie się on składał z owego czynnika oraz odpowiedniej chwili czasu, tj. 30-ej minuty. Jeżeli zastosujemy nasz czynnik po 5 — 8 minutach od ostatniego karmienia, nie wykaże on żadnego działania. Jeżeli zastosujemy go nieco później, działanie wystąpi, lecz będzie niewielkie. Po 20 minutach będzie ono większe, po 25 minutach jeszcze większe, a po 30 minutach efekt będzie całkowity. Jeżeli czynnik ten jest systematycznie wzma-

cniany wyłącznie w 30-ej minucie, wówczas przestaje on działać nawet w 29-ej minucie i jedynie w 30-ej daje efekt całkowity.

Doświadczenie. Oto doświadczenie wzięte z pracy Feokritowej.

Na 30 sekund przed podaniem psu jedzenia stosuje się uderzenia metronomu. Przerwa między karmieniami wynosi 30 minut.

Doświadczenie z dn. 20.XII. 1911 r.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30 sekund	Wydzielenie śliny w kroplach przez 30 sekund
3 g. 30'	Uderzenia metronomu .	10
4 " 0'	To samo	7
29'	To samo	0
30'	To samo	7

Odstępy czasu dla wytworzenia odruchu warunkowego na czas można oczywiście brać dowolne. Myśmy brali najwyżej 30 minut.

Jak z punktu widzenia fizjologicznego należy rozumieć czas, występujący w charakterze bodźca warunkowego? Na to, oczywiście, ściślej, określonej odpowiedzi dać tymczasem nie można. Lecz w pewnym stopniu można zbliżyć się do zrozumienia tego zjawiska. W jaki sposób wogóle oznaczamy czas? Czynimy to przy pomocy różnych zjawisk okresowych: zachodu i wschodu słońca, ruchu wskazówek na cyferblacie zegarka itd. Ale przecież i w naszym ciele jest nie mało takich zjawisk okresowych. Mózg w ciągu dnia otrzymuje pobudzenia, męczy się, a potem znów odpoczywa. Przewód pokarmowy periodycznie napełnia się pokarmem, opróżnia się z niego itd. Ponieważ zaś każdy stan narządu może dawać odbicie w korze mózgowej, przeto może być to podstawą do odróżnienia jednej chwili od innej. Weźmy krótkie okresy czasu. Bezpośrednio po zastosowaniu podniety odczuwamy ją bardzo wyraźnie. Gdy wchodzimy do pokoju, w którym coś pachnie, zapach ten z początku czujemy bardzo silnie, a potem coraz słabiej. Stan komórki nerwowej pod wpływem pobudzenia ulega szeregowi przemian. To samo również w wypadku przeciwnym. Gdy bodziec zostaje przerwany, z początku odczuwamy go jeszcze przez pewien czas, potem coraz mniej, aż w końcu zupełnie go nie spostrzegamy. Tak więc, mamy tu znowu szereg różnych stanów komórki nerwowej. Z tego punktu widzenia można zrozumieć przypadki, w których odruchy są wytworzone na przerwanie bodźców oraz na ślady bodźców, jako też i te przypadki, w których odruch wytworzył się na czas. W przytoczonym doświadczeniu zwierzę było karmione

periodycznie, różne narządy wykonywały w związku z tym określone czynności, to jest ulegały określonym, następującym po sobie zmianom. Wszystko to dawało o sobie znać korze mózgowej, było przez nią przyjmowane i bodźcem warunkowym stawał się określony moment tych zmian.

Na zakończenie, zasadę, określającą jakie czynniki mogą stać się bodźcami warunkowymi, należy raz jeszcze zmienić i rozszerzyć w sposób następujący: bezgraniczna ilość zmian zarówno zewnętrznego, jak i wewnętrznego środowiska organizmu, przez odbicie się w postaci określonych stanów komórek nerwowych, może się stawać oddzielnymi bodźcami warunkowymi.

Obecnie przechodzę do następnej obszernej dziedziny faktów. Dotychczas mówiliśmy o odruchach posiadających charakter dodatni, to jest o takich odruchach, które w ostatecznym wyniku dają określoną czynność w postaci ruchu lub funkcji gruczołów, a w samym układzie nerwowym są procesem pobudzenia. Lecz znamy i drugą dziedzinę czynności nerwowej, w niczym nie ustępującą tamtej ze względu na swą wartość fizjologiczną i życiową. Jest nią proces hamowania. Należy więc przewidywać, że przy badaniu pracy kory mózgowej — narządu nadzwyczaj skomplikowanego — będziemy się musieli spotkać ze zjawiskami hamowania przepłatającymi się stale i w niezwykle złożony sposób ze zjawiskami pobudzenia. Przedtem jednak, zanim się nimi zajmiemy, uważam za potrzebne króciutko się zatrzymać na zjawiskach hamowania ośrodkowego, zachodzącego przy odruchach bezwarunkowych.

Dane fizjologii pozwalają odróżnić w normalnej czynności ośrodkowej dwa rodzaje hamowania, które można byłoby nazwać hamowaniem prostym i pośrednim, albo wewnętrznym i zewnętrznym. Z jednej strony, w różnych urządzeniach unerwiających aparat mięśni szkieletowych, narządy krążenia, oddychania i inne znamy bezpośrednie działanie hamujące określonych włókien dośrodkowych lub pewnych czynników krwi na pewne ośrodki. Z drugiej strony, cała działalność nerwowa jest przepełniona wypadkami hamowania pośredniego. Są to wypadki hamowania danego ośrodka ze względu na to, że jednocześnie z jego aktualną pracą, przez pobudzenie innych nerwów dośrodkowych lub za pośrednictwem innych pobudzeń automatycznych, zostaje wprowadzony w stan czynny inny ośrodek. To samo mamy również w złożonych odruchach nazywanych instynktami. Na przykład, liczne owady, zwłaszcza w stadium gąsienicy, przy najmniejszym dotknięciu zostają natychmiast obezwładnione i padają. Widoczne tu jest

proste hamowanie całego nerwowego aparatu ruchowego. Z drugiej strony weźmy wypadek kurczenia dopiero co wyklutego z jaja. Przejawia ono odrazu pokarmowy odruch chwytania na podniety wzrokowe pochodzące od drobnych przedmiotów leżących na podłodze. Gdy jednak przedmiot ten drażni silnie jamę ustną, odruch chwytania ulega zahamowaniu i zamienia się w obronny odruch wyrzucania.

Tak więc, jedno hamowanie jest bezpośrednim efektem podrażnień dochodzących do danego ośrodka — będzie to hamowanie wewnętrzne, drugie zaś jest wynikiem wzajemnego działania na siebie sąsiednich czynnych ośrodków — będzie to hamowanie zewnętrzne.

W odruchach warunkowych spotykamy się również z tymi dwiema odmianami hamowania ośrodkowego. Ponieważ hamowanie zewnętrzne odruchów warunkowych odpowiada całkowicie hamowaniu zewnętrznemu odruchów bezwarunkowych, przeto zacznę od niego.

Oto najprostszy i najbardziej powszedni wypadek. Znajdujemy się ze zwierzęciem w oddzielnym pokoju doświadczalnym, gdzie całe otoczenie przez pewien czas nie ulega żadnemu zakłóceniu. Nagle występuje jakaś zmiana: dostał się jakiś obcy dźwięk, zmieniło się raptownie oświetlenie (słońce zaszło za chmury, lub wyłoniło się), wpadł do pokoju strumień powietrza na dodatek jeszcze z jakimś zapachem. Wszystko to bezwzględnie prowadzi do mniejszego lub większego osłabienia, lub też, w zależności od siły zakłócenia, do zupełnego zniesienia odruchu warunkowego, jeżeli miał się on w danej chwili rozpocząć. Objaśnienie tego jest bardzo proste i nie przedstawia żadnej trudności. Każdy taki nowy bodziec natychmiast prowadzi do pojawienia się odruchu badawczego, polegającego na tym, że odpowiedni receptor ustawia się w kierunku danego bodźca, pies przysłuchuje się, wpatruje, wywachuje i ten właśnie odruch badawczy hamuje nasz odruch warunkowy. Oto dlaczego przy badaniu odruchów warunkowych jest rzeczą ważną, aby był do dyspozycji specjalny budynek, o którym mówiłem na poprzednim wykładzie. Dostęp bodźców przypadkowych do tego budynku jest albo całkowicie uniemożliwiony albo przynajmniej niezwykle utrudniony.

Oczywiście, należy tu brać pod uwagę również następującą okoliczność. Wiemy, że wszelki czynnik, chociażby nawet szybko znikający, działa nie tylko wówczas, gdy istnieje, lecz również przez pewien czas po jego przerwaniu, pozostawiając w układzie nerwowym tak zwane działanie następcze. Dlatego też, jeżeli zadziałamy bodźcem warunkowym wkrótce po tym czynniku, to odruch pomi-

mo to będzie mniej lub więcej zahamowany. Trzeba oprócz tego dodać, że rozmaite uboczne, zarówno przypadkowe, jak i umyślnie stosowane bodźce, „gasną“ w układzie nerwowym z różną szybkością: jeden w ciągu 2 — 3 minut, inny w ciągu 10 minut, a są jeszcze i takie, które utrzymują się całymi dniami. Ostatnie odnosi się specjalnie do bodźców smakowych, a zwłaszcza pokarmowych. Należy się przeto z tym poważnie liczyć.

Działanie ubocznego odruchu będzie oczywiście rozmaite, zależnie od tego, z jakim odruchem warunkowym mamy do czynienia — ze świeżym, czy też ze starym i dobrze utrwalonym. Jest zrozumiałe, że świeży odruch łatwiej ulegnie zahamowaniu, niż utrwalony. Oto dlaczego dawniej w pracowni, gdy mój współpracownik siedział w jednym pokoju ze zwierzęciem, powtarzało się stale zabawne wydarzenie. Eksperymentator wytworzywszy nowy odruch warunkowy zapraszał mnie aby mi go zademonstrować — jednakże nic pokazać nie mógł. Wystarczyło żebym się pokazał w pokoju, a odruch zniknął. Jest to fakt bardzo prosty. Byłem dla psa bodźcem nowym; pies mi się przypatrywał, obwąchiwał mnie i tego było dość, aby zahamować świeży, dopiero co wytworzony odruch. Albo weźmy następujący wypadek. Jeden z eksperymentatorów wytworzył u psa dobre i trwałe odruchy i robił z nimi wiele doświadczeń. Wystarczyło jednak przekazać tego psa innemu eksperymentatorowi, aby na pewien czas odruchy przestały się pojawiać. To samo bywa, gdy psy są przeprowadzane do innego pokoju doświadczalnego a szczególnie — do innej pracowni.

Oczywiście w sposób jeszcze bardziej hamujący, według schematu hamowania zewnętrznego, działają bodźce specjalne takie, jak na przykład widok ptaka dla psa myśliwskiego, dla wielu psów widok kota, dla niektórych zaś skrobanie pod podłogą itp., oraz wogóle bodźce bardzo silne i niezwykłe. Co się tyczy tych ostatnich, to tu się sprawa znacznie komplikuje.

W stosunku do silnych i niezwykłych bodźców wszystkie psy dzielą się na dwie grupy. Jedne reagują na nie w sposób dodatni, agresywnie: rwą się do walki z nimi, zapamiętałe szczekają. Inne wykazują bierną reakcję obronną: to usiłują wyrwać się ze stojaka i uciec, to stają się jakby skamieniałe, nie wykonując żadnego ruchu, to drżą i przyciskają się do stojaka, to znów oddają mocz, co się u nich nigdy na stojaku nie zdarza. Tak więc u tych psów przeważa odruch hamujący, przy czym hamowanie rozprzestrzenia się również na odruch warunkowy. Ponieważ tutaj hamowanie pierwotnie powstaje w innych odcinkach mózgu i dopiero stamtąd rozprzestrzenia się na ośrodek odruchu warunkowego,

przeto należy i ten wypadek hamowania odnieść do postaci hamowania zewnętrznego odruchów warunkowych.

Jednak wszystkie te wypadki, które dopiero co wyliczyłem, posiadają charakter czasowy i dlatego nazwaliśmy działające w tych wypadkach czynniki hamulcami gasnącymi albo czasowymi. Jeżeli działają one na zwierzę powtórnie i nie towarzyszą im w następstwie żadne skutki namacalne dla zwierzęcia, to wcześniej lub później stają się dlań obojętne i ich wpływ hamujący na bodźce warunkowe zanika.

Odnoszące się tutaj doświadczenie, to jest doświadczenie z hamulcem gasnącym, zostało przed Państwem wykonane. Pies, na którym demonstrowałem doświadczenie z metronomem, w czasie poprzedniego wykładu stał w naszym audytorium i jeden z moich współpracowników powtarzał kilkakrotnie doświadczenie, nie zwracałem jednak uwagi Państwa na to, co on robi. Chodzi o to, że doświadczenie z początku nie wychodziło, gdyż odruch warunkowy był zahamowany. Dopiero stopniowo zwierzę uwolniło się od hamującego wpływu nowego i niezwykłego otoczenia. Przed kilku laty miałem również serię wykładów o odruchach warunkowych i wówczas postąpiłem w sposób następujący. Na samym początku kursu umieściłem w audytorium odpowiednią ilość psów, na których moi współpracownicy wykonywali uprzednio kilkakrotnie odnośne doświadczenia, niezależnie od toku wykładów. Doświadczenia te wykorzystywałem dopiero potem, w odpowiedniej chwili i w ciągu całego kursu nie zdarzyło się, aby się coś nie udało. Niestety obecnie, z powodów niezależnych ode mnie, nie mogę tego uczynić i dlatego demonstracje będę urządzał rzadko, ograniczając się głównie do przytaczania protokołów doświadczeń z prac drukowanych lub z badań, które są obecnie prowadzone w pracowni.

Oprócz wymienionej grupy hamulców zewnętrznych istnieje jeszcze grupa hamulców stałych, które przy powtarzaniu nie tracą swego działania, lecz stale się utrzymują. Mamy, na przykład, kwasowy odruch warunkowy. Jeżeli, przed wywołaniem tego kwasowego odruchu, psa nakarmimy, tj. pobudzimy u niego tę część mózgu, ten ośrodek, który pracuje, gdy zwierzę je, to potem, w ciągu dłuższego czasu, odruch kwasowy będzie zupełnie albo też w znacznym stopniu zahamowany. I tak będzie zawsze, choćby nie wiem ile razy powtarzać to doświadczenie. Należy więc uważać, że mamy tu do czynienia ze stałym hamulcem. Takich stałych hamulców jest wiele. Jeżeli wytwarzamy odruch warunkowy przez wlewanie kwasu i przez nieostrożność, wlewając albo za silny roztwór, albo stosując go za często i za dużo, wywołamy u psa zapa-

lenie dział, to odruch warunkowy będzie zahamowany tak długo, aż nie zostanie usunięty ten stan patologiczny jamy ustnej. Albo na przykład bywa tak, że pies ma poranioną skórę i coś go w to miejsce drażni, gdy stoi na stojaku; wówczas również przyłącza się odpowiedni odruch obronny, a odruchy warunkowe, zwłaszcza kwasowy, są zahamowane. Może tu oczywiście być i wiele innych wypadków, na przykład następujący. Z początku doświadczenie idzie dobrze; naraz odruchy zaczynają się zmniejszać i znikają zupełnie. Co się stało? Wystarczy psa wyprowadzić na dwór, aby tam oddał mocz, i znów odruchy stają się normalne. Oczywiście, pobudzenie ośrodka zawiadującego oddawaniem moczu zahamowało nasze odruchy warunkowe. Weźmy pod uwagę okres rui u samicy. Jeżeli samce przed doświadczeniem znajdują się w ich pobliżu, odruchy warunkowe okazują się również w mniejszym lub większym stopniu zahamowane. Tutaj hamuje oczywiście pobudzenie ośrodka płciowego itd.

Tak więc, widzimy, że warunków hamujących nasze odruchy jest wiele i nie darmo odruchy te nazwaliśmy warunkowymi. Jednak łatwo panować nad wszystkimi tymi warunkami i usuwać je. Wszystkie opisane wypadki należą do grupy hamowania zewnętrznego. Charakteryzują się one, powtarzam jeszcze raz, tym, że gdy tylko w ośrodkowym układzie nerwowym pojawi się inna, uboczna czynność nerwowa, natychmiast daje ona o sobie znać przez zmniejszenie lub zniknięcie odruchów warunkowych. Trwa to jednak tylko pewien czas, dopóki istnieje wywołujący je bodziec lub jego działanie następcze.

WYKŁAD CZWARTY

- 2) Hamowanie wewnętrzne odruchów warunkowych: a) wygasanie odruchów warunkowych.

Przy końcu poprzedniego wykładu zaznajomiliśmy się z tak zwanym przez nas hamowaniem zewnętrznym odruchów warunkowych, tj. z wypadkami chwilowych zderzeń tych odruchów z innymi ubocznymi pobudzeniami mózgu, w czasie których odruchy nasze słabną w mniejszym lub większym stopniu, a nawet całkowicie znikają.

Obecnie przejdziemy do innego rodzaju hamowania, nazwanego przez nas wewnętrznym, które występuje wówczas, gdy dodatni bodziec warunkowy w określonych warunkach sam przekształca się w bodziec hamujący, ujemny, tj., gdy w komórce kory mózgowej powstaje nie proces pobudzenia, lecz proces hamowania. W ten sposób otrzymujemy oprócz dodatnich odruchów warunkowych odruchy warunkowe ujemne.

Wyraźna, rzucająca się w oczy różnica pomiędzy zewnętrznym i wewnętrznym hamowaniem polega na tym, że hamowanie zewnętrzne powstaje natychmiast we wskazanych wyżej warunkach, natomiast hamowanie wewnętrzne rozwija się stopniowo, niekiedy bardzo powoli, a nawet z trudnością.

Zacznę od tego wypadku hamowania wewnętrznego, z którym zetknęliśmy się przede wszystkim przy badaniu odruchów warunkowych, i przedstawię obecny stan wiedzy o nim w sposób do pewnego stopnia historyczny, ponieważ odpowiednie pojęcia układały się oczywiście stopniowo.

Mamy przed sobą tego samego psa, którego widzieliśmy zeszłym razem, i działać nań będziemy przy pomocy tego samego bodźca warunkowego — uderzeń metronomu. Mój pomocnik będzie liczył na głos ilość kropel śliny wydzielonej w ciągu 30" działania metronomu i odmierzy w sekundach czas, od początku bodźca do chwili pojawienia się wydzielania śliny. Czas ten zwykliśmy nazywać okresem *utajonym*, chociaż w naszym wypadku, jak to w dalszym ciągu zobaczymy, byłoby słuszniej znaleźć jakiś inny termin dla jego oznaczenia. Tym razem po metronomie nie nastąpi, jak za zwyczaj, karmienie zwierzęcia, nie wzmocnimy odruchu

warunkowego (nasze zwykłe wyrażenie), a po 2 minutach powtórzmy to samo i tak postąpimy kilkakrotnie.

Otrzymujemy co następuje:

Okres utajony	Wydzielanie w kroplach
3''	10
7''	7
5''	8
4''	5
5''	7
9''	4
13''	3

Na tym doświadczeniu tymczasem zatrzymamy, aby na dzisiejszym jeszcze wykładzie mieć możność dodać doń ważny szczegół. Jest widoczne, że odruch warunkowy powtarzany w takich warunkach słabnie. Gdybyśmy doświadczenie prowadzili dalej, skończyłoby się na całkowitym ustaniu wydzielania.

To zjawisko szybkiej i coraz to bardziej całkowitej utraty działania bodźca warunkowego, gdy nie towarzyszy mu odpowiedni bodziec bezwarunkowy, nazwaliśmy, nie przesadzając zagadnienia istoty tego zjawiska, wygasaniem i zebraliśmy dość dużo odnośnego materiału. Do jego omówienia obecnie przechodzę.

Najpierw jednak powiem kilka słów o naszej terminologii. Dawniej często rozróżnialiśmy przy pomocy przymiotników „naturalny” i „sztuczny” odruch warunkowy, który istniał lub tworzył się, że tak powiem, sam przez się na pokarm działający z odległości lub na zabiegi związane z wlewaniem kwasu, od odruchu na czynniki nie mające zazwyczaj nic wspólnego ani z jedzeniem, ani z wprowadzaniem do pyska ciał obcych. We właściwościach tych odruchów nie ma najmniejszej różnicy. Niezmiernie liczne czynniki uboczne, z których wytwarzaliśmy i stale wytwarzamy bodźce warunkowe, były nam potrzebne nie tylko dlatego, że łatwo je ujednostajnić, uściślić i uregulować co do siły, lecz i dlatego, że otwierały przed nami ogromne horyzonty pracy badawczej, jak to zresztą dalej zobaczymy. W ten sposób to, co z początku było stosowane przez nas jedynie dla sprawdzenia prawidłowości naszych pojęć dotyczących mechanizmu tworzenia się odruchów naturalnych, w następstwie stało się głównym materiałem naszego badania. Wspominam o tym obecnie dlatego, że na początku naszej pracy wykonaliśmy wiele doświadczeń właśnie z naturalnymi odruchami warunkowymi i obecnie będę przytaczał protokoły takich doświadczeń.

Co się tyczy stopniowego i prawidłowego przebiegu wygasania,

to spostrzega się tu często wahania. Wahania te zależą od dwojkiego rodzaju warunków. Po pierwsze, od warunków zewnętrznych. Aby wielokrotnie nie wzmacniane odruchy warunkowe zanikały prawidłowo, bodziec warunkowy musi być jednakowy i stały, a w otoczeniu zwierzęcia nie mogą zachodzić nawet najmniejsze zmiany. Przy naturalnych odruchach warunkowych to, że pokarm raz znajduje się tuż przed zwierzęciem, to znów jest nieco bardziej oddalony, że miska z pokarmem raz jest nieruchoma, a innym razem choćby nieznacznie się porusza, warunkuje bardzo duże wahania wielkości odruchu warunkowego. Przy czynnikach sztucznych, oczywiście, łatwo osiąga się absolutną stałość pobudzenia i te przyczyny wahań zostają całkowicie usunięte. Jest rzeczą zrozumiałą, że nagłe zmiany otoczenia, wywołując hamowanie zewnętrzne, zmniejszają szybko odruch, który po ustaniu tych zmian na nowo nieco się powiększa. Na szczególną jednak uwagę zasługuje wpływ drobnych zmian otoczenia. Zmiany te na pewien czas osłabiają albo usuwają wygasanie. Wypadek taki zaszedł w naszym dzisiejszym doświadczeniu przy piątym powtórzeniu odruchu. Powiększenie się odruchu z 5 kropel na 7 zbiegło się wyraźnie z pewnym poruszeniem wśród słuchaczy, jakie w tym czasie miało miejsce. Jest to rzecz ważna w fizjologii kory mózgowej i do niej jeszcze wrócimy na dzisiejszym wykładzie. Lecz nawet przy stałości zarówno bodźca, jak i otoczenia, w przebiegu wygasania dają się niekiedy spostrzec wahania o charakterze rytmicznym. Widocznie zależy to od warunków innego rodzaju, mianowicie, od warunków wewnętrznych procesu nerwowego zachodzącego przy wygasaniu. Ze zjawiskiem tym w dalszym ciągu będziemy się spotykali wielokrotnie.

Szybkość wygasania, tj. czas w jakim trzeba powtarzać bez wzmacniania bodziec warunkowy, aby doprowadzić jego efekt do zera, zależy również od wielu warunków.

Przede wszystkim należy wspomnieć o właściwościach indywidualnych zwierząt. W tych samych warunkach u jednych zwierząt odruchy warunkowe wygasają szybko, u innych — bardzo powoli. Jest to w wyraźny sposób związane z ogólnym charakterem układu nerwowego zwierzęcia. U ruchliwych i pobudliwych psów odruchy wygasają po większej części powoli, u spokojnych, „solidnych“ gasną szybko.

Następnie jest rzeczą zrozumiałą, że odgrywa tu rolę stopień wyrobienia i trwałości odruchu. Im odruch jest świeższy, im mniej utrwalony, tym szybciej wygasa i na odwrót. Jaskrawy wpływ na szybkość wygasania okazuje siła odruchu bezwarunkowego, przy pomocy którego został wytworzony odruch warunkowy.

Oto odnoszące się tu doświadczenia wzięte z pracy B. P. Babkina.

Określona ilość jednoprocetowego roztworu Extr. Quassiae dała w 10 doświadczeniach średnio 1,71 cm³ śliny, wydzielonej jako odruch bezwarunkowy i 0,3 cm³ śliny wydzielonej jako odruch warunkowy na bodziec trwający 1'. Pod wpływem określonej ilości 0,1% roztworu kwasu solnego w 5 doświadczeniach otrzymano średnio (u tego samego psa) 5,2 cm³ wydzielania bezwarunkowego i 0,9 cm³ wydzielania warunkowego w ciągu 1'. W obu wypadkach chodzi o odruchy warunkowe naturalne, tj. o działanie tych substancji z odległości. Doświadczenia są prowadzone w warunkach stale jednakowych. Liczby wykazują przebieg wygasania.

Kwas solny	Extr. Quassiae
1,0 cm. ³	0,35 cm. ³
0,6 "	0,1 "
0,4 "	0,0 "
0,3 "	
0,15 "	
0,2 "	
0,1 "	
0,0 "	

Ogólny czas wygasania wyraźnie jest związany z wielkością odstępów pomiędzy powtórzeniami gaszonego odruchu. Im mniejsze odstępki, tym w krótszym okresie czasu osiąga się całkowite wygaśnięcie odruchu, przy czym mniej potrzeba powtórzeń — i odwrotnie.

Dla ilustracji tych stosunków przytoczę doświadczenie z pracy Babkina.

Pokazywano psu proszek mięsny w ciągu 1' w jednakowych odstępach czasu. Przedstawione poniżej szeregi wygasania zostały wykonane w ciągu jednego dnia. W przerwach między tymi szeregami dawano psu odpocząć i karmiono go proszkiem mięsnym.

Czas	Wydzielanie śliny w cm. ³	Czas	Wydzielanie śliny w cm. ³
Drażnienie co 2'		Drażnienie co 4'	
11 g. 46'	0,6	12 g. 10'	0,7
49'	0,3	15'	0,4
52'	0,1	20'	0,3
55'	0,2	25'	0,1
58'	0,15	30'	0,0
12 " 01'	0,0		

Czas	Wydzielanie śliny w cm. ³	Czas	Wydzielanie śliny w cm. ³
Drażnienie co 8'		4 " 14'	0,3
1 g, 47'	0,4	31'	0,1
	0,3	48'	0,2
2 " 05'	0,2	5 " 05'	0,1
	0,15	21'	0,1
	0,1	Drażnienie co 2'	
2 g, 32'	0,2	5 g, 27'	0,6
	0,0	30'	0,3
Drażnienie co 16'		33'	0,3
3 g, 23'	0,6	36'	0,2
	0,6	39'	0,1
	0,5	42'	0,05
		45'	0,0

W ten sposób, przy odstępach czasu wynoszących:

2'	oddech wygaś w ciągu 15'
4'	" " " " 20'
8'	" " " " 54'
16'	nie wygaś całkowicie w ciągu 2 g.
2'	oddech wygaś w ciągu 18'

Następnym warunkiem, od którego zależy szybkość wygasania, jest częste powtarzanie doświadczeń z wygasaniem na jednym i tym samym zwierzęciu. W miarę powtarzania tych doświadczeń, jeżeli inne warunki pozostają bez zmian, ilość podrażnień potrzebnych do ostatecznego wygaśnięcia staje się coraz mniejsza, aż w końcu, przynajmniej u niektórych zwierząt, całkowite wygasanie następuje już po jednym niewzmocnieniu odruchu warunkowego.

Bardzo ważne znaczenie w zjawisku wygasania należy przypisać następującej okoliczności. Zmniejszenie odruchu dotyczy nie tylko tego odruchu warunkowego, który był bezpośrednio gaszony (oddech pierwotnie ugaszony), lecz i innych, że tak powiem, zupełnie nie tkniętych przez sam zabieg gaszenia i to nie tylko tych, które są związane z tym samym bodźcem bezwarunkowym (wg. naszej terminologii — jednorodnych), lecz również wytworzonych przy pomocy innych bodźców bezwarunkowych (różnorodnych), a nawet, przy głębszych stanach wygasania — samych odruchów bezwarunkowych (odruhy wtórnie ugaszone). Tak np. u jednego z psów określona ilość kwasu solnego dawała średnio około 6 cm.³.

śliny. Ta sama ilość kwasu solnego, po głębokim wygaśnięciu kwasowego odruchu warunkowego na mechaniczne drażnienie skóry dała tylko 3,8 cm³ (doświadczenie I. J. Perelcwa j g a). Najwyraźniejsze jest wtórne wygasanie jednorodnych odruchów warunkowych; zbadaliśmy je bardziej szczegółowo.

We wszystkich wypadkach wtórnego wygasania odgrywa pierwszorzędną rolę stopień pierwotnego wygaśnięcia odruchu. Przy bardzo silnym ugaszeniu wiele zjawisk zostaje zniwelowanych, drobne różnice zacierają się. Przy umiarkowanym gaszeniu natomiast występuje na jaw wiele szczegółów. Wielkość następnego wpływu wygasania jednego odruchu warunkowego na inne jednorodne zależy (caeteris paribus) od względnej siły fizjologicznej tych ostatnich. Ta zaś z kolei zależy od „wieku” odruchu, od tego, czy jest on stale wzmacniany, czy też rzadko, albo ostatnio nawet wcale, czy często był przed tym gaszony i wreszcie od poprzedniego wzmocnienia go na danym seansie doświadczalnym. Im większą jest siła fizjologiczna danego odruchu w porównaniu z siłą odruchu pierwotnie gaszonego, tym mniej podlega on wtórnemu wygasaniu i, na odwrót, przy pierwotnym ugaszeniu silniejszego odruchu wtórnie gasną całkowicie wszystkie słabe.

Oto doświadczenia z pracy B a b k i n a.

Pies posiada trzy kwasowe odruchy warunkowe: na dzwonek, na uderzenia metronomu i na mechaniczne podrażnienie skóry. Bodziec warunkowy trwa 30”.

Doświadczenie wykonane poprzedniego dnia wykazało następującą stosunkową siłę bodźców:

Czas	Bodźce warunkowe	Wydzielanie śliny w kroplach	
3 g. 24'	Uderzenia metronomu	5	} Wszystkie bodźce zostały wzmocnione.
41'	Dzwonek	8	
4 „ 05'	Mechaniczne podrażnienie skóry	4	
41'	Uderzenia metronomu	12	
51'	Dzwonek	13	

Doświadczenie z wygasaniem. Odstęp czasu 3'.

12 g. 07'	Uderzenia metronomu	13	} Żaden z bodźców nie jest wzmocniony
10'	To samo		
13'	To samo	5	
16'	To samo	6	
19'	To samo	3	
22'	To samo	2	
25'	To samo	0	
28'	To samo	0	
31'	Mechaniczne podrażnienie skóry	0	

Czas	Bodźce warunkowe	Wydzielanie śliny w kroplach	
34'	Uderzenia metronomu	0	} Żaden z bodźców nie jest wzmochn.
37'	Dzwonek	2½	

Przy gaszeniu odruchu warunkowego średniej siły bodziec słabszy okazał się również całkowicie wygaśły, a bodziec silniejszy ujawnił jeszcze pewne działanie.

To samo występuje przy gaszeniu bodźców warunkowych zespołowych (tj. składających się z kilku różnych czynników) i ich poszczególnych składników. Przy wygasaniu bodźca zespołowego gasną również jego składniki. Jeżeli mamy dwa składniki o jednakowej sile, to przy oddzielnym gaszeniu jednego z nich, gaśnie i drugi, lecz zespołowy jest jeszcze trochę skuteczny. Przy gaszeniu silniejszego, słabszy, próbowany oddzielnie, okazuje się zupełnie nieczynny i naodwrot, przy gaszeniu słabszego, silniejszy utrzymuje jeszcze swoje działanie, wprawdzie zmniejszone. Przy gaszeniu silniejszego, który próbowany oddzielnie maskuje słabszy (o stosunku czynników w zespołowych bodźcach warunkowych będziemy mówili oddzielnie na jednym z następnych wykładów), gaśnie całkowicie również bodziec zespołowy.

Dla zrozumienia procesu wygasania posiada ważne znaczenie następujący szczególny fakt. Słabszy ze składników zespołu jest całkowicie zamaskowany przez silniejszy, tj. próbowany oddzielnie nie daje żadnego efektu. A jednak, gdy będziemy wielokrotnie powtarzali ów słabszy składnik oddzielnie, nie wzmacniając go przez odruch bezwarunkowy, okaże się, że wygaśł nie tylko silniejszy składnik, ale cały bodziec zespołowy.

Oto jedno z takich doświadczeń z pracy Perelcwejga.

Stosowano zespołowy bodziec warunkowy (mechaniczne podrażnienie skóry wraz z oziębianiem jej do 0°) oraz poszczególne jego składniki. Każdy bodziec trwa 1'. Wzmocnienie przy pomocy kwasu.

Czas	Bodziec	Wydzielanie śliny w cm. ³	
12 g. 0'	Zespołowy	1,0	} Wszystkie bodźce są wzmacniane, Żaden z bodź- ców nie jest wzmacniany.
25'	To samo	1,0	
55'	To samo	1,4	
2 " 7'	Ochładzanie	0,0	} Wszystkie bodźce są wzmacniane.
30'	To samo	0,0	
55'	To samo	0,0	
3 " 25'	Mechaniczne drażnienie skóry	0,0	}
40'	Zespołowy	0,05	
4 " 5'	To samo	1,0	}
25'	Mechaniczne drażnienie skóry	1,0	

Mówiłem dotychczas o różnych stopniach wygasania. Temat ten wymaga pewnego uzupełnienia. Stopień ugaszenia mierzy się nie tylko zmniejszeniem odruchu warunkowego i nie tylko końcowym zerowym efektem. Po osiągnięciu zera wygasanie narasta w dalszym ciągu w sposób, że tak powiem, niewidoczny. Powtarzając bodziec warunkowy, który wskutek wygaśnięcia utracił swe działanie, pogłębiamy proces wygasania, zwiększamy jego siłę.

Po skonstatowaniu tego faktu, przestaje nas dziwić wynik przytoczonego wyżej doświadczenia, w którym nieczynny bodziec warunkowy, po kilkakrotnym jego powtórzeniu, wywarł wpływ na następujące po nim bodźce. W ten sposób, w doświadczeniach z wygasaniem należy bacznie zwracać uwagę na głębokość tego procesu. W jaki sposób się ją określa, będzie pokazane w związku z następną sprawą, do omówienia której obecnie przechodzimy.

Co się dzieje dalej z ugaszonym odruchem? W jaki sposób odzyskuje on swoje utracone działanie?

Ugaszony odruch, gdy go pozostawimy samemu sobie, po pewnym, krótszym lub dłuższym czasie odzyskuje na nowo swoje działanie bez najmniejszego wpływu ze strony eksperymentatora.

Nie odnosi się to oczywiście do dopiero co wytworzonych odruchów warunkowych, które są jeszcze słabe, niestałe, i wymagają niekiedy, aby ulec wznowieniu, nowych wzmocnień, tj. połączeń z bodźcem bezwarunkowym. Wszystkie jednak dobrze wyrobione odruchy zawsze po wygaśnięciu same przez się stają się znów czynne. I oto jednym z mierników określających głębokość ugaszenia będzie właśnie ten okres czasu, który, przy zachowaniu innych warunków stałych, będzie potrzebny do powrotu ugaszonego odruchu do jego poprzedniego efektu. Proces samodzielnego odnawiania się ugaszonego odruchu zachodzi z bardzo różną szybkością — trwać może od kilku minut do kilku godzin. Przytaczam przykłady.

Pokazuje się psu z odległości proszek mięsny co 3' bez wzmocnienia (z pracy B a b k i n a):

Czas	Wydzielanie śliny w cm. ³
11 g. 33'	1,0
36'	0,6
39'	0,3
42'	0,1
45'	0,0
48'	0,0
Przerwa 2 godziny	
1 g. 50'	0,15

Inne doświadczenie (z pracy M. I. Eljassona). Pokazujemy proszek mięśny z odległości co 10 minut bez wzmocnienia:

Czas	Wydzielanie śliny w kropkach
1 g. 42'	8
52'	3
2 g. 2'	0

Przerwa 20'

22' 7

Nasze dzisiejsze doświadczenie z wygasaniem zakończyliśmy przed 23 minutami. Spróbujemy ponownie zadziałać metronomem. Otrzymujemy:

Okres utajony	Wydzielanie śliny w kropkach
5'	6

Zamiast otrzymanych poprzednio:

13' 3

Widzimy, że odruch ten do pewnego stopnia uległ samoistnemu wznowieniu.

Różnice w szybkości odnawiania się ugaszonego odruchu zależą od kilku warunków. Przede wszystkim i najczęściej określa je stopień, głębokość ugaszenia. Następnie bardzo ważne znaczenie ma tu indywidualność zwierząt, typ ich układu nerwowego. Wyraźny wpływ okazuje siła odruchu warunkowego. W końcu odgrywa również znaczną rolę częstość powtarzania się doświadczeń z wygasaniem.

Powrót ugaszonego odruchu do zwykłego działania może być przyśpieszony. W tym celu trzeba zastosować ten odruch bezw warunkowy, przy pomocy którego został wytworzony dany odruch warunkowy. Można go zastosować bądź oddzielnie, bądź razem z ugaszonym bodźcem warunkowym, tj. wzmocnić ten bodziec. Sposób ten tym szybciej osiąga swój cel, im mniej głęboko jest ugaszony odruch warunkowy. Przy słabym ugaszeniu wystarczy jednorazowe zastosowanie tego sposobu, przy głębokim — trzeba go powtórzyć wielokrotnie. Będzie to druga metoda określania głębokości wygasania.

Zagadnienie, czy na szybkość powrotu działania wygasłego bodźca warunkowego wpływa to, czy stosujemy sam bodziec bezwarunkowy, czy też łącznie z bodźcem warunkowym — nie było dotychczas ściśle opracowane. Zajęliśmy się nim na serjo dopiero obecnie.

Cały wyłożony materiał o wygasaniu, być może nieco obciążający uwagę Państwa jako nie ujęty w jakiś ogólny pogląd, stopniowo prowadził do rozwiązania najważniejszego zagadnienia: do jakiej kategorii zjawisk należy zaliczyć wygasanie? Musieliśmy uznać je za specjalny rodzaj hamowania, ponieważ otrzymane przez nas fakty wykluczały stanowczo wszystkie inne możliwe objaśnienia tego zjawiska.

Ze wygasanie nie jest zniszczeniem odruchu warunkowego, rozerwaniem wytworzonego połączenia nerwowego, na to wskazuje bez żadnej wątpliwości fakt samoistnego odnawiania się wygasłego odruchu po upływie pewnego czasu.

Następnie pozostawało jeszcze przypuszczenie, że jakaś część aparatu nerwowo-wydzielniczego, który bierze udział w naszych odruchach, ulega zmęczeniu. Lecz i ta myśl, podobnie jak tamta, na podstawie naszych faktów musiała zostać odrzucona. Przede wszystkim cały nasz materiał doświadczalny pozwala stwierdzić, że nie może być mowy o jakimkolwiek zmęczeniu właściwych elementów wydzielniczych, gdyż stale wzmacniane odruchy warunkowe dają wydzielanie wielkiej ilości śliny niezależnie od tego, ile razy się je powtarza. Zresztą, wznowienie czynności wygasłego odruchu osiąga się dzięki jeszcze jednej czynności wydzielniczej, zachodzącej przy zastosowaniu odruchu bezwarunkowego. Poza tym zaś, praca wydzielnicza gaszonego odruchu jest często zupełnie nikła. Wygasanie nie może być również zmęceniem elementów nerwowych. Proszę przypomnieć sobie doświadczenie, w którym jeden ze składników skórno-bodźca warunkowego, mianowicie słabszy — ochładzanie, sam przez się, stosowany oddzielnie, nie wywoływał najmniejszego efektu dodatniego, a po wielokrotnym powtórzeniu go bez bodźca bezwarunkowego (tj. przy stosowaniu go tak, jak przy gaszeniu), doprowadził do wtórnego wygaśnięcia silniejszego składnika mechanicznego, a nawet samego bodźca zespolonego. Ochładzanie skóry nie wywoływało przecież żadnej czynności pozytywnej, cóż więc mogło się tu zmęczyć? Prócz tego, wielokrotnemu drażnieniu ulegał aparat nerwowy skóry wrażliwy na ochładzanie wraz ze wszystkimi jego składowymi elementami, w jakież więc sposób mógł się zmęczyć nie pracujący aparat reagujący na podniety mechaniczne?

W ten sposób drogą wykluczenia dochodzimy do wniosku, że to,

co nazywaliśmy wygasaniem, jest procesem hamującym, jest hamowaniem. Z tego punktu widzenia można łatwo wytłumaczyć prawie wszystkie fakty, które zostały wyżej wymienione w związku z wygasaniem.

Obserwowane niekiedy przy wygasaniu samoistne wahania o charakterze rytmicznym łatwo zrozumieć jako zjawisko walki i wytwarzania równowagi pomiędzy procesem pobudzającym i hamującym. Również zrozumiałą jest wpływ właściwości indywidualnych, gdyż z własnego naszego życia dobrze wiemy, jak silnym wahanom ulega u różnych ludzi zdolność hamująca układu nerwowego. Jak zobaczymy z dalszego ciągu naszych wykładów, wiele przykładów na to dostarczą nam również zwierzęta. Jasne, że im silniejszy jest odruch warunkowy, tj. im intensywniejszy jest proces pobudzenia, tym większe będzie napięcie procesu hamowania i tym dłuższego potrzeba czasu, aby pokonać pierwszy z tych procesów. Ponieważ, przy powtarzaniu nie wzmacnianego bodźca warunkowego, hamowanie powinno się sumować, to oczywiście, że im mniejsze są odstępy czasu pomiędzy powtórzeniami, tym w krótszym czasie otrzymuje się maksymalne hamowanie. Nie sprawia również trudności zrozumienie tego, że przy powtarzaniu doświadczeń z wygasaniem proces ten odbywa się co raz szybciej, a to dlatego, że powtarzanie, wprawa, wzmacnia proces hamujący, co również wiemy z codziennych obserwacji nad samym sobą i z czym często będziemy się spotykali przy dalszym zapoznawaniu się z odruchami warunkowymi. Wpływ wygasania jednego odruchu warunkowego na inne i to nie tylko jednorodne, lecz i różnorodne, a nawet na sam odruch bezwarunkowy winno znaleźć swe wyjaśnienie w uznaniu faktu rozprzestrzeniania się procesu hamującego w mózgu od punktu wyjściowego, faktu, którym zajmiemy się gruntownie na jednym z następnych wykładów.

Jednakże pozostaje jeszcze jeden z wyżej wyliczonych faktów dotyczących wygasania, którym powinniśmy się zająć szczegółowo i to zaraz, ponieważ jest on, w przeciwieństwie do innych faktów, zupełnie niewyjaśniony. Mowa tu o tych nagłych wzniesieniach występujących na prawidłowej linii wygasania, które pojawiają się dość często w związku z bodźcami przypadkowymi, powstającymi w otaczającym środowisku. Wystarczy, aby rozległ się jakikolwiek uboczny dźwięk, aby zmieniło się ogólne oświetlenie pokoju czy to w kierunku zmniejszenia, czy to zwiększenia itd., a zaraz mamy wyraźne zakłócenie w rozwijającym się wygasaniu

i pojawia się szybkie nasilenie odruchu warunkowego. W ten sam sposób, oczywiście, działają również te wszystkie bodźce uboczne, które stosujemy umyślnie dla sprawdzenia tego wpływu. Przykłady odpowiednich doświadczeń będą przytoczone później. Dotyczy to również jednego z faktów, który bardzo długo był zagadkowy dla naszej pracowni. Gasimy naturalny odruch warunkowy na widok proszku mięsnego. Jak pokazuje doświadczenie kontrolne, odruch ten ulega samoistnej odnowie po $\frac{1}{2}$ do 1 godz. Jeżeli jednak natychmiast po wygaśnięciu odruchu do zera, wlejemy psu do pyska roztwór kwasu i po ukończeniu wydzielania się śliny na kwas (wszystkiego po uływie 5 minut od chwili otrzymania efektu zerowego) znowuż pokażemy z odległości proszek mięsny, jako pokarmowy bodziec warunkowy, to otrzymamy prawie całkowity naturalny odruch warunkowy. Jak to może nastąpić? Przecież odruchy warunkowe posiadają wyraźnie specyficzny charakter, tj. określony bodziec wywołuje tylko określoną reakcję. Tutaj zaś efekt wygaszonego odruchu warunkowego pokarmowego wraca dzięki zastosowaniu czynnika, wywołującego odruch zupełnie inny, mianowicie kwasowy. Odruch kwasowy wyraźnie różni się od pokarmowego zarówno pod względem składu śliny, jak i pod względem reakcji ruchowej. Z czym więc mamy tu do czynienia? Z punktu widzenia faktycznego stanu rzeczy jest to usunięcie procesu hamowania. We wszystkich dopiero co przytoczonych przypadkach to usuwanie procesu hamowania posiada pewną ogólną cechę: jest ono czasowe, trwa dopóty, dopóki istnieje wywołujący je bodziec lub jego widoczne czy też niewidoczne działanie następuje. Oto odnoszący się tu ciekawy epizod z życia naszej pracowni. Różni członkowie pracowni mieli odmienne przekonania, dotyczące wpływu kwasowego odruchu bezwarunkowego na odnawianie wygaszonego odruchu pokarmowego. Jedni z przekonaniem dowodzili istnienia tego faktu, drudzy równie stanowczo go negowali. Co było prawdą? Jak to się często zdarza zarówno w życiu, jak i w nauce, okazało się, że obie strony mają rację. Doświadczenia d-ra I. W. Zawadzkiego całkowicie wyjaśniły sprawę. Odmienne wyniki występujące u różnych eksperymentatorów były rezultatem przeoczonej różnicy w warunkach ich doświadczeń. Jedni próbowali ugaszony pokarmowy odruch warunkowy natychmiast lub w parę minut po zniknięciu wydzielania śliny pochodzącego od wiania kwasu, inni natomiast czynili to dopiero po upływie dłuższego czasu. Biorąc to pod uwagę dr. Zawadzki w jednym i tym samym doświadczeniu otrzymał fakty zarówno jednych, jak i drugich.

Oto jedno z takich doświadczeń.

Czas	B o d z i e c	Wydzielanie śliny w kroplach	
		z gruczołu podszczękowego	z gruczołu przyusznego
2 g. 28'	Proszek mięсны z odległości w ciągu 1'	16	12
40'	" " " " " " " 1'	9	6
52'	" " " " " " " 1'	7	4
3 " 05'	" " " " " " " 1'	5	2
18'	" " " " " " " 1'	0	0
20'	Wlano psu do pyska kwas. Wydzielanie śliny skończyło się o 3 g. 25' 50".		
31'	Proszek mięсны z odległości w ciągu 1'	1	0
34'	Jedzenie proszku mięсного w ciągu 1'.		
46'	Proszek mięсны z odległości w ciągu 1'	10	8
47'	Jedzenie proszku mięсного w ciągu 1'.		
4 " 05'	Proszek mięсны z odległości w ciągu 1'	9	7
15'	" " " " " " " 1'	7	6
25'	" " " " " " " 1'	4	3
35'	" " " " " " " 1'	1	0
45'	" " " " " " " 1'	0	0
51'	Wlano psu do pyska kwas. Wydzielanie śliny skończyło się o 4 g. 54' 20".		
55'	Proszek mięсны z odległości w ciągu 1'	7	5

Widać stąd, że po 7 minutach od ukończenia wydzielania śliny na kwas wznowienie odruchu jest minimalne i dotyczy tylko jednego gruczołu; natomiast po 40" wznowienie to jest bardzo znaczne i uwidacznia się na obu gruczołach.

Czasowy charakter wznawiania występuje również i przy bodźcach, które właśnie obecnie omawiamy, tj. tych, które warunkują nieprawidłowe wzniesienia na zazwyczaj prawidłowo obniżającej się linii wygasania lub po całkowitym wygaśnięciu.

Oto inne doświadczenie d-ra Z a w a d z k i e g o wykonane na drugim psie.

Czas	B o d z i e c	Wydzielanie śliny w kroplach	
		z gruczołu podszczękowego	z gruczołu przyusznego
1 g. 53'	Proszek mięсны z odległości w ciągu 1'	11	7
58'	" " " " " " " 1'	4	2
2 " 03'	" " " " " " " 1'	0	0
08'	To samo+mechaniczne drażnienie skóry	3	1
13'	To samo+stuknięcie pod stołem	2	1
18'	" " " " " " "	0	0
20'	Wchodzę do pokoju, rozmawiam i wychodzę po 2'.		
23'	Proszek mięсны z odległości w ciągu 1'	5	2
28'	" " " " " " " 1'	0	0

Jak widać, i tutaj wznawiają ugaszany odruch zarówno bodźce aktualne (pierwsze dwa bodźce), jak i ich utajone działanie następne (ostatni bodziec).

W dopiero co przytoczonych doświadczeniach działanie odnawiające sprowadza się do niewielu minut, odpowiednio do krótkiego trwania bodźców i ich wpływu następczego. Lecz przy niektórych specjalnych odruchach ubocznych, mających charakter przewlekły, o których wspomniano w rozdziale o hamowaniu zewnętrznym, działanie odnawiające daje o sobie znać w ciągu całego doświadczenia i w ten sposób uniemożliwia otrzymanie prawidłowej linii wygasania i w ogóle wygaśnięcia całkowitego i trwałego.

Następnie należy się zatrzymać na następującej ważnej okoliczności, dotyczącej tego przedmiotu. W ciągu całej naszej pracy wielokrotnie spostrzegaliśmy jednoczesne istnienie różnych odruchów; występuje przy tym oczywiście ich wzajemne oddziaływanie, to dające przewagę jednemu z nich, to drugiemu, to znów warunkujące zobojętnianie. Na przykład przy wytwarzaniu bodźca warunkowego z mechanicznego drażnienia skóry często spotykamy się z przeciwdziałaniem bezwarunkowych odruchów skórnych w postaci drapania, otrząsania się i tym podobnych ruchów, wskutek czego u pewnych zwierząt, wprawdzie rzadkich, jest niemożliwe uzyskanie stałego i niezmiennego skórnego odruchu warunkowego na podniecie mechaniczną. To samo zdarza się i przy pewnych wysokich tonach, wywołujących u niektórych psów żywą ujemną reakcję ruchową. Oznacza to, że bodźce bezwarunkowe, jako czynniki z grupy hamowania zewnętrznego, stale w mniejszym lub większym stopniu hamują odruch warunkowy. W takim razie należy oczekiwać, że takie uporczywe odruchy bezwarunkowe tym bardziej i tym częściej będą zakłócały prawidłowy bieg wygasania, ponieważ proces wygasania jest o wiele bardziej chwiejny, niż proces pobudzenia. Zarówno przykłady takich wypadków, jak i ich bardziej szczegółowa analiza doświadczalna, będą omówione na jednym z następujących wykładów.

Wszystkie przytoczone dane pozwalają nam nazywać omawiane zjawisko (polegające na czasowym wznowieniu działania gaszonego lub ugaszonego odruchu, na czasowym usunięciu hamowania) rozhamowaniem, którym to terminem będziemy się odtąd stale posilkowali.

Obecnie powstaje poważne pytanie: jaka różnica istnieje między odnawianiem się wygaszonego odruchu warunkowego przy pomocy wzmacniającego go odruchu bezwarunkowego i tym, co obecnie nazwaliśmy rozhamowaniem. Zewnętrzne różnice nie trudno zau-

ważyc. W jednym wypadku wznowienie jest trwałe, w drugim — czasowe; w jednym jest ono wywołane przez specjalny czynnik, z którym został uprzednio związany bodziec warunkowy, w drugim następuje pod wpływem podnieć zupełnie ubocznych. Co się tyczy głębszego uzasadnienia tych różnic, to przy obecnie posiadanym materiale trudno, (a nawet jest wprost niemożliwe) wyrobić sobie na nie jasny pogląd. Przecież i w pierwszym wypadku chodzi jedynie o usunięcie hamowania, gdyż myśl o zniszczeniu odruchu warunkowego przy wygasaniu nie może być brana w rachubę ze względu na fakt samoistnego powrotu do normy ugaszonego odruchu. W ten sposób jesteśmy zmuszeni przyjąć istnienie w obu tych wypadkach jakiejś różnicy w samym mechanizmie usuwania procesu hamowania.

Jak należy sobie wyobrażać wewnętrzny mechanizm rozhamowania?

Oczywiście, jeżeli nie wiemy, co to jest hamowanie tak, jak nie wiemy co to jest pobudzenie oraz co jest istotą wzajemnego stonunku tych procesów, to nie może być mowy o gruntownym wytłumaczeniu rozhamowania. Uważamy tylko za wskazane zwrócić uwagę na następujące zestawienie faktów. Jeżeli czynniki, które za pośrednictwem wywoływanych przez nie ubocznych odruchów hamują dodatnie odruchy warunkowe, są słabe z natury lub osłabione wskutek powtarzania, wówczas wywołują one rozhamowanie ugaszonych odruchów warunkowych. (Fakty, które się tu odnoszą, będą przytoczone na następnym wykładzie). W ten sposób, traktując rzecz czysto schematycznie, można uważać rozhamowanie za hamowanie hamowania, jak to, zresztą, dawniej czyniliśmy. Oczywiście nie jest to żadne objaśnienie.

Tak więc, najważniejszym wnioskiem z całego przedstawionego na tym wykładzie materiału doświadczalnego jest to, że dodatni bodziec warunkowy dość szybko, w sposób ostry, a jednak stopniowo może być przekształcony w bodziec warunkowy ujemny, hamujący. W ten sposób musimy mieć stale do czynienia zarówno z odruchami warunkowymi dodatnimi, jak i ujemnymi.

WYKŁAD PIĄTY

2) Hamowanie wewnętrzne: b) hamowanie warunkowe.

Na poprzednim wykładzie zajmowaliśmy się wyłącznie badaniem pierwszego rodzaju hamowania wewnętrznego, mianowicie wygasania. Polegało ono na przeistaczaniu na pewien czas dodatniego bodźca warunkowego w ujemny, hamulcowy, przez stosowanie go w krótkich odstępach czasu, bez dołączania doń odruchu bezwarunkowego. Obecnie przejdę do drugiego rodzaju hamowania wewnętrznego, który został przez nas tak samo dokładnie zbadany.

Oto zasadnicze doświadczenie. Mamy dobrze wytworzony dodatni bodziec warunkowy. Następnie dołączamy do niego nowy czynnik i stosujemy ten zespół bodźców ze znacznymi nawet przerwami, wynoszącymi godziny lub dni, nie łącząc go z bodźcem bezwarunkowym. Zespół ten powoli staje się nieskuteczny, tj. nasz bodziec warunkowy w połączeniu z nowym czynnikiem stopniowo zatracą swój dodatni efekt, podczas gdy bodziec ten, stosowany oddzielnie i stale wówczas wzmacniany, zachowuje w pełni swe działanie. Zjawisko to nosi dotychczas w naszych badaniach nazwę *hamowania warunkowego*. Przymiotnik nie jest tutaj zbyt szczęśliwie dobrany, gdyż wygasanie jest przecież także hamowaniem warunkowym, bowiem powstaje ono, wyrabia się, w określonych warunkach. Jako usprawiedliwienie tej nazwy może służyć historia owego hamowania. Ponieważ mamy tu do czynienia ze współdziałaniem bodźca dodatkowego, początkowo mieszaliśmy powyższe zjawisko z hamowaniem zewnętrznym i dopiero potem, gdy zostało wyjaśnione, że w istocie jest to hamowanie wewnętrzne, dla odróżnienia od poprzedniego dano mu określenie „warunkowe”. Jak zobaczymy niżej, najodpowiedniejszym byłby w tym wypadku termin — hamowanie różniczkowe.

Wytwarzanie hamowania warunkowego jest z tego względu ciekawe, że ilustrując wielką złożoność zjawisk, z jakimi mamy do czynienia, świadczy zarazem, iż potrafiliśmy ją na drodze doświadczalnej w sposób zadawalający rozwikłać. Dlatego też uważam za słuszne w tym miejscu zatrzymać się nieco dłużej.

Przy wytwarzaniu hamowania warunkowego występują przede wszystkim na jaw nader swoiste stosunki, zależne od tego, w jakiej

chwili spotyka się dodatni bodziec warunkowy z czynnikiem dodatkowym. Jeżeli czynnik ten poprzedza o kilka (3 — 5) sekund bodziec warunkowy (jak to zazwyczaj u nas bywa), lub zaczyna z nim działać jednocześnie, a nawet o parę sekund później i następnie nadal mu towarzyszy, wówczas hamowanie warunkowe rozwija się stosunkowo łatwo. Jeżeli bodziec dodatkowy zostaje przerwany w chwili zadziałania bodźca warunkowego, to w niektórych wypadkach wytworzenie się hamowania warunkowego odbywa się z wyraźną trudnością dla układu nerwowego zwierzęcia, co wyraża się w niepokoju zwierzęcia i różnych jego reakcjach obronnych. Jeżeli zaś między bodźcem dodatkowym i początkiem bodźca warunkowego istnieje parosekundowa przerwa, to nie widzimy żadnego efektu. Kiedy przerwa ta dochodzi do 10 sekund (najczęściej stosowany wypadek), wtedy dodatkowy czynnik staje się sam bodźcem warunkowym, jak o tym wyżej była mowa przy opisywaniu procedury wytwarzania odruchów warunkowych wogóle (wtórny odruch warunkowy). Jedynie jeżeli wziąć wyjątkowo silny bodziec dodatkowy, jakim jest np. trąbka samochodowa, wówczas hamowanie warunkowe może wystąpić nawet przy odstępnie czasu 20 sekund.

Oto odpowiednie doświadczenie z pracy dra Frołowa.

Trąbka samochodowa, działająca w przeciagu 10" i oddzielona od pokarmowego bodźca warunkowego — uderzeń metromonu — przerwą 10", zastosowana po raz pierwszy, nie wpłynęła zupełnie na wielkość odruchu warunkowego. Potem jednak, przy stałym powtarzaniu jej wraz z niewzmacnianym bodźcem warunkowym, stopniowo zaczęła prowadzić do zmniejszenia się jego efektu, nawet gdy przerwa wynosiła 20".

Doświadczenie z dn. 28.XII. 1924 r. Trąbka samochodowa zostaje zastosowana po raz drugi.

Czas	B o d z i e c	Czas trwania bodźca	Wydzielanie śliny w kroplach
1 g. 41'	Metronom	30"	9
48'	Trąbka samochodowa . .	10"	0
	Przerwa	20"	0
	Metronom	30"	6

Doświadczenie z dn. 21.I. 1925 r. Trąbkę samochodową stosuje się po raz 13.

1 g. 58'	Metronom	30"	8,5
2 g. 9'	Trąbka samochodowa . .	10"	0
	Przerwa	20"	0
	Metronom	30"	1

Na ogół, podane wyżej odstępy czasu wahają się, w zależności od siły czynników dodatkowych.

W ten sposób mamy tu do czynienia z bardzo ciekawymi zależnościami występującymi pomiędzy procesami pobudzenia i hamowania. Jak należy wyjaśnić sobie tak wielkie różnice w przebiegu zjawisk przy tak na pozór nieznacznych zmianach warunków?

Opierając się na analogji z innymi znanymi nam faktami, zatrzymałiśmy się na następującym wyjaśnieniu przytoczonych zjawisk. Gdy czynnik dodatkowy występuje razem z bodźcem warunkowym lub nieznacznie go poprzedza, oba one tworzą jakgdyby nowy bodziec, częściowo podobny do bodźca warunkowego, częściowo zaś różniący się od niego. Zobaczymy na wykładzie 7-ym, że gdy jakiś bodziec dzięki odpowiedniej procedurze stał się bodźcem warunkowym, wówczas bodźce podobne jak np. bliskie tony, odmienne miejsca skóry itp. posiadają z początku również działanie warunkowe i dopiero potem, przy systematycznym powtarzaniu ich bez wzmacniania, tracą to działanie, przekształcając się w bodźce hamujące. Byłoby to w objaśnianym przez nas wypadku fazą wytwarzania hamowania warunkowego. Gdy zaś czynnik dodatkowy zostaje mniej lub bardziej odsunięty w czasie od bodźca warunkowego, tj. gdy zlanie się ich obydwóch w jedną podnieję zostaje utrudnione, lub uniemożliwione, wtedy ma miejsce zwykły proces wytwarzania się z czynnika dodatkowego nowego bodźca warunkowego. Stary bodziec ma przy tym zupełnie to samo znaczenie, co w zwykłym sposobie wyrabiania odruchów warunkowych bodziec bezwarunkowy. Przy takim ujęciu nietrudno wytłumaczyć, dlaczego odstęp między czynnikiem dodatkowym, a bodźcem warunkowym przy rozwijaniu się hamowania warunkowego może być tym dłuższy, im silniejszy jest czynnik dodatkowy. Silny czynnik posiada dłuższe działanie następcze, które może, również i przy większym odstępnie czasu, zlewać się z bodźcem warunkowym, wywołując z nim razem jeden odrębny akt nerwowy. W każdym bądź razie, bez względu na to, czy nasze objaśnienie jest prawdziwe, czy nie, same zjawiska są dla eksperymentatora zachęcającym przykładem uchwytnej prawidłowości w tak skomplikowanym wypadku ośrodkowej działalności nerwowej.

Należy jednak wspomnieć, że oprócz powyższego, zazwyczaj występującego stanu rzeczy istnieją bardzo rzadkie wypadki (dotyczące zarówno zwierząt o nienaruszonej korze, jak i operowanych), w których, w stanie niewątpliwie wzmożonej pobudliwości układu nerwowego, przy całkowitej jednoczesności działania czynnika dodatkowego i bodźca warunkowego, wytwarza się zamiast hamowa-

nia warunkowego wyraźny wtórny odruch warunkowy, który utrzymuje się dość długo i może nawet występować jednocześnie z powstałym później zjawiskiem hamowania.

Doświadczenia N. A. Kaszerininowej. Mechaniczne podrażnienie skóry jest kwasowym bodźcem warunkowym, a uderzenia metronomu są czynnikiem dodatkowym, tworzącym wraz z tamtym bodźcem zespół hamujący. Przy 25 powtórzeniu zespół hamujący dał tylko 3 krople śliny w ciągu 1', podczas gdy efekt bodźca warunkowego stosowanego oddzielnie wynosi 29 kropel w ciągu 1'. Po 34 powtórzeniach zespołu hamującego, metronom zastosowany oddzielnie wywołał wydzielenie śliny w ilości 8 kropel, choć przedtem, zanim go zaczęto stosować w zespole hamującym, nie miał żadnego działania wydzielniczego.

Być może, podobne zjawiska w słabej i przejściowej postaci zdarzają się częściej.

Sam przebieg rozwijania się hamowania warunkowego jest również nader różnorodny. Niekiedy, gdy do bodźca warunkowego po raz pierwszy zostaje dołączony nowy czynnik, następuje natychmiast zmniejszenie albo nawet zupełne zniknięcie efektu warunkowego; przy następnych powtórzeniach tego zespołu reakcja pojawia się na nowo, potem zaś znów stopniowo zanika. Przy innym czynniku dodatkowym, odwrotnie, sprawa zaczyna się od tego, że efekt wywołany przez zespół bodźców jest większy, niż efekt samego bodźca warunkowego, poczem dopiero następuje powolne obniżanie się jego do zera. W innym wypadku, początkowe zmniejszenie reakcji na zespół bodźców w porównaniu z reakcją na bodziec warunkowy ustępuje miejsca jej wzrostowi i dopiero potem pojawia się stopniowy spadek do trwałego zera. Co oznaczają i czym są uwarunkowane te odmiany? Zależą one od siły odruchu ubocznego, wywoływanego przez czynnik dodatkowy. Pojawiające się od razu zmniejszenie reakcji na zespół bodźców jest niewątpliwie wynikiem hamowania zewnętrznego. Jeden czynnik dodatkowy wywołuje, powiedzmy, silny odruch orientacyjny — będzie on więc natychmiast hamował dodatni odruch warunkowy. Innemu czynnikowi dodatkowemu odpowiada słaby odruch orientacyjny — wówczas z początku na zespół bodźców pojawi się efekt zwiększony, będący niewątpliwie wynikiem rozhamowania; świadczy o tym fakt, że i w zwykłych naszych odruchach warunkowych na początku działania bodźca warunkowego istnieje faza hamowania wewnętrznego, która zostaje usunięta przez słaby odruch orientacyjny. Z fazą tą zaznajomimy się na następnym wykładzie, gdy będziemy zajmowali się trzecim rodzajem hamowania wewnętrznego. Zastąpienie początkowego zmniejszenia się efektu ze-

społu przez jego zwiększenie tłumaczy się stopniowym osłabianiem siły odruchu ubocznego w miarę powtarzania czynnika dodatkowego; odruch ten najpierw hamuje odruch warunkowy, potem zaś, słabnąc, rozhamowuje go, jak to zobaczymy przy końcu dzisiejszego wykładu.

W charakterze bodźców dodatkowych, powodujących rozwój hamowania warunkowego, mogą występować najrozmaitsze czynniki, pochodzące ze świata zewnętrznego, byleby oczywiście posiadały one u danego zwierzęcia powierzchnie odbiorcze. W protokołach przytoczonych niżej doświadczeń znajdziemy niemało przykładów takich czynników.

Czynniki dodatkowe, jak to wyżej wspomniano, mogą służyć do wytworzenia hamowania warunkowego nie tylko wtedy, gdy występują jednocześnie z bodźcami warunkowymi, lecz i wówczas, gdy działają w postaci śladów, i to zazwyczaj możliwie wczesnych, tj. gdy od dodatkowego czynnika przechodzi się natychmiast do bodźca warunkowego; jedynie przy czynnikach bardzo silnych można, jak dopiero co mówiłem, wytworzyć hamowanie warunkowe również i na ślady późniejsze.

Gdy jednak zespół hamujący jest już całkowicie wytworzony, wtedy nie traci on swego znaczenia hamującego nawet przy bardzo znacznym (bo dochodzącym do 1') odsunięciu w czasie czynnika dodatkowego od bodźca warunkowego.

Mamy również doświadczenia, w których, jako czynnik hamowania wewnętrznego występuje czas. Oto odpowiednie doświadczenie d-ra K. N. Krzyszkowskiego. U psa stosowano w pewnym celu hamowanie warunkowe odruchu kwasowego (ton — kwasowy bodziec warunkowy, mechaniczne drażnienie skóry — czynnik dodatkowy) stale na 19 — 20' po ostatnim wlewaniu kwasu. Wytworzył się następujący stan rzeczy: po 19 — 20 minutach od wlewania kwasu bodziec warunkowy — ton wywoływał minimalne wydzielanie śliny, albo nie wywoływał żadnego wydzielania nawet wtedy, gdy nie towarzyszyło mu mechaniczne drażnienie skóry.

Odstępy między wzmacnianiami bodźcami warun- kowymi w minutach	Wydzielanie śliny w kropłach
13	9
12	14
19	0
33	11
19	3
33	8

Szybkość wytwarzania hamowania warunkowego, jak również jego stopień (hamowanie całkowite, lub względne) zależą od kilku warunków.

Na pierwszym miejscu należy tu postawić indywidualność zwierzęcia, charakter jego układu nerwowego: pobudliwy, zrównoważony lub lekko zahamowany. U pewnych zwierząt hamowanie rozwija się bardzo powoli i nigdy nie staje się zupełne u innych, naodwrot, już po nielicznych powtórzeniach zespołu hamującego następuje całkowite i trwałe zahamowanie.

Prócz tego wyraźne znaczenie posiada siła czynnika dodatkowego. Tak np. u psa (doświadczenie d-ra G. W. Misztowta), u którego kwasowym bodźcem warunkowym były uderzenia metronomu, ochładzanie pewnego miejsca skóry do temperatury 4 — 5° w celu hamowania warunkowego zaczęło okazywać działanie dopiero po 30 razach, a całkowitego zahamowania nie osiągnięto nawet po 145 razach. Zastosowana w tym samym celu, po czteromiesięcznej przerwie, temperatura 1° wywołała całkowite zahamowanie już po 12 powtórzeniach. Lecz taki albo inny wynik określa się także stosunkiem siły między czynnikiem dodatkowym i czynnikiem, który występuje jako bodziec warunkowy. Tak np. działanie na skórę temperatury 45° nie wytworzy całkowicie hamującego zespołu z bodźcem warunkowym, którym jest metronom, podczas gdy u tego samego zwierzęcia wynik ten można łatwo osiągnąć, gdy bodźcem warunkowym jest światło (doświadczenie d-ra Fursikowa).

Wreszcie daje się zauważyć fakt, że, *caeteris paribus*, u danego psa, pierwsze wytworzenie hamowania warunkowego wymaga o wiele dłuższego czasu, niż następne.

Dotychczas, mówiąc o hamowaniu warunkowym, nie dałem dowodów, że chodzi tu rzeczywiście o hamowanie, nie zaś o zwykły zanik efektu, spowodowany systematycznym niewzmacnianiem zespołu przez bodziec bezwarunkowy. Dowody te będą przytaczane w miarę przedstawiania materiałów zebranych w danym przedmiocie. Oto pierwszy.

Czym staje się ów czynnik dodatkowy, za pomocą którego rozwija się hamowanie warunkowe, jaka jest jego ostateczna funkcja? Zagadnienie to winno być oczywiście rozwiązane przez zastosowanie tego czynnika w innych formach doświadczenia. Gdy hamowanie warunkowe rozwinęło się już całkowicie, czynnik ten zastosowany oddzielnie, sam jeden, nie wywołuje pozornie żadnego efektu. Rola jego występuje jednak nader jaskrawo w połączeniu z innymi bodźcami warunkowymi, z którymi nigdy przedtem razem nie był

zastosowany. Bodźce te, gdy zostaje do nich dołączony czynnik dodatkowy zespołu hamującego, wykazują natychmiast silnie zmniejszony efekt w porównaniu ze zwykłymi warunkami. Działanie to występuje nie tylko na odruchach jednorodnych, tj. związanych z jednym i tym samym odruchem bezwarunkowym, ale również na różnorodnych, a nawet na samym odruchu bezwarunkowym.

Oto odpowiednie doświadczenia.

Wytworzono u psa trzy pokarmowe odruchy warunkowe: na zapalenie lampek przed oczami psa, na obracający się przedmiot i na ton cis organów. W stosunku do odruchu warunkowego na obracający się przedmiot wytworzono pełne hamowanie warunkowe przy pomocy mechanicznego drażnienia skóry i niezależnie od tego przy pomocy uderzeń metronomu. (doświadczenie d-ra N. I. Leporskiego).

I.

Czas	Bodziec w ciągu 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
1 g. 38'	Obracający się przedmiot	16
50'	Zapalenie lampek	17
2 g. 14'	Zapalenie lampek+mechan. drażnienie skóry	2
25'	Natychmiastowe wzmocnienie obracającego się przedmiotu przez pokarm	
43'	Obracający się przedmiot + mechaniczne drażnienie skóry	0

II.

Czas	Bodziec w ciągu 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
1 g. 30'	Ton cis + uderzenia metronomu	3
40'	Ton cis	20
54'	Obracający się przedmiot	18
2 g. 03'	Natychmiastowe wzmocnienie obracającego się przedmiotu przez pokarm	
23'	Obracający się przedmiot + uderzenia metronomu	0

W pierwszym doświadczeniu do zapalenia lampek dołączono po raz pierwszy mechaniczne drażnienie skóry i otrzymano znaczne

zahamowanie, nie dochodzące co prawda do zera. W drugim doświadczeniu tak samo podziałał metronom, występując po raz pierwszy razem z tonem cis.

Tak więc, czynnik, wywołujący hamowanie warunkowe jednego odruchu warunkowego, hamuje przy pierwszym zastosowaniu inne odruchy warunkowe, związane z jednym i tym samym odruchem bezwarunkowym.

To samo również obserwuje się przy pierwszym działaniu tego czynnika na różnorodne czynniki warunkowe, t. j. pochodzące od różnych odruchów bezwarunkowych.

Uderzenia metronomu są dla psa pokarmowym bodźcem warunkowym, gwizdanie — czynnikiem dodatkowym w zespole hamującym z uderzeniami metronomu, mechaniczne drażnienie skóry kwasowym bodźcem warunkowym (doświadczenia d-ra Babkina).

Czas	B o d ź i e c w c i ą g u 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
3 g. 8'	Mechaniczne drażnienie skóry	3
16'	To samo	8
25'	Mechan. drażnienie skóry+gwizdanie.	mniej niż kropla
30'	Mechaniczne drażnienie skóry	11

Co się tyczy stopnia hamowania warunkowego w stosunku do różnych kombinacji odruchów, zależy on od siły odruchów zespołowych, które zostają poddane hamowaniu.

Oto odpowiednie doświadczenie z prac d-ra Leporskiego. Pies posiadał trzy różne pokarmowe odruchy warunkowe: na obracający się przedmiot, na zapalenie lampek i na ton. W stosunku do każdego z nich wytworzono z mechanicznego drażnienia skóry hamulec warunkowy, przy czym we wszystkich trzech wypadkach zespół hamujący nie dawał ani kropli śliny. Wszystkie trzy bodźce warunkowe, działając jednocześnie, wywoływały o wiele silniejszy efekt wydzielniczy, niż najsilniejszy z tych bodźców, zastosowany oddzielnie.

Czas	B o d ź i e c w c i ą g u 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
1 g. 40'	Ton	21
2 g. 0'	Ton + obracający się przedmiot + lampka	32
10'	Obracający się przedmiot	23
27'	Bodziec zespołowy + mechaniczne drażnienie skóry	9
51'	Obracający się przedmiot + machan. drażnienie skóry	0

Hamulec warunkowy, który hamował do zera każdy bodziec warunkowy oddzielnie, zahamował tylko częściowo ich zespół, będący bodźcem silniejszym.

Z przytoczonych doświadczeń mamy całkowite prawo wyciągnąć wniosek, że czynnik dodatkowy w wypadku pełnego rozwoju hamowania warunkowego działa hamująco, t. j. staje się rzeczywistym hamulcem warunkowym. Takim właśnie terminem będziemy go teraz oznaczać.

Rzecz zrozumiała, że takie samo działanie hamujące posiada i wykazuje również zespół hamujący, przy czym działanie to daje o sobie znać długo jeszcze po ustąpieniu samej podniety. Owo hamowanie następcze trwa minuty i dziesiątki minut i uwydatnia się nie tylko na zastosowanym oddzielnie bodźcu warunkowym zespołu hamującego, ale również i na wszystkich innych, nawet różnorodnych bodźcach warunkowych.

I

Obracający się przedmiot jest dla psa pokarmowym bodźcem warunkowym, ton wysokości 30.000 drgań gwizdka Galtona — hamulcem warunkowym (doświadczenia d-ra P. N. Nikołajewa).

Czas	Bodziec w ciągu 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
3 g. 5'	Obracający się przedmiot	7
26'	To samo	6
38'	Obracający się przedmiot + ton	0
58'	Obracający się przedmiot	1
4 g. 10'	To samo	2

Po zastosowaniu zespołu hamującego, należący doń bodziec warunkowy dawał zmniejszoną reakcję jeszcze w ciągu kilkudziesięciu minut.

II

Obracający się przedmiot jest dla psa kwasowym bodźcem warunkowym, ton — pokarmowym bodźcem warunkowym, mechaniczne drażnienie skóry — hamulcem warunkowym, odnoszącym się do ostatniego bodźca (doświadczenie d-ra N. P. Poniżowskiego).

Czas	B o d z i e c w c i ą g u 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
12 g. 23'	Obracający się przedmiot	5
32'	To samo	12
46'	Mechaniczne drażnienie skóry + ton	0
48'	Obracający się przedmiot	1

Tutaj zahamowanym następczo okazał się różnorodny odruch warunkowy.

Podobnie jak zespół hamujący, również i zastosowany oddzielnie hamulec warunkowy warunkuje hamowanie następcze.

Obecnie zatrzymamy się jeszcze na dwóch szczegółach.

Hamowanie następcze sumuje się. Jeżeli zespół hamujący zastosujemy nie jeden raz, lecz kilkakrotnie raz za razem, wówczas wywołane przezeń następcze działanie hamujące staje się silniejsze i to tym silniejsze, im więcej razy zastosowaliśmy go.

Doświadczenie. Uderzenia metronomu stanowią pokarmowy bodziec warunkowy, obracający się przedmiot jest dlań hamulcem warunkowym (doświadczenia dra O. M. Czebotarewej).

Czas	B o d z i e c w c i ą g u 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
3 g. 32'	Metronom	5
40'	To samo	6
50'	Metronom + obracający się przedmiot	0
52'	Metronom	3
4 g. 4'	To samo	5

Doświadczenie na tym samym psie następnego dnia.

12 g. 59'	Metronom	7
1 g. 6'	To samo	8
15'	Metronom + obracający się przedmiot	1
19'	To samo	0
25'	Metronom	2
32'	To samo	6

W pierwszym doświadczeniu, przy mniejszej wartości wyjściowej, odruch warunkowy w 1½ min. po zespole hamującym zmniejszył się dwa razy (3 krople zamiast 6), w drugim — po dwukrotnym zastosowaniu tego zespołu był on jeszcze zmniejszony 4-krotnie (2 krople zamiast 8) po upływie 5½ min.

Drugi ważny fakt związany z hamowaniem następczym polega na tym, że jeżeli w szeregu doświadczeń powtarzać zespół hamu-

jący, to wywołane przezeń następcze działanie hamujące trwa coraz krócej. Sięgając z początku do kilkudziesięciu minut, skraca się stopniowo do pojedynczych minut, a nawet sekund.

Doświadczenie. Obracający się przedmiot jest pokarmowym bodźcem warunkowym, ton — hamulcem warunkowym (doświadczenia d-ra *Nikołajewa* z dn. 2.VI. 1909 r.).

Czas	Bodziec w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
3 g. 5'	Obracający się przedmiot	7
26'	To samo	6
38'	Obracający się przedmiot + ton	0
58'	Obracający się przedmiot	1
4 g. 10'	To samo	2

Doświadczenie na tym samym psie z dn. 10.I. 1910.

2 g. 16'	Obracający się przedmiot	8
37'	Obracający się przedmiot + ton	0
41'	Obracający się przedmiot	12

Co się tyczy umyślnego zniszczenia działania zespołu hamującego i hamulca warunkowego, to zjawisko to przedstawia się w ogólności w sposób dość złożony i nie zostało przez nas szczegółowo wyjaśnione od strony faktycznej. Najszybszy sposób pozbawienia danego zespołu jego funkcji hamującej polega naturalnie na wprost odwrotnej procedurze niż ta, którą stosowano przy wytwarzaniu hamowania: zespół hamujący zostaje wzmacniany bodźcem bezwarunkowym danego odruchu.

Doświadczenie. Ton organów jest kwasowym bodźcem warunkowym, mechaniczne drażnienie skóry — hamulcem warunkowym (doświadczenia d-ra *Krzyżkowskiego*).

Czas	Bodziec w ciągu 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'	Uwagi
10 g. 43'	Ton	10	Wzmocnienie przez kwas
57'	Ton + mechan. drażn. skóry	0	Wlewanie kwasu
11 g. 09'	To samo	0	To samo
23'	To samo	1	To samo
35'	To samo	3	To samo
49'	To samo	5	To samo
12 g. 03'	To samo	10	To samo
25'	To samo	14	To samo

Zasługuje na uwagę fakt, że jeżeli procedura powyższa jest przeplatana przez stosowanie bodźca warunkowego danego zespołu, wzmacnianego w zwykły sposób, niszczenie hamowania postępuje znacznie wolniej. Fakt ten będzie w dalszym ciągu dokładnie zbadywany i zanalizowany.

Prócz powyższego, w każdym razie stopniowego osłabiania się zespołu hamującego, zespół ten może zostać naruszony nagle, w sposób którego działanie występuje natychmiast i równie szybko znika. Jeżeli w czasie działania zespołu hamującego padną na zwierzę bodźce średniej siły, z grupy tak zwanych przez nas zewnętrznych hamulców gasnących, wówczas zespół ten okaże w mniejszym lub większym stopniu efekt dodatni, właściwy działającemu oddzielnie bodźcowi warunkowemu. Wynika stąd, że hamulec gasnący usunął działanie hamujące zespołu, tj. mamy tu do czynienia ze zjawiskiem rozhamowania, z którym spotkaliśmy się już przy wygasaniu.

Oto doświadczenia z prac d-ra Nikołajewa, które demonstrują opisane stosunki.

Obracający się przedmiot jest pokarmowym bodźcem warunkowym, ton — jego hamulcem warunkowym; uderzenia metronomu, mechaniczne i ciepłne podrażnienia skóry są to czynniki uboczne.

Doświadczenie z dn. 16.XII. 1909

Czas	Bodziec w ciągu 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
2 g. 12'	Obracający się przedmiot	10
30'	Obracający się przedmiot + ton + metronom	5
37'	Obracający się przedmiot + ton	0
53'	Obracający się przedmiot	7
3 g. 05'	Obracający się przedmiot + ton	0
22'	Obracający się przedmiot	8

Doświadczenie z dn. 21.XII. 1909

2 g. 25'	Obracający się przedmiot	12
47'	Obracający się przedmiot + ton + mechan. drażn. skóry	3
57'	Obracający się przedmiot + ton	0
3 g. 12'	Obracający się przedmiot	8
21'	Obracający się przedmiot + ton	0
36'	Obracający się ton	8

Doświadczenie z dn. 22/XII 1909

2 g. 37'	Obracający się przedmiot	9
55'	Obracający się przedmiot + ton + ogrz. skóry do 50°.	7
3 g. 04'	Obracający się przedmiot + ton	0
16'	Obracający się przedmiot	11
31'	Obracający się przedmiot + ton	0

W ten sposób, na czas działania takich bodźców ubocznych, jak uderzenia metronomu, mechaniczne drażnienie skóry lub jej ogrzewanie, usuwano funkcję hamującą zespołu i zespół ten odzyskiwał w większym lub mniejszym stopniu swe pierwotne dodatnie znaczenie.

Bardzo ciekawe jest następujące doświadczenie wykonane na tym samym psie. Aby można było zastosować nowy czynnik wywołujący rozhamowanie, mianowicie zapach, przeniesiono psa do innego pokoju, w którym znajdował się odpowiedni przyrząd. Przyrząd ten działał na zwierzę nie tylko jako nowy bodziec wzrokowy, ale również przez wywoływanie stałego ruchu powietrza, oraz przez stuk motoru elektrycznego, tj. przedstawiał cały zespół bodźców ubocznych.

Oto doświadczenie wykonane nazajutrz po wyżej przytoczonym — 23/XII 1909.

Czas	Bodziec w ciągu 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
1 g. 2'	Obracający się przedmiot	14
18'	Obracający się przedmiot + ton	9
25'	To samo	6
31'	Obracający się przedmiot	11
40'	Obracający się przedmiot + ton	4
48'	To samo	2
58'	Obracający się przedmiot	7
2 g. 6'	Obracający się przedmiot + ton	1
20'	Obracający się przedmiot	7
28'	Obracający się przedmiot + ton	mniej niż kropla
35'	Obracający się przedmiot	6
53'	Obrac. się przedmiot + ton + zapach kamfory	6
3 g. 7'	To samo	mniej niż kropla

Nowy kompleks bodźców ubocznych rozhamowywał zespół hamujący, ale działanie tych bodźców z biegiem czasu wciąż słabło i wreszcie po półtorzej godzinie od początku doświadczenia znikło zupełnie; podobnie dzieje się z bodźcami ubocznymi, działającymi jako hamulce zewnętrzne. Trzeba zaznaczyć, że mamy tu do czynienia z psem, znajdującym się od dawna w laboratorium, który był już poddawany różnorodnym wpływom i na którego nowe zmiany prawie nie działały lub okazywały działanie bardzo krótkotrwałe; pies stawał się szybko w stosunku do nich zupełnie obojętny. Oto dlaczego w nowym otoczeniu zaczęło się u niego od razu od rozhamowania. To samo widać przy drażnieniu zapachem kamfory. Bodziec ten zastosowany pierwszy raz jedynie rozhamował zespół hamujący, drugi raz — był już dla zwierzęcia obojętny.

Zupełnie inny był bieg doświadczenia z drugim psem dra Nikoła jewa; zwierzę to było w laboratorium nowicjuszem, prócz tego, być może, posiadało układ nerwowy bardziej podatny na hamowanie.

Doświadczenie z dn. 15/II 1910. Obracający się przedmiot jest pokarmowym bodźcem warunkowym, ton — jego hamulcem warunkowym, metronom — czynnikiem ubocznym.

Czas	B o d z i e c w c i ą g u 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
11 g. 25'	Obracający się przedmiot	4
41'	Obracający się przedmiot + ton + metronom	0
52'	Obracający się przedmiot	4
12 g. 4'	To samo	5
14'	Obracający się przedmiot + metronom	0
26'	Obracający się przedmiot	5

Doświadczenie z tym samym wynikiem powtórzyło się nazajutrz. Po upływie jeszcze jednego dnia (18/II. 1910) na początku doświadczenia zastosowano w ciągu minuty sam metronom.

Dalszy przebieg doświadczenia był następujący:

Czas	B o d z i e c w c i ą g u 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
11 g. 15'	Obracający się przedmiot	9
32'	Obracający się przedmiot + ton + metronom	5
39'	Obracający się przedmiot	4
54'	To samo	3
12 g. 9'	Obracający się przedmiot + ton + metronom	2
14'	Obracający się przedmiot	5
27'	Obracający się przedmiot + metronom	3
34'	Obracający się przedmiot	4
40'	Obracający się przedmiot + ton	0

W doświadczeniu z dnia 15-go metronom, jako bodziec uboczny przy pierwszym zastosowaniu pozornie nie rozhamował zupełnie zespołu hamującego, lecz chodzi o to, iż tenże metronom, dołączony do samego bodźca warunkowego, wywołał jego całkowite zahamowanie. Wynika stąd, że zero, będące efektem odruchu na zespół: obracający się przedmiot + ton + uderzenia metronomu, było, jeśli się można tak wyrazić, nie zerem nienaruszonego hamowania wewnętrznego, lecz zerem hamowania zewnętrznego, będącego wynikiem bardzo silnego działania metronomu, jako bodźca odruchu ubocznego. Kiedy zaś po kilkakrotnym zastosowaniu metronomu w połączeniu z innymi bodźcami dn. 16-go oraz metronomu same-

go na początku doświadczenia dn. 18-go znaczenie jego, jako czynnika wywołującego odruch uboczny zmalało, jednocześnie zanikł niemal zupełnie wpływ jego na dodatni bodziec warunkowy, natomiast rozhamowanie zespołu hamującego wystąpiło w całej pełni, jak to widać w doświadczeniu z dn. 18-go.

Oczywiście sposób wyrażania się przy wyjaśnianiu ostatnich doświadczeń może się wydawać dowolny i sztuczny, lecz wymaga tego nieunikniona w pierwszym okresie badań konieczność schematyzowania złożonych zjawisk, gdy wewnętrzny ich mechanizm pozostaje jeszcze niedostępny dla analizy. Zastosowany tu sposób wyrażania się służy jedynie dla konstatowania faktycznego stanu rzeczy i kolejności zjawisk.

Rozhamowanie zespołu hamującego można także otrzymać pod wpływem bodźców należących do grupy zwykłych hamulców stałych. Oto odpowiednie doświadczenie z prac dra Nikołajewa. Obracający się przedmiot jest pokarmowym bodźcem warunkowym, ton — jego hamulcem warunkowym.

Czas	Bodziec w ciągu 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
1 g. 47'	Obracający się przedmiot	10
2 g. 0'	Obracający się przedmiot + ton	0
23'	Obracający się przedmiot	10
39'	Wlano psu do pyska w dwóch porcjach 10 cm ³ 5% roztworu sody	
44'	Obracający się przedmiot + ton	2,5
55'	Obracający się przedmiot + ton	0
3 g. 2'	Obracający się przedmiot	6

Utajone działanie następcze sody dołączyło się do zespołu hamującego i rozhamowało go.

Jeżeli do zespołu hamującego zostaje dołączone utajone działanie następcze bardzo silnego bodźca, jak np. silnego roztworu chininy, wówczas z początku rozhamowanie nie występuje. Mamy tu bowiem do czynienia z tymi samymi stosunkami, z jakimi spotkał się w poprzednim doświadczeniu przy zastosowaniu metronomu, jako czynnika wywołującego rozhamowanie. Ale i tutaj, przy zastosowaniu chininy, wystarczy zespół hamujący dostatecznie oddalić od chwili wlewania chininy do pyska, by utajone działanie następcze osłabło i wtedy rozhamowanie wystąpi wyraźnie, jak w wypadku metronomu.

Wszystko, cośmy powiedzieli o hamowaniu warunkowym, pozwala stwierdzić wyraźnie, że proces, zachodzący przy tym hamowaniu, jest całkowicie identyczny z procesem, który występuje przy

wygasaniu. Zasadniczy warunek ich powstania jest ten sam. Jest nim brak współdziałania bodźca bezwarunkowego. I tutaj i tam proces rozwija się stopniowo, przy powtarzaniu nasila się, następcze działanie hamujące nie ogranicza się tylko do tego bodźca warunkowego, który był poddany procedurze wygasania względnie hamowania warunkowego, lecz rozpościera się na inne bodźce warunkowe, nawet różnorodne, wreszcie i tutaj i tam pod wpływem bodźców ubocznych hamowanie chwilowo zostaje zakłócone. Różnica polega tylko na tym, że przy wygasaniu sam bodziec warunkowy traci swoje działanie, zaś przy hamowaniu warunkowym dzieje się to z połączeniem tego bodźca z czynnikiem ubocznym, przez co staje się on jakby czymś innym.

WYKŁAD SZÓSTY

2) Hamowanie wewnętrzne: c) opóźnianie.

Przechodzę do trzeciego wypadku hamowania wewnętrznego, które oznaczyliśmy nazwą opóźniania.

Jest rzeczą zrozumiałą, że przy wytwarzaniu odruchu warunkowego można ustalić najrozmaiciej odstęp czasu między początkiem bodźca warunkowego a chwilą dołączenia bodźca bezwarunkowego. Odstęp ten może być krótki i wynosić 1 — 5 sekund, lub nawet część sekundy, (ale należy, jak o tym była mowa poprzednio, zawsze zaczynać od bodźca warunkowego), może być znacznie dłuższy i dochodzić nawet do kilku minut. W ten sposób powstają rozmaite odruchy warunkowe, które nazywamy bądź natychmiast (ściślej prawie natychmiast) wzmacnianymi, bądź odsuniętymi w czasie, bądź opóźnionymi. Odstępy czasu grają rolę bardzo ważną, ponieważ po pierwsze warunkują to hamowanie, którym obecnie będziemy się zajmować, po drugie zaś, jak zobaczymy później, określają ostateczny los każdego odruchu warunkowego.

Jeżeli odstęp stale jest mały, 1 — 5 sekund, wtedy po wytworzeniu się odruchu warunkowego, wydzielanie śliny rozpoczyna się szybko, natychmiast po zadziałaniu bodźca warunkowego. Jeżeli odstęp wydłużać, wydzielanie śliny coraz bardziej opóźnia się, odsuwa się od początku bodźca warunkowego. Opóźnianie to może dochodzić do kilku minut. Można je otrzymywać rozmaicie. W jednym wypadku zaczynamy doświadczenie od odruchu prawie natychmiast wzmacnianego. Reakcja warunkowa następuje szybko, po 1 — 3 sekund. Następnie stopniowo wydłużamy odstęp, powiedzmy codziennie o 5 sekund. Zgodnie z tym efekt warunkowy stopniowo opóźnia się, aż wreszcie zatrzymamy się na jakimś określonym odstępie i tym samym na określonym opóźnieniu. W innym wypadku od odruchu wzmacnianego prawie natychmiast przechodzimy odrazu do odruchu bardzo odsuniętego w czasie. Wytworzona reakcja zanika wtedy zupełnie i w ciągu znacznego okresu czasu mamy długą „serię zer“, jak wyrażali się w swych pracach niektórzy moi współpracownicy. Następnie w pobliżu momentu dołączenia bodźca bezwarunkowego zjawia się

wydzielanie śliny, które w dalszym ciągu wzrasta, cofając się jednocześnie wstecz, tj. ku początkowi bodźca warunkowego, i wreszcie zatrzymuje się na pewnej, dość dużej od niego odległości. Zaczynanie od razu od bardzo znacznego odsunięcia w czasie jest raczej niemożliwe, przynajmniej u ogromnej większości psów, gdyż zwierzęta wpadają w tym wypadku w stan senny i nie udaje się wytworzyć u nich odruchu. Ze względu na tę właśnie trudność, sposób ten nie został przez nas należycie zbadany.

Oto wzór odruchu opóźnionego z pracy dra Z a w a d z k i e g o, którego zasługą jest szczególnie staranne zbadanie tego rodzaju hamowania wewnętrznego.

Gwizdek jest dla psa kwasowym bodźcem warunkowym. Między początkiem bodźca warunkowego i początkiem bodźca bezwarunkowego upływają 3 minuty.

Czas	Bodziec	Wydzielanie śliny w kropłach co pół minuty
3 g. 12'	Gwizdek	0 0 2 2 4 4
25'	To samo	0 0 4 3 6 6
40'	To samo	0 0 2 2 3 6

Szybkość rozwijania się opóźnienia jest bardzo różna. Przed wszystkim pozostaje ona w wyraźnej zależności od indywidualności zwierzęcia, typu jego układu nerwowego. U jednych psów proces ten zachodzi bardzo prędko, u innych, przeciwnie, bardzo powoli — wydzielanie śliny rozpoczyna się wciąż wraz z początkiem bodźca warunkowego. U jednych psów opóźnianie zaznacza się już w ciągu jednego doświadczenia, po kilkakrotnym powtórzeniu bardziej odsuniętych w czasie odruchów, u innych nie wystarcza do tego nawet miesiąc czasu lub więcej. U pierwszych — opóźnianie często dość szybko przechodzi w stan senny, dlatego też u niektórych takich psów przy systematycznej z nimi pracy trzeba się ograniczać do stosowania odruchów krótko odsuniętych w czasie i zadawałać się tym samym mniejszą ilością wydzielanej śliny, niż u innych.

Następnie ważne znaczenie ma tutaj rodzaj bodźca warunkowego. Mechaniczne i termiczne drażnienie skóry, jak również bodźce wzrokowe łatwiej prowadzą do wytworzenia opóźniania, niż bodźce słuchowe. Pozostaje to w związku, *caeteris paribus*, z mniejszym efektem warunkowym pierwszych z tych bodźców w porównaniu z drugimi. Oto doświadczenia dra W. W. J a k o w l e w o j, które stosunki te ilustrują.

Pies ma wytworzone trzy pokarmowe odruchy warunkowe: na

uderzenia metronomu, na mechaniczne drażnienie skóry i na zapalenie lampki przed oczami.

Doświadczenie z dn. 9/IV 1924. Bodziec bezwarunkowy jest odsunięty w czasie w stosunku do warunkowego o 30 sekund.

Czas	Bodziec w ciągu 30''	Okres utajony w sekundach	Wydzielanie śliny w podziałkach przez 30''
10 g. 15'	Zapalenie lampki	3	30
25'	Mechan. drażnienie skóry . . .	2	30
35'	Uderzenia metronomu.	2	53

Doświadczenie z dn. 24/IV 1925. Odruchy, wielokrotnie stosowane dla innych celów w ciągu rocznego okresu między tym doświadczeniem i poprzednim, z początku były odsunięte w czasie na minutę, potem na dwie. Wszystkie odruchy po odsunięciu ich w czasie zastosowano taką samą ilość razy.

Czas	Bodziec w ciągu 2'	Okres utajony w sekundach	Wydzielanie śliny w podziałkach co pół minuty			
9 g. 40'	Uderzenia metronomu	1	40	32	30	26
48'	Mechan. drażnienie skóry . . .	36	0	10	20	18
10 g. 10'	Zapalenie lampki	75	0	0	13	20

Wielki wpływ posiada długotrwałe stosowanie krótkiego odsunięcia w czasie. Gdy potem bodziec bezwarunkowy zostanie bardziej odsunięty od początku bodźca warunkowego, wówczas wytworzenie się opóźnienia jest wyraźnie utrudnione.

Wreszcie, jeżeli chodzi o bodźce jednorodne, np. dźwiękowe, to jak się zdaje, opóźnianie rozwija się prędzej lub wolniej w zależności od tego, czy bodziec jest ciągły, czy przerywany. W pierwszym wypadku, następuje ono prędzej.

Tak więc, gdy bodziec bezwarunkowy jest znacznie odsunięty od początku warunkowego, efekt tego ostatniego składa się z dwóch faz, często jednakowych co do długości: początkowej — nieczynnej i drugiej — czynnej. Cóż oznacza faza nieczynna? Czy proces pobudzenia narasta i stopniowo akumuluje się, aby po bardzo długim okresie ujawnić się w postaci widocznego efektu, czy też istnieje on i posiada dostateczną siłę znacznie wcześniej, lecz do pewnego czasu, dzięki jakimś czynnikom zostaje zamaskowany i przesłonięty. Już sam sposób otrzymywania odruchów opóźnionych przemawia przeciw pierwszemu przypuszczeniu. Przy początkowym krótkim odsunięciu reakcja na podniecie warunkową jest całkiem wyraźna. Dlaczego ten sam bodziec, gdy trwa dłużej,

miałby wymagać dłuższego okresu sumacji? Gdyby to było zmęczenie, musiałyby prowadzić do stopniowego zmniejszania się efektu. Tego jednak nie widać. Efekt, chociaż (przy zastosowaniu pierwszego z podanych na początku wykładu sposobów) opóźnia się, jednak wciąż wzrasta. Przy zastosowaniu drugiego sposobu efekt z początku znika zupełnie, potem pojawia się na nowo i wzrastając powoli osiąga wreszcie stałą wartość. Z tych względów daje się utrzymać tylko drugie przypuszczenie, że mamy tu do czynienia z zamaskowaniem i czasowym zatrzymaniem stanu pobudzenia. Dowodzi tego fakt, że proces pobudzenia może być z łatwością ujawniony w pierwszej fazie działania bodźca.

Jeżeli podczas nieczynnej fazy zadziałamy na naszego psa jakimś czynnikiem ubocznym, nie mającym dotychczas nic wspólnego z czynnością gruczołów ślinowych, otrzymamy natychmiast wydzielanie śliny wraz z odpowiednią dla danego bodźca warunkowego reakcją ruchową, tj. wystąpi w całej pełni odruch warunkowy.

Oto doświadczenia d-ra Z a w a d z k i e g o.

Mechaniczne drażnienie skóry jest kwasowym bodźcem warunkowym. Początek bodźca bezwarunkowego jest oddzielony 3-minutowym odstępem od początku bodźca warunkowego, który nie przestaje działać w ciągu całego tego czasu. Uderzenia metronomu nie miały dotychczas nic wspólnego z odruchem kwasowym.

Czas	B o d ź i e c	Wydzielanie śliny w kropkach co pół minuty
9 g. 50'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0 0 3 7 11 19
10 g. 03'	To samo	0 0 0 5 11 13
15'	Mechan. drażn. skóry + metronom . .	4 7 7 3 5 9
30'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0 0 0 3 12 14
50'	To samo	0 0 5 10 17 19

Inne doświadczenie wykonane na tym samym zwierzęciu z innym bodźcem ubocznym, którym jest obracający się bezdźwięcznie przedmiot.

11 g. 46'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	3 ¹ 0 0 2 4 5
12 g. 02'	To samo	0 0 0 2 6 9
17'	To samo	0 0 0 2 7 9
30'	Mechan. drażn. skóry + obracający się bezdźwięcznie przedmiot	6 4 6 3 7 15
52'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0 0 0 3 7 15

¹ W 10-ej sekundzie od początku mechanicznego drażnienia skóry pies poruszył nogą i uderzył o metalową miskę.

Jesteśmy świadkami bardzo ciekawego i nieoczekiwanego zjawiska: wytworzony bodziec warunkowy nie działa w ciągu 1' — 1½', podczas gdy dołączony doń po raz pierwszy czynnik obojętny wywołuje w tym czasie prawidłową reakcję danego bodźca warunkowego.

Mamy tu oczywiście do czynienia z tym samym zjawiskiem, z którym zapoznaliśmy się wcześniej i które nazwaliśmy rozhamowaniem. Ponieważ było ono po raz pierwszy najbardziej systematycznie zbadane w naszym laboratorium przez d-ra Z a w a d z k i e g o, zatrzymam się dłużej na jego doświadczeniach i rozpatrzę je bardziej szczegółowo.

Jak mogli Państwo zauważyć, w ciągu trzech wykładów mówię o rozhamowaniu i przytaczam dużo odpowiednich materiałów protokólnych. Niechaj usprawiedliwieniem tego będzie, że zjawisko to jest dość niezwykle w fizjologii (choć oczywiście i dla niego istnieją pewne analogie w terażniejszej fizjologii układu nerwowego), a prócz tego zupełnie niejasne, jeżeli chodzi o jego wewnętrzny mechanizm. Można się spodziewać, że nagromadzenie większej ilości danych szczegółowych może przyczynić się kiedyś do jego zrozumienia.

Zwracam uwagę Państwa na pierwsze z dwóch przytoczonych dopiero co doświadczeń. Widzimy wyraźnie, że uderzenia metronomu, dołączone do mechanicznego drażnienia skóry, nie tylko spowodowały wydzielanie śliny w fazie nieczynnej, ale również zmniejszyły efekt ślinowy w fazie drugiej, czynnej. We wszystkich wypadkach, w których mechaniczne drażnienie skóry było stosowane samo, wydzielilo się w ciągu drugiej półtorej minuty od 29 do 46 kropeł śliny; gdy drażnieniu skóry towarzyszył metronom — wydzielilo się 19 kropeł. W ten sposób obserwujemy tu podwójne działanie czynnika ubocznego: wywołujące rozhamowanie w fazie nieczynnej i hamujące w fazie czynnej.

Jeżeli do bodźca warunkowego w odruchu opóźnionym dołączają różne czynniki uboczne z grupy hamulców zewnętrznych, wówczas otrzymuje się w przebiegu tego odruchu szereg różnorodnych zmian, w których jednak z łatwością można uchwycić określoną prawidłowość.

Wszystkie czynniki uboczne, stosowane w tych doświadczeniach, mogą być ułożone w następującej kolejności, według ich wpływu na odruchy opóźnione.

I. Ochładzanie skóry do 5° i ogrzewanie jej do 44° oraz słaby zapach kamfory.

II. Temperatura 0,5° i 50°.

III. Przedmiot obracający się bezgłośnie przed oczami psa,

uderzenia metronomu, mechaniczne drażnienie innych, niż zazwyczaj miejsc skóry (jeżeli drażnienie jednego miejsca jest bodźcem warunkowym), gwizdek umiarkowanej siły, zapach octanu amylu.

IV. Silny zapach kamfory, silne gwizdki i dzwonki.

Pierwsza grupa bodźców nie okazuje żadnego wpływu na przebieg odruchu opóźnionego.

Druga grupa ujawnia swe działanie tylko na pierwszej fazie odruchu, wywołując w czasie jej trwania wydzielanie śliny.

Trzecia grupa zakłóca obie fazy: w pierwszej wywołuje wydzielanie śliny, w drugiej zmniejsza wydzielanie w porównaniu z normą.

Wreszcie czwarta grupa wcale (lub prawie wcale) nie zmienia pierwszej fazy i całkowicie znosi wydzielanie śliny w drugiej.

Trzeba dodać, że doświadczenia te przy zachowaniu określonych ostrożności odbywają się często z uderzającą ścisłością.

Oto szereg doświadczeń, ilustrujących powyższe stosunki.

Mechaniczne drażnienie skóry jest kwasowym bodźcem warunkowym. Między początkiem bodźca warunkowego a początkiem bodźca bezwarunkowego upływają 3 minuty. Jako bodźce uboczne występują: ogrzewanie skóry do 44° C., ochładzanie jej do 0,5° C, zapach octanu amylu i dzwonek.

Doświadczenie z dn. 13/X 1907

Czas	B o d z i e c	Wydzielanie śliny w kropłach co pół minuty				
10 g. 17'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0	0	0	0	1 5
32'	To samo	0	0	0	0	2 9
45'	Mechan. drażn. skóry + temp. 44° C	0	0	0	1	2 10
11 g. 0'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0	0	0	0	1 10
12'	To samo	0	0	0	1	5 9

Doświadczenie z dn. 15/IX 1907

2 g. 28'	Mechaniczne drażnienie skóry. . .	0	0	0	0	2 8
40'	To samo	0	0	0	5	20 17
55'	Mechan. drażn. skóry + temp. 0,5°	2	2	3	4	20 24
3 g. 10'	Mechaniczne drażnienie skóry . . ,	1	0	0	0	10 17

Doświadczenie z dn. 18/IX 1907

10 g. 12'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0	0	2	7	9 11
25'	To samo	0	0	1	7	11 17
43'	To samo	0	0	0	5	8 11
11 g. 2'	Mechan. drażn. skóry + octan amylu	3	3	0	5	5 7
16'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0	0	2	4	8 11

Doświadczenie z dn. 13/IX 1907

Czas	B o d z i e c	Wydzielanie śliny w kroplach co pół minuty
3 g. 30'	Mechaniczne drażnienie skóry . .	1 0 0 8 10 12
48'	Mechan. drażnienie skóry + dzwonek	0 0 0 0 0 0
4 g. 15'	Mechan. drażnienie skóry	0 0 0 0 2 8
35'	To samo	0 0 0 3 5 10

Zupełnie te same w zasadzie wyniki otrzymuje się gdy bodźce uboczne towarzyszą bodźcowi warunkowemu nie w ciągu całego jego trwania, od początku do chwili zadziałania bodźca bezwarunkowego, lecz tylko w czasie fazy nieczynnej (pierwsze 1½ minuty) lub czynnej (drugie 1½ minuty).

Oto przykłady.

To samo zwierzę i te same stosunki.

Doświadczenie z dn. 23/VII 1907

Czas	B o d z i e c	Wydzielanie śliny w kroplach co pół minuty
9 g. 33'	Mechaniczne drażnienie skóry . .	0 0 0 3 12 12
47'	To samo	0 0 0 1 9 10
10 g. 02'	Mechan. drażnienie skóry + gwizdek średniej siły w ciągu pierwszej 1½'	3 2 6 6 8 6
15'	Mechaniczne drażnienie skóry . .	0 0 1 4 7 11

Doświadczenie z dn. 18/VIII 1907

9 g. 35'	Mechaniczne drażnienie skóry . .	0 0 0 3 10 13
50'	To samo	0 0 1 3 8 14
10 g. 5'	Mechan. drażn. skóry + gwizdek . średniej siły w ciągu drugiej 1½'	0 0 1 3 0 2
20'	Mechaniczne drażnienie skóry . .	0 0 1 2 7 9

Bodziec uboczny należący do trzeciej grupy spowodował, zależnie od czasu, w którym był zastosowany, bądź wydzielanie w pierwszej fazie, bądź zmniejszenie wydzielania w drugiej. W pierwszym doświadczeniu pewne zmniejszenie wydzielania w drugiej fazie pochodzi oczywiście od śladów pobudzenia.

Powstaje obecnie zagadnienie: coż to jest za szereg bodźców ubocznych i co stanowi jego istotę? Na zasadzie wielu danych wyjaśnia się, że chodzi tu o względną siłę fizjologiczną bodźców ubocznych i o wielkość reakcji, jaką wywołują u zwierzęcia. Przypuszczony szereg jest szeregiem bodźców, których siła coraz bardziej

wzrasta. W niektórych wypadkach widać to od razu z tablicy, gdy stosuje się różne natężenia tych samych czynników i gdy w zależności od tego zmienia się reakcja zwierzęcia. Prócz tego zaś, również i we wszystkich innych wypadkach było to widoczne na reakcji ruchowej zwierzęcia. Na bodźce pierwszych grup nie można było dostrzec żadnej reakcji, na bodźce następnych grup reakcje kolejno stawały się coraz energiczniejsze i bardziej długotrwałe. Wreszcie, stosowane obecnie bodźce uboczne są czynnikami, wywołującymi tak zwane przez nas hamowanie zewnętrzne, i na fazie czynnej analizowanych odruchów zaznacza się wyraźnie ich działanie hamujące, występujące tym wybitniej, im niżej opuszczamy się w załączonej tablicy, aż do zupełnego zahamowania. Wynika stąd, że powyższy szereg bodźców ubocznych jest zgrupowany rzeczywiście według rosnącego działania ich na organizm, począwszy od słabego odruchu orientacyjnego.

Ze fakty te tak należy rozumieć, potwierdza następująca odmiana doświadczeń. Jeżeli kilkakrotnie przyłączać bodziec uboczny do odruchu opóźnionego, wówczas jego działanie hamujące na fazę czynną za każdym razem słabnie. To zaś stanowi zupełnie zrozumiałą cechę bodźców ubocznych, jako hamulców gasnących.

Oto doświadczenia z tym samym zwierzęciem, co wyżej.

Doświadczenie z dn. 13/XI 1907

Czas	B o d z i e c	Wydzielanie śliny w kroplach co pół minuty					
10 g. 20'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0	0	0	2	8	9
35'	Mechan. drażnienie skóry+gwizdek	0	0	1	1	1	4
47'	To samo	1	1	1	0	1	2
11 g. 0'	To samo	2	2	3	2	2	3
15'	To samo	1	2	3	10	10	11
27'	To samo	2	2	2	5	2	12

Doświadczenie z dn. 20/XI 1907

10 g. 35'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0	0	0	8	10	11
47'	Mechan. drażn. skóry+metronom . . .	3	2	1	5	6	5
11 g. 0'	To samo	1	1	2	3	8	9
15'	To samo	0	0	1	2	8	14
30'	To samo	0	0	2	3	12	12

Widzimy w tych doświadczeniach, zwłaszcza w drugim, jak działanie hamujące bodźca ubocznego na fazę czynną w miarę powtarzania słabnie.

Stosunki, występujące we wszystkich przytoczonych doświad-

czeniuach, wykonanych na jednym zwierzęciu, powtórzyły się i na innych. Różnica polegała jedynie na pewnych przesunięciach w składzie poszczególnych grup bodźców ubocznych, które należało częściowo rozmieścić inaczej, co jest zupełnie zrozumiałe. Reakcje zwierząt na rozmaite bodźce uboczne nadzwyczaj często wahają się pod względem siły zależnie od indywidualnych właściwości danego układu nerwowego i od przeszłości zwierzęcia, od tego, z jakimi bodźcami spotykało się ono poprzednio w życiu. Każdy z nas wie o tym najlepiej z własnego doświadczenia.

W ten sposób musimy uznać, że przedstawiona wyżej kolejność zmian efektu odruchu opóźnionego pod wpływem bodźców ubocznych jest rzeczywiście określona przez różną fizjologiczną siłę tych bodźców. Przy małej ich sile nie można dostrzec żadnej zmiany w przebiegu odruchu. Przy nieznacznym zwiększeniu siły ulega zmianie tylko faza nieczynna, przekształcając się w czynną. Przy znacznie większym zwiększeniu zmienia się również faza czynna, maleje jej efekt wydzielniczy, stając się często równym, a nawet mniejszym od efektu w fazie pierwszej, dającej obecnie również reakcję pozytywną. Wreszcie, przy jeszcze większej sile pewnych bodźców ubocznych odruch opóźniony staje się zerowy w ciągu całego swego przebiegu.

W opisanych tu zmianach odruchu opóźnionego pod wpływem bodźców ubocznych, szczególnie wyraźnie zaznaczają się dwa ważne fakty, odnoszące się do działalności ośrodkowego układu nerwowego. Pierwszy polega na tym, że bodziec uboczny, działając na bodziec warunkowy dodatni, hamuje go, a działając na bodziec ujemny, hamujący, powoduje jego rozhamowanie; innymi słowy, w obydwóch wypadkach istniejący w danej chwili ośrodkowy proces nerwowy zmienia się na odwrotny. Drugi fakt polega na tym, że proces hamowania jest w porównaniu z procesem pobudzenia bardziej chwiejny, gdyż łatwiej, pod wpływem słabszych bodźców ubocznych, ulega zmianie.

Co się tyczy tego drugiego punktu, to rozporządzam następującym przypadkowym, lecz nader pouczającym doświadczeniem. Prowadziłem popularne wykłady o odruchach warunkowych w nowym, odległym od laboratorium miejscu (psy trzeba było przetrześć), w okolicznościach niezwykłych dla naszych zwierząt. Wszystkie 5 — 6 doświadczeń, dotyczących dodatnich odruchów warunkowych, demonstrowanych na pierwszym wykładzie, przeszły zupełnie dobrze. Wszystkie doświadczenia na tych samych zwierzętach z odruchami warunkowymi hamującymi (także w ilości 5 — 6), wykonane na następnym wykładzie, były nieudane, tj. we wszystkich wystąpiło rozhamowanie. W ten sposób, to samo

otoczenie, które zupełnie nie zakłóciło dodatnich odruchów warunkowych, wpłynęło silnie (pomimo, że występowało po raz drugi) na odruchy warunkowe hamujące.

Na jednym z późniejszych wykładów powrócimy do rozpatrzenia tych faktów w związku z wieloma innymi faktami, dotyczącymi tej samej kwestii wzajemnych zależności między procesem pobudzenia i hamowania.

Ponieważ w pierwszej fazie odruchu opóźnionego mamy do czynienia z zupełnie tym samym procesem hamowania, co przy wygasaniu i hamowaniu warunkowym, przeto również i w szczegółach powinniśmy oczekiwać analogicznych stosunków.

Przy wygasaniu i hamowaniu warunkowym widzieliśmy, że hamowanie, wytworzone dla określonego bodźca warunkowego, rozciąga się samo przez się i na inne bodźce warunkowe w stopniu zależnym od ich siły fizjologicznej. Jeżeli inne bodźce warunkowe są słabsze od tego bodźca, w stosunku do którego rozwinięto lub wytworzono hamowanie, wówczas wtórne zahamowanie następcze tych bodźców jest całkowite. Jeżeli natomiast są one silniejsze, to zahamowanie jest tylko częściowe. Innymi słowy wielkość rozwijającego się hamowania jest jak gdyby ściśle dopasowana do wielkości bodźca warunkowego, na którym zostało ono wytworzone. To samo można również obserwować na procesie hamowania odruchu opóźnionego. Gdy siła bodźca warunkowego tego odruchu zmienia się, wtedy stosunki między fazą czynną i nieczynną zostają wyraźnie zakłócone w jednym lub drugim kierunku odpowiednio do zmiany siły bodźca.

Oto doświadczenia, wykonane na tym samym zwierzęciu.

Doświadczenie z dn. 29/X 1907

Czas	B o d ź c i e c	Wydzielanie śliny w kroplach co pół minuty
10 g. 6'	Rytmiczne mechaniczne drażnienie skóry 18—22 razy na 1'	0 0 0 0 0 3
19'	To samo	0 0 0 0 2 11
38'	To samo drażnienie 38—40 razy na 1'	0 0 0 6 13 14
51'	To samo drażnienie 18—22 razy na 1'	0 0 0 0 0 7
11 g. 7'	To samo	0 0 0 0 5 16

Doświadczenie z dn. 25/X 1907

10 g. 4'	Rytmiczne mechaniczne drażnienie skóry 18—22 razy na 1'	0 0 0 5 8 8
17'	To samo	1 0 3 6 10 11
30'	To samo drażnienie 10 razy na 1'	0 0 0 0 3 10
45'	To samo drażnienie 18—22 razy na 1'	0 0 0 2 9 17
11 g. 0'	To samo	0 0 0 0 5 16

W doświadczeniach tych powiększenie fazy czynnej przy wzmożeniu siły bodźca warunkowego nie jest co prawda zbyt wyraźnie zaznaczone, natomiast zmniejszenie jej pod wpływem osłabienia bodźca występuje jaskrawo.

Podobnie na opóźnieniu odbija się również siła bodźca bezwarunkowego. Z łatwością można to zademonstrować na pokarmowym bodźcu warunkowym. Wystarczy w tym celu porównać stosunki między fazami odruchu opóźnionego u zwierzęcia karmionego w zwykły sposób i poddanego pewnej głodówce.

Doświadczenie. Inne zwierzę. Gwizdek średniej siły jest pokarmowym bodźcem warunkowym. Odsunięcie w czasie wynosi 3 minuty.

Doświadczenie z dn. 13/XII 1907 przy zwykłym odżywianiu:

Czas	B o d ź i e c	Wydzielanie śliny w kroplach co pół minuty
2 g. 40'	Gwizdek	0 0 0 0 2 6
54'	To samo	0 0 0 2 3 6
3 g. 30'	To samo	0 0 0 0 2 5
Doświadczenie z dn. 15/XII 1907 po 2-dniowej głodówce:		
3 g. 5'	Gwizdek	0 2 2 4 4 6
20'	To samo	2 5 3 3 4 6
40'	To samo	1 6 4 3 5 5

W stanie głodu faza nieczynna, będąca wyrazem procesu hamowania, prawie zanikła.

Przy opóźnieniu obserwuje się taką samą sumację hamowania, jaką widzieliśmy przy wygasaniu i hamowaniu warunkowym. Widać to wyraźnie w następującym doświadczeniu.

Mechaniczne drażnienie skóry jest bodźcem warunkowym. Odsunięcie w czasie wynosi 3 minuty.

Czas	B o d ź i e c	Wydzielanie śliny w kroplach co pół minuty	Uwagi
10 g. 21'	Mechan. drażnienie skóry 4'	0 0 0 0 3 10	Po 3 minutach bodźca warunkowego następuje wlewianie kwasu
35'	To samo	0 0 0 10 18 21	
50'	To samo	0 0 0 8 17 23	
11 g. 5'	Mechan. drażnienie skóry 1½'	0 0 2 2 0 0	Kwasu nie wlewa się
10'	To samo	0 0 1 0 0 0	
15'	To samo	0 0 0 0 0 0	
21'	Mechan. drażnienie skóry 4'	0 0 0 1 3 5	Po 3' następuje wlewianie kwasu
33'	To samo	0 0 1 5 9 17	
45'	Mechan. drażnienie skóry 1½'	0 0 0 0 0 0	Kwasu nie wlewa się
50'	To samo	0 0 0 0 0 0	
55'	To samo	0 0 0 0 0 0	
12 g. 0'	Mechan. drażnienie skóry 4'	0 0 0 0 0 0	

Mechaniczne drażnienie skóry, powodujące w ciągu pierwszej $1\frac{1}{2}$ minuty hamowanie, powtórzone kilka razy bez przeciągania go przez następne $1\frac{1}{2}$ minuty, doprowadziło do takiego nasilenia procesu hamowania, że zastosowane po nim drażnienie skóry w drugiej $1\frac{1}{2}$ minucie — w pierwszym wypadku wywołało znacznie zmniejszony efekt, a przy powtórzeniu całej procedury po raz drugi nie dało w ogóle żadnej reakcji.

Jak należy wytłumaczyć fakt, że w odruchu opóźnionym jeden i ten sam bodziec z początku wywołuje proces hamowania, a następnie proces pobudzenia? Co określa dwa przeciwne sobie działania tego samego bodźca pozornie w zupełnie jednakowych warunkach? Czy można pogodzić to zjawisko z poznanymi już przez nas faktami? Myślę, że tak. Na wykładzie trzecim i piątym zapoznaliśmy się z czynnikami, z których można wytworzyć zarówno dodatnie, jak i hamujące bodźce warunkowe. Jako jeden z nich wymieniono czas. Wyjaśniono, w jaki sposób należy go ujmować fizjologicznie i przytoczono doświadczenia, ilustrujące jego rolę, jako bodźca. Proszę sobie zwłaszcza przypomnieć doświadczenie, w którym zastosowano bodziec zespolowy, składający się z czynnika zewnętrznego i określonej chwili doświadczenia. Wówczas sam czynnik zewnętrzny zastosowany w innej chwili nie działał wcale, a działanie jego pojawiało się i stopniowo narastało w miarę tego, jak zbliżał się on do odpowiedniego momentu. W odruchu opóźnionym mamy do czynienia z tym samym zjawiskiem. W przytoczonych doświadczeniach bodziec bezwarunkowy był dołączany do czynnika zewnętrznego po upływie trzech minut, wobec czego koniec trzeciej minuty wraz z bodźcem zewnętrznym składały się na właściwy czynnik zespolowy, po którym bezpośrednio następował bodziec bezwarunkowy, i ten właśnie zespół winien był stać się bodźcem warunkowym. Natomiast czynnik zewnętrzny w połączeniu z innymi momentami, bardziej oddalonymi od końca trzeciej minuty, tworzył inny czynnik zespolowy, po którym bezpośrednio pokarm nigdy nie następował; ponieważ czynnik ten niewiele różnił się od czynnika, będącego bodźcem warunkowym, winien był wytworzyć się nań odruch hamujący, podobnie jak to widzieliśmy w wypadku hamowania warunkowego i jak zobaczymy jeszcze wyraźniej na następnym wykładzie, w wypadku tak zwanego przez nas hamowania różniczkowego. W odruchu opóźnionym znaczenie określonej chwili, jako bodźca, można przedstawić jeszcze prościej i bardziej konkretnie. Czynnik zewnętrzny, na który zamierzamy wytworzyć odruch warunkowy, stosujemy przez określony przeciąg czasu, a przecież w każdej chwili jego działania jest on dla organizmu inny. Wiemy, jak szybko przyzwyczajamy się do zapachów,

dźwięków, oświetlenia, czyli że doznania nasze wciąż się zmieniają. To zaś z kolei świadczy o tym, że komórki nerwowe, które zostają podrażnione przeżywają wciąż nowe kolejne stany. Ze stanów tych tylko ten, który występuje jednocześnie z odruchem bezwarunkowym, staje się bodźcem warunkowym. Na następnym wykładzie zobaczymy, do jakiego stopnia dochodzi różniczkowanie siły jednego i tego samego czynnika, przy czym na określoną siłę zwierzę reaguje dodatnio, a na inną, zbliżoną — ujemnie. W ten sposób posiadamy szereg niewątpliwych faktów, które czynią zrozumiałym zjawisko odruchu opóźnionego.

Fakt rozwijania się opóźniania ma ze względów metodycznych duże znaczenie i należy się z nim stale liczyć przy różnorodnych badaniach nad odruchami warunkowymi. Oczywiście, aby posiadać dane o wielkości odruchu warunkowego, o jego najrozmaitszych subtelnym zmianach w różnych okolicznościach, jesteśmy zmuszeni odsuwać na krótszy lub dłuższy przeciąg czasu moment dołączania bodźca bezwarunkowego od momentu zadziałania bodźca warunkowego. Lecz to natychmiast pociąga za sobą rozwijanie się w mniejszym lub większym stopniu opóźniania, t. j. wraz z procesem pobudzenia pojawia się proces hamowania. Fakt ten naturalnie komplikuje badanie, gdyż ma się do czynienia z dwoma procesami nawet wtedy, gdy zagadnienie dotyczy tylko jednego z nich — pobudzenia. Wymieniona okoliczność całkowicie uniemożliwia np. określenie w zwykłych warunkach naszych doświadczeń prawdziwego okresu utajonego odruchów warunkowych. To, co zazwyczaj w naszych badaniach nazywamy okresem utajonym i co Państwo widzieli w naszym pierwszym doświadczeniu, (gdzie między pierwszym uderzeniem metronomu i pojawieniem się pierwszej kropli śliny upłynęło 8 sekund), jest przejawem opóźniania, wynikiem w mieszania się okresu hamowania i powinno się ściślej nazywać wstępnym okresem hamowania. Dlatego też, aby określić prawdziwy okres utajony odruchu warunkowego, trzeba się posiłkować odruchem natychmiast wzmacnianym, w którym bodziec bezwarunkowy możliwie prędko, w ciągu sekundy, lub nawet części sekundy podąża za początkiem bodźca warunkowego. Tylko przy użyciu takich odruchów i korzystając ze składnika ruchowego odruchu warunkowego, można się przekonać, że długość okresu utajonego jest tutaj tego samego rzędu wielkości, co zwykły czas odruchowy. Oznaczaniem długości prawdziwego okresu utajonego odruchów warunkowych zajmują się u nas dopiero teraz. Do pomiarów tych nie przywiązywaliśmy zbyt wielkiej wagi, kiedy chodziło o ustalenie natury odruchowej opisywanych przez nas zjawisk, uważając, że głównym tego dowodem jest prawidłowość

i stałość ich występowania w danych warunkach, natomiast okresy utajone i w zwykłych odruchach wahają się w szerokich granicach, zależąc od tych lub innych ośrodkowych połączeń względnie dróg. Nie ujmując bynajmniej odruchom warunkowym ich natury odruchowej, można śmiało przyjąć, że w korze mózgowej połączenia te są bardziej złożone.

W wielu innych zagadnieniach również zjawisko opóźnienia komplikuje sprawę i utrudnia ich rozwiązanie. Do takich należy np. zagadnienie, czy proces pobudzenia trwa niczym niezakłócony przez cały czas działania bodźca warunkowego. Przy rozwiązywaniu takich zagadnień należy się posługiwać zwierzętami o określonym typie układu nerwowego. Jak wyżej wspomniano, istnieją zwierzęta, u których opóźnianie rozwija się z trudnością, i wówczas proces pobudzenia bądź nie jest zupełnie zakłócony, bądź zakłóca się tylko nieznacznie. Również sam eksperymentator posiada możliwość osłabiać wpływ opóźniania przez stosowanie możliwie krótkiego odsunięcia w czasie bodźca bezwarunkowego od początku warunkowego. Można to czynić, gdy odruch warunkowy jest dostatecznie duży i pozwala tym samym przy krótkim działaniu porównywać ze sobą otrzymane wartości w rozmaitych odmianach doświadczeń. Lecz z drugiej strony, jak zobaczymy na następnym wykładzie, istnieją też przypadki, gdy wstępny okres hamowania posiada dla badania pewne zalety, umożliwiając rozwiązanie określonych zagadnień. W ten sposób eksperymentator musi się przystosowywać do istniejących stosunków i odpowiednio je wykorzystywać.

Po zaznajomieniu się na trzech ostatnich wykładach z zasadniczym materiałem faktycznym, dotyczącym hamowania wewnętrznego odruchów warunkowych, nie będzie rzeczą trudną dostrzec jego ogromne znaczenie biologiczne. Przy pomocy tego hamowania sygnalizacyjna działalność kory mózgowej jest stale korygowana i udoskonalana. Jeżeli w danym czasie, sygnalizacyjnemu bodźcowi warunkowemu nie towarzyszy kilkakrotnie jego bodziec bezwarunkowy, mający dla organizmu istotne znaczenie, wówczas bodziec warunkowy, jako zbędny dla zwierzęcia i niepotrzebnie powodujący stratę energii, zostaje na pewien, z reguły krótki czas pozbawiony swego działania fizjologicznego. Jeżeli czynnik działający warunkowo występuje często razem z czynnikiem ubocznym i wówczas nie jest wzmacniany przez bodziec bezwarunkowy, to również traci swe znaczenie warunkowe, ale tylko w zespole z czynnikiem ubocznym, będąc w takim wypadku jakby innym bodźcem. Jeżeli wreszcie bodziec bezwarunkowy przyłącza się do czynnika warunkowego zawsze w określonym momencie jego dzia-

łania, wtedy czynnik ten w chwilach bardziej odległych od pojawienia się bodźca bezwarunkowego staje się nieczynny, a działanie jego powiększa się stopniowo w miarę zbliżania do momentu dołączenia bodźca bezwarunkowego. W ten sposób przejawia się stale najwyższe przystosowanie organizmu do otaczających go warunków, lub, inaczej mówiąc, najbardziej subtelne i ściśle zrównoważenie organizmu ze środowiskiem zewnętrznym.

Na zasadzie tego wszystkiego, o czym mówiliśmy na ostatnich trzech wykładach, jasne jest, że w wypadku wygasania, hamowania warunkowego i opóźniania mamy do czynienia z wytwarzaniem hamujących odruchów warunkowych. Odruchy takie można także otrzymać przy pomocy procedury zupełnie innej. Jeśli mianowicie stosować razem z hamującymi bodźcami warunkowymi w ciągu krótkiego czasu, lecz często, czynniki obojętne, wówczas te ostatnie nabywają funkcję hamującą, tj. same przez się wywołują w korze proces hamowania. Temat ten został specjalnie opracowany przez d-ra J. W. Folborta. Przede wszystkim autor ten czynił bodźce uboczne obojętnymi, stosując je tak długo, aż nie wywoływały ani hamowania dodatnich odruchów warunkowych, ani rozhamowania — ujemnych. Następnie przyłączał je na krótko bądź do wygasłych odruchów warunkowych, bądź do zespołów hamujących. Potem próbował ich działanie, łącząc je z bodźcami warunkowymi dodatnimi i wówczas właśnie udało mu się wykryć, że odgrywają one rolę hamulców warunkowych. Ponieważ dla uzyskania pewnych wyników należało próby te powtarzać wielokrotnie, dr. Folbort na przemian raz wzmacniał próbny zespół bodźcem bezwarunkowym, a raz — nie. Chodziło tu o to, aby przy ciągłych powtórzeniach zespół ten nie uzyskał jakiegoś określonego, dodatniego czy też ujemnego, charakteru. Lecz oczywiście niewątpliwa i przekonywująca była taka postać doświadczenia, w której autor każdy próbny zespół wzmacniał przez bodziec bezwarunkowy, a mimo to hamowanie występowało wyraźnie za każdym razem.

Oto są te doświadczenia. U psa stosowano pokarmowy bodziec warunkowy naturalny. Bodziec ten gaszono do zera i wówczas dołączano doń uderzenia metronomu, z których uprzednio uczyniono czynnik obojętny. Następnie postępując tak w dalszym ciągu, od czasu do czasu próbowano też metronom w połączeniu z dodatnim odruchem pokarmowym, przy czym za każdym razem zespół ten był wzmacniany przez bodziec bezwarunkowy — pokarm.

Doświadczenie z dn. 5/IX 1911 po 10 zastosowaniach metronomu wraz z wygasłym odruchem warunkowym.

Czas	B o d z i e c w c i ą g u 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"
12 g. 54	Proszek mięsny z odległości	7
1 g. 8'	To samo + uderzenia metronomu	2

Doświadczenie z dn. 1/XII 1911 po 19 zastosowaniach metronomu wraz z wygasłym odruchem warunkowym.

11 g. 30'	Proszek mięsny z odległości	7
47'	To samo + uderzenia metronomu	1
57'	Proszek mięsny z odległości	3
12 g. 7'	To samo	8

Doświadczenie z dn. 18/XII 1911 po 26 zastosowaniach metronomu z wygasłym odruchem warunkowym.

10 g. 35'	Proszek mięsny z odległości	9
47'	To samo + uderzenia metronomu	1
11 g. 0'	Proszek mięsny z odległości	12

Jest zupełnie widoczne, że uderzenia metronomu, będące dawniej bodźcem obojętnym, po wielokrotnym zastosowaniu ich wraz z wygasłym odruchem warunkowym stały się czynnikiem hamującym. Owe nowe hamulce warunkowe, otrzymane zupełnie inaczej, okazały się w swoich własnościach zupełnie podobne do tych, które zbadaliśmy przy wygasaniu, hamowaniu warunkowym i opóźnieniu.

Nowy hamulec warunkowy, otrzymany w związku z gaszeniem określonego odruchu warunkowego, działa w sposób hamujący również na inne odruchy warunkowe.

Doświadczenie z dn. 15/III 1911. Inny pies. Uderzenia metronomu były stosowane wraz z wygasłym naturalnym pokarmowym bodźcem warunkowym, a następnie stosowano je jednocześnie ze sztucznym pokarmowym bodźcem warunkowym — zapachem kamfory.

Czas	B o d z i e c w c i ą g u 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"
3 g. 8'	Zapach kamfory	5
21'	To samo	4
40'	Zapach kamfory + uderzenia metronomu	1
55'	Zapach kamfory	1
4 g. 18'	To samo	5

Nowy hamulec warunkowy wykazuje swe działanie nie tylko przy jednoczesnym stosowaniu go z dodatnim bodźcem warunkowym, ale również i następczo.

Przy powtórzeniach działanie tego hamulca sumuje się, poza tym może on ulegać rozhamowaniu.

Tak więc okazuje się, że jeżeli podniety obojętne trafiają do kory mózgowej wtedy, kiedy panuje w niej proces hamowania, wówczas nabywają one na czas dłuższy funkcji hamującej, tj. działając potem na czynne punkty kory, wywołują w tych punktach proces hamowania.

Nie należy jednak zapominać, że, jak zobaczymy dalej, bodźce uboczne, powtarzane bez jakichś określonych dla zwierzęcia następstw, również, same przez się, prowadzą do rozwijania się w korze stanu hamowania. Wynika stąd, że w dopiero co opisanych doświadczeniach należałoby specjalnie skontrolować, jak wielkie znaczenie w wytwarzaniu nowych hamulców warunkowych posiadają właśnie hamujące odruchy warunkowe, z którymi te bodźce uboczne występowały jednocześnie.

WYKŁAD SIÓDMY

Analizująca i syntetyzująca działalność kory mózgowej: a) pierwotny, uogólniony charakter bodźców warunkowych; b) hamowanie różniczkowe.

Bodźce warunkowe, sygnalizując nieustannie o bezpośrednich, pożytecznych lub szkodliwych, wpływach świata otaczającego na organizm, stosownie do niesłychanej różnorodności i zmienności tego świata reprezentują zarówno najdrobniejsze jego elementy, jak i mniejsze lub większe ich zespoły. Jest to możliwe dzięki temu, że układ nerwowy rozporządza zarówno mechanizmami, które wyodrębniają ze złożonego środowiska zewnętrznego poszczególne jego elementy, tj. mechanizmami analizującymi, jak i mechanizmami, które łączą i zlewają te elementy dla organizmu w takie albo inne zespoły, t.j. z mechanizmami syntetyzującymi. Wynika stąd, że przy badaniu wyższej działalności nerwowej kory mózgowej powinniśmy się spotkać tak ze zjawiskami analizy nerwowej, jak i ze zjawiskami syntezy. Przejdziemy obecnie do ich omówienia.

Układ nerwowy składa się zawsze z mniejszego lub większego zespołu przyrządów analizujących — analizatorów. Sfera wzrokowa wyodrębnia dla organizmu drgania świetlne, sfera słuchowa — drgania powietrza itd. Z kolei każda z tych sfer rozdrabnia odpowiednią część świata zewnętrznego na oddzielne elementy. Do każdego analizatora należy zaliczyć zarówno urządzenia obwodowe wszelkich nerwów dośrodkowych (transformatory, z których każdy przekształca tylko określoną energię w proces nerwowy), jak i same nerwy oraz mózgowe zakończenia komórkowe. Zrozumiałe, że wszystkie te części składowe analizatora biorą udział w pracy analizacyjnej. Niższe stopnie analizy są już oczywiście właściwe niższym odcinkom układu nerwowego (względnie mało zróżniczkowanej substancji zwierząt nie posiadających układu nerwowego). Świadczy o tym fakt, że organizm pozbawiony mózgu reaguje w bardzo rozmaity sposób na różne co do miejsca, siły i jakości podrażnienia jego zewnętrznej powierzchni. Lecz najwyższa, najsubtelniejsza analiza, do jakiej zwierzę jest zdolne, zostaje osiągnięta jedynie przy pomocy półkul mózgowych. Jest rzeczą jasną, że wciąż rosnące skomplikowanie stosunków orga-

nizmu ze światem zewnętrznym, coraz bardziej różnorodne i dokładne przystosowanie do zewnętrznych okoliczności, coraz doskonalsza równowaga organizmu ze środowiskiem zewnętrznym idzie równolegle i jest ściśle związana z ową wciąż postępującą naprzód działalnością analizującą układu nerwowego. W fizjologii współczesnej badanie czynności analizującej stanowi bardzo ważny rozdział tak zwanej fizjologii narządów zmysłowych. Rozdział ten posiada duże znaczenie i jest wyjątkowo pełen treści, być może częściowo i dlatego, że miał przywilej zwrócić na siebie uwagę największych fizjologów z genialnym Helmholtzem na czele. W rozdziale tym są założone trwałe podstawy nauki o czynności zarówno struktur peryferycznych analizatorów, jak i ich zakończeń mózgowych, wykazane są granice działalności analitycznej (u człowieka), wyjaśnione pewne skomplikowane wypadki tej działalności i podane poszczególne odnoszące się do niej prawa. Lecz cały ten ogromny materiał, w przeważnej części subiektywny, opiera się na naszych czuciach, owych najprostszych podmiotowych sygnałach stosunków obiektywnych między organizmem i światem zewnętrznym. To właśnie stanowi wielką wadę tego rozdziału. W ten sposób bowiem został on pozbawiony tych wszystkich danych, których mogły dostarczyć badania nad różnorodnością i rozwojem czynności analitycznej w świecie zwierzęcym, a fizjolog utracił te nieograniczone możliwości, które daje przyrodnikowi eksperymentowanie na zwierzętach. Metoda odruchów warunkowych oddaje badania nad najważniejszą funkcją układu nerwowego — funkcją analizy — całkowicie w ręce czystej fizjologii, nauki ściśle obiektywnej i przyrodniczej. Przy pomocy tej metody daje się łatwo i ściśle określić zakres i granice czynności analizującej różnych zwierząt i można wyjaśnić prawa tej czynności. Wprawdzie obecnie dane fizjologii analizatorów są jeszcze skąpe, lecz treść jej wciąż narasta i będzie narastała coraz szybciej, rozszerzając i pogłębiając naszą wiedzę o stosunkach organizmu żyjącego ze światem otaczającym.

W jaki sposób można badać obiektywnie, na zasadzie widocznych reakcji, pracę analizatorów? Jak wspomniałem pokrótce już przed tym, wszelkie zmiany środowiska otaczającego wywołują, jeżeli nie specjalne (wrodzone lub nabyte) reakcje zwierzęcia, to przynajmniej reakcję orientacyjną, odruch badawczy. Odruch ten może przede wszystkim służyć do skonstatowania, w jakim stopniu układ nerwowy danego zwierzęcia zdolny jest odróżnić od siebie różne zjawiska. Jeśli na przykład wśród stałych zjawisk otoczenia występuje między innymi określony dźwięk — ton, wówczas nawet nieznaczna zmiana jego wysokości powinna wywołać u zwie-

rzędzia (i rzeczywiście wywołuje) reakcję orientacyjną, tj. specjalne nastawienie aparatu słuchowego w stosunku do dźwięku. To samo odnosi się do wszelkich innych podnieć, prostych lub złożonych, przy najmniejszych ich zmianach. Odruch orientacyjny występuje jednak tylko wtedy, gdy aparat analizujący jest na tyle subtelny, że potrafi uchwycić istniejącą różnicę. Tak więc odruch ten może służyć do badań czynności analizującej zwierzęcia i to albo sam przez się, albo jako czynnik wywołujący hamowanie lub rozhamowanie, przez swój wpływ na odruchy warunkowe, będące najczulszymi reakcjami organizmu. Jednak odruch orientacyjny, mimo całej swej subtelności, jako stała metoda badań czynności analizującej układu nerwowego, przedstawia wiele niedogodności. Najgłówniejsza z nich polega na tym, że odruch ten w wypadku pewnych słabych podrażnień jest bardzo przelotny, nie może być powtórzony, przez co możliwość przeprowadzania ścisłych badań przy jego pomocy zostaje bardzo utrudniona. Odwrotnie, odruch warunkowy sam przez się stanowi obiekt, który w wysokim stopniu nadaje się do tego rodzaju badań. Ze ściśle określonego czynnika zewnętrznego wyrabiamy w zwykły sposób bodziec warunkowy dla jakiejś specjalnej reakcji i przez stałe powtarzanie umacniamy go w tej roli. Jeżeli czynnik zbliżony doń bądź pod względem siły, bądź miejsca, lub jakości może w pewnych warunkach pozostawać zawsze bez tej specjalnej reakcji, to fakt ten dowodzi w sposób łatwy i ścisły, że czynnik ten zostaje od tamtego odróżniony.

Ponieważ działalność analityczna i syntetyczna układu nerwowego w rzeczywistości stale ze sobą graniczą i wzajemnie się splatają i ponieważ analizę czynników zewnętrznych przy pomocy odruchów warunkowych poprzedza szczególne zjawisko, będące przejawem swojego rodzaju czynności syntetycznej, przeto zjawiskiem tym musimy się zająć przede wszystkim.

Każdy czynnik, z którego wytwarzamy bodziec warunkowy, posiada zawsze charakter uogólniony. Jeżeli powiedzmy ton — 1000 drgań na sekundę uczyniliśmy bodźcem warunkowym, wówczas inne tony nabierają same przez się działania warunkowego, które jest tym słabsze, im dalej pod względem wysokości, znajdują się one od tonu pierwotnego. Podobnie, jeśli mechaniczne drażnienie określonego miejsca skóry stało się bodźcem warunkowym, wtedy inne miejsca skóry uzyskują podobne działanie, lecz w tym mniejszym stopniu, im dalej znajdują się one od miejsca, w którym był wytwarzany odruch warunkowy. Ten sam fakt występuje również przy podrażnieniach innych powierzchni odbiorczych.

Zjawisko opisane możnaby z punktu widzenia biologicznego ro-

zumieć w ten sposób, że czynniki naturalne po większej części nie są w sposób dokładny określone, lecz stale wahają się i zmieniają, przechodząc od jednej pokrewnej grupy do drugiej. Weźmy dla przykładu dźwięk, wydawany przez zwierzę-wroga i będący bodźcem warunkowym odruchu obronnego u zwierzęcia-ofiary. W dźwięku tym mogą istnieć wielkie wahania pod względem siły, wysokości i składu, zależnie od natężenia aparatu głosowego, od odległości i rezonansu.

Poza tym w odruchach warunkowych spotkaliśmy się również z uogólnieniem, którego znaczenie życiowe nie było odrazu widoczne. Dotychczas mieliśmy do czynienia z uogólnieniem bodźca warunkowego w granicach jednego analizatora. W wypadku bodźców warunkowych śladowych, wytworzonych szczególnie na późnych śladach (1 — 3 minut po przerwaniu działania czynnika zewnętrznego) spotykamy się z zupełnie czymś innym. Tutaj występuje uogólnienie powszechne. Wytworzyliśmy bodziec warunkowy np. z mechanicznego podrażnienia skóry, tymczasem jako bodźce warunkowe zaczynają działać czynniki, odnoszące się do innych analizatorów i nie mające nic wspólnego z naszym odruchem. Pozwolę sobie zatrzymać uwagę Państwa nieco dłużej na tym fakcie, ponieważ opracowanie jego jest ciekawe.

Oto przykłady tych doświadczeń, wzięte z pracy d-ra Grossmana. Mechaniczne drażnienie skóry jest kwasowym bodźcem warunkowym śladowym (wzmocnianym po 1' od przerwania działania bodźca). Oziębienie i ton stosuje się po raz pierwszy.

Doświadczenie z dn. 6/II 1909

Czas	Bodziec w ciągu 1'	Wydzielanie śliny w kroplach w ciągu		U w a g i
		1-ej, 2-ej i nast. minut od początku bodźca		
11g. 38'	Mechan. drażnienie skóry . . .	0	3	Wzmocniono przez wlewanie kwasu.
55'	To samo	0	7	
12g. 6'	Oziębienie skóry do 0°	1	4 7 7	Kwasu nie wiano.
22'	Mechan. drażnienie skóry . . .	0	4	Wzmocn. przez kwas.

Doświadczenie z dn. 7/II 1909

2g. 36'	Mechan. drażnienie skóry . . .	0	9	Wzmocniono przez wlewanie kwasu.
45'	To samo	0	15	
54'	Ton	0	3 4 6 2 0	
3g. 2'	Mechan. drażnienie skóry . . .	0	0	Wzmocniono.
10'	To samo	0	1	"
22'	To samo	0	6	"

Widzimy, że czynniki, które dawniej nie miały żadnego związku z działaniem kwasu, zaczęły pobudzać reakcję kwasową. Należy przy tym zaznaczyć, że nowe czynniki, zastosowane pierwszy raz, działają, jeśli można się tak wyrazić, według tego samego programu, co i wytworzony bodziec śladowy, tj. nie podczas ich trwania, a głównie, lub nawet wyłącznie po ich zakończeniu. To zaś natychmiast prowadzi do wniosku, że chodzi tu o odruchy uogólnione, które odbywają się według typu wytworzonego odruchu śladowego. Lecz to, oczywiście, nie wystarcza i ze względu na niezwykłość samego faktu, poddaliśmy go wielokrotnym sprawdzeniom. Przyjmując pod uwagę wszystko, co wiemy o odruchach warunkowych, wyraziliśmy jeszcze dwa możliwe przypuszczenia co do głębszego mechanizmu omawianego faktu.

Ponieważ odruch śladowy, wytwarzany na późnych śladach, powstaje powoli i z trudnością, nie można pominąć tego, że przed jego powstaniem bardzo łatwo wyrabiają się odruchy warunkowe na bodźce uboczne, przypadkowo występujące razem z bodźcem bezwarunkowym, a pochodzące od samego eksperymentatora. Tutaj niebezpieczeństwo to jest szczególnie wielkie. Dlatego powtórzono te doświadczenia w nowym, specjalnym budynku, przy czym w pokoju, w którym znajdował się pies, nie było eksperymentatora. W ten sposób wszelki jego nieświadomy wpływ na zwierzę został wykluczony. Lecz niezwykle uogólnienie odruchu śladowego pozostało nadal.

Drugie przypuszczenie, które wydawało się nader poważne, polegało na następującym. Przy wytwarzaniu u psów w pracowni po raz pierwszy odruchów warunkowych, odpowiedni odruch tworzy się przede wszystkim na całe otoczenie laboratoryjne, poczynając od przyprowadzenia psa do pokoju doświadczalnego. Można by nazwać ten odruch odruchem warunkowym na otoczenie. Następnie, gdy zaczyna się pojawiać odruch na stosowany przez nas specjalny czynnik, elementy otoczenia stopniowo tracą swoje działanie warunkowe, najwidoczniej wskutek stopniowego rozwijania się w stosunku do nich hamowania wewnętrznego. Lecz hamowanie to, szczególnie na początku, z łatwością ulega rozhamowaniu przez wszelkie niezwykle bodźce uboczne. Oto odnoszący się do tego jaskrawy wypadek, który zdarzał się często przy dawnej metodzie, gdy eksperymentator i pies znajdowali się razem w jednym pokoju. Odruch na otoczenie (polegający na tym, że ślina wydziela się nieustannie) znikał i na tle znajdującego się w stanie nieczynnym gruczołu wytwarzał się odpowiedni specjalny odruch warunkowy. Lecz wystarczyło, abym po raz pierwszy wszedł do pokoju zaznajomić się z sytuacją, i u psa na nowo pojawiało się

ciągle wydzielanie śliny dopóty, dopóki znajdowałem się w pokoju. Odgrywałem tutaj rolę niezwykłego czynnika ubocznego, który powodował rozhamowanie zahamowanego już odruchu na otoczenie. Otóż wyraziliśmy przypuszczenie, czy aby to, co nazywamy uogólnionym odruchem śladowym, nie jest prosto rozhamowaniem odruchu na otoczenie. Lecz po sprawdzeniu i to przypuszczenie musiało odpaść. Po pierwsze, z łatwością możemy otrzymać nadzwyczajne uogólnienie bodźców śladowych nawet u takich psów, u których odruch na otoczenie dawno i trwale został zahamowany tak, że niemal nie można go rozhamować. Po drugie, szczególnie dokładnie skontrolowaliśmy następującą okoliczność. Proszę sobie przypomnieć, że przy opóźnieniu rozhamowanie fazy nieczynnej odruchu następowało natychmiast, gdy tylko puszczano w ruch bodziec uboczny. Tutaj zaś, przy odruchach śladowych, bodziec ten wywołuje efekt prawie zawsze dopiero po przeminięciu. Pragnąc pozostać na stanowisku podanego tu przypuszczenia należałoby założyć, że w danym wypadku wszystkie bodźce uboczne działają z jakichś powodów zawsze jako silne i dlatego nie wywołują rozhamowania, lecz jeszcze głębiej hamują podczas swego trwania odruch na otoczenie (jak to miało miejsce w wypadku odruchów opóźnionych), natomiast rozhamowanie następuje dopiero po przeminięciu tych bodźców, gdyż ślad, jaki pozostawiają w układzie nerwowym, działa jako podnieta znacznie osłabiona. Jednak przeciw takiemu wyszukanemu ujęciu przemawia co następuje: Przy powtórnych zastosowaniach silnych bodźców ubocznych, ich działanie hamujące zawsze stopniowo słabnie i wreszcie następuje faza, gdy wywołują one tylko rozhamowanie, jak to widzieliśmy w odruchach opóźnionych. Tutaj, przy odruchach śladowych nie spotykamy się z tym nigdy, a powtarzane bodźce uboczne wywołują wydzielanie tylko po ich przerwaniu. Wreszcie po trzecie w odruchach śladowych, po zastosowaniu bodźców ubocznych, które oczywiście nie są wzmacniane przez bodziec bezwarunkowy, właściwy bodziec warunkowy słabnie na pewien czas, dochodząc nawet do zera, co byłoby zupełnie niezrozumiałe, gdyby chodziło tu o rozhamowanie odruchu na otoczenie. Przy uogólnionym odruchu śladowym osłabienie to jest zwykłym objawem wygasania wskutek niewzmocnienia.

Tak więc przy wytwarzaniu się odruchów warunkowych z początku odruch bezwarunkowy łączy się z mnóstwem bodźców zewnętrznych raz dzięki złożoności zewnętrznego środowiska, które działa na organizm zespołem swych elementów (syntetyczny odruch warunkowy na otoczenie), po wtóre na zasadzie szczególnej własności samego układu nerwowego, polegającej na tym, że

każdy elementarny czynnik zewnętrzny, występując jako bodziec warunkowy, zostaje w mniejszym lub większym stopniu uogólniony. Fakt ten, poniekąd zrozumiały sam przez się, a prócz tego wykazany doświadczalnie znajduje oczywiście swoje uzasadnienie w rzeczywistych stosunkach, jakie łączą organizm ze światem zewnętrznym. Lecz jednocześnie jest rzeczą zrozumiałą, że fakt ten musi mieć jedynie znaczenie czasowe i ograniczone, gdyż w określonych warunkach dane połączenie, będące potencjalnym, przybliżonym i ogólnym zamienia się w połączenie rzeczywiste, ściśle i swoiste.

W jaki sposób odbywa się specjalizacja bodźca warunkowego, różniczkowanie czynników zewnętrznych? Z początku wydawało nam się, że istnieją tu dwa sposoby. Jeden polegałby tylko na wielokrotnym powtarzaniu określonego czynnika w charakterze bodźca warunkowego, przy stałym wzmacnianiu go przez odruch bezwarunkowy. Drugim sposobem byłoby przeciwstawianie owego stale wzmacnianego bodźca warunkowego podobnemu doń czynnikowi, któremu bodziec bezwarunkowy nie towarzyszy. Obecnie skłonni jesteśmy uznawać skuteczność tylko tego drugiego sposobu. Z jednej strony mieliśmy już bodźce warunkowe, powtórzone tysiąckrotnie, które bynajmniej nie ulegały przez to ścisłej specjalizacji. Z drugiej strony zauważono, że nawet jednorazowe zastosowanie jakiegoś z czynników pokrewnych bez wzmocnienia, lub rzadkie (w odstępach kilkodniowych lub kilkotygodniowych) stosowanie w ten sam sposób różnych bodźców pokrewnych przy powtarzaniu bodźca warunkowego ze wzmocnieniem, prowadzi już do jego wyspecjalizowania. Dlatego też korzystaliśmy stale z drugiego sposobu, który w każdym razie nieporównanie prędzej prowadzi do celu, t. j. do wytworzenia się różniczkowania.

Przed wszystkim zatrzymamy się na szczegółach przebiegu procesu różniczkowania czynników zewnętrznych przy pomocy odruchów warunkowych. Tutaj na pierwszym planie należy postawić fakt, który wydawał nam się w swoim czasie dość długo zagadkowy. Gdy po wytworzeniu bodźca warunkowego z określonego czynnika zewnętrznego, po raz pierwszy próbuje się inne czynniki, bardzo doń podobne, np. tony zbliżone do tonu — bodźca, często ich efekt warunkowy jest znacznie mniejszy, niż efekt wytworzonego bodźca warunkowego. Następnie jednak, przy powtarzaniu ich, oczywiście bez wzmocnienia, efekt ten szybko się powiększa, zrównywa się z efektem bodźca warunkowego i dopiero potem zaczyna się stopniowo zmniejszać, dochodząc wreszcie do zera. Wynika stąd, że z początku różnica między czynnikami występuje odrazu, następnie dlategoż zanika i dopiero potem znowu powoli

się pojawia, stając się wreszcie absolutną. Jak należy wytłumaczyć ten fakt? Dla wyjaśnienia skorzystaliśmy z podobieństwa między nim, a faktem, który zanalizowaliśmy dawniej. Proszę sobie przypomnieć, że przy wytwarzaniu hamowania warunkowego obserwowaliśmy podobne stosunki. Gdy po raz pierwszy dołączamy do bodźca warunkowego nowy czynnik, z którego następnie wytwarza się hamulec warunkowy, wówczas zespół ten albo wywołuje efekt właściwy bodźcowi warunkowemu, lecz zmniejszony, albo też nie wywołuje żadnego efektu. Następnie jednak, mimo że nie wzmacniamy go odruchem bezwarunkowym, bardzo prędko odzyskuje swoje całkowite działanie i dopiero potem, przy powtarzaniu, stopniowo efekt jego dochodzi do zera. W wypadku hamowania warunkowego mieliśmy prawo objaśnić to zjawisko w ten sposób, że czynnik dodatkowy wywołał reakcję orientacyjną i tym samym zahamował działanie bodźca warunkowego, z którym jednocześnie wystąpił. Przy powtórzeniach, reakcja orientacyjna szybko osłabła i bodziec warunkowy czasowo odzyskał swe działanie, aby następnie utracić je stopniowo wskutek rozwijającego się hamowania. I tutaj również możemy sobie wyobrazić, że czynniki podobne, zbliżone do czynnika, wywołującego odruch warunkowy, składają się jak gdyby (tak samo jak zespół hamujący) z dwóch części — jednej wspólnej z bodźcem warunkowym i drugiej — odrębnej. Pierwsza stanowi przyczynę tego, że czynniki zbliżone działają podobnie do wytworzonego bodźca warunkowego. Druga część powoduje chwilowe występowanie odruchu orientacyjnego, hamującego z początku efekt warunkowy pierwszej części, a następnie służy dla wytworzenia stałego i ostatecznego różniczkowania zbliżonych do siebie czynników.

Poważnym dowodem, świadczącym o słuszności naszego pojmowania zjawisk, które występują na początku wytwarzania się różniczkowania, jest to, iż podobieństwo w przebiegu zjawisk przy rozwijaniu się hamowania warunkowego i różniczkowania dotyczy również innych szczegółów. W tym i tamtym wypadku spotyka się te same odmiany. Pierwotnie osłabiony efekt czynnika zbliżonego do bodźca warunkowego niekiedy na krótko się zwiększa, przewyższając efekt bodźca właściwego, następnie zrównawszy się z nim ponownie coraz bardziej się obniża, aż dochodzi do zera. Najczęściej po początkowym osłabieniu następuje powrót niemal do wielkości bodźca warunkowego i wtedy dopiero rozwija się różniczkowanie. Rzadko tworzenie się różniczkowania następuje od razu, bez początkowego osłabienia efektu warunkowego; również rzadko zdarza się, iż pierwotne osłabienie bezpośrednio przechodzi w postępujące różniczkowanie.

Ponieważ mówiąc o hamowaniu warunkowym jedynie wspomniałem o tych odmianach, nie przytaczając protokołów doświadczeń, to obecnie mogę brak ten z nadmiarem uzupełnić. W tym wypadku (praca d-ra M. M. Gubergrica) odmiany te były zbadane ze szczególną systematycznością.

Szereg doświadczeń wykonanych na tym samym zwierzęciu. Przedmiot, obracający się w kierunku wskazówki zegara, jest pokarmowym bodźcem warunkowym, ten sam przedmiot, obracający się w odwrotnym kierunku, jest czynnikiem, który ma ulec różniczkowaniu.

Doświadczenie 15/II 1917

Czas	Bodziec w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w podziałkach (5 podz. = 0,1 cm ³) przez 30"	Uwagi
3 g. 13'	W kierunku wskazówki zegara . .	27	Wzmocniono
25'	W odwrotnym kierunku	7	Nie wzmocniono

Doświadczenie 16/II 1917

1 g. 4'	W kierunku wskazówki zegara . .	24	Wzmocniono
14'	To samo	26	To samo
25'	To samo	27	To samo
34'	W odwrotnym kierunku	10	Nie wzmocniono

Doświadczenie 17/II 1917

2 g. 45'	W odwrotnym kierunku	12	Nie wzmocniono
----------	--------------------------------	----	----------------

Doświadczenie 18/II 1917

2 g. 48'	W kierunku wskazówki zegara . .	19	Wzmocniono
3 g. 33'	W odwrotnym kierunku	34	Nie wzmocniono

Doświadczenie 20/II 1917

3 g. 7'	W odwrotnym kierunku	26	Nie wzmocniono
28'	W kierunku wskazówki zegara . .	26	Wzmocniono

Doświadczenie 21/II 1917

3 g. 0'	W odwrotnym kierunku	12	Nie wzmocniono
---------	--------------------------------	----	----------------

W dalszym ciągu reakcja na czynnik różniczkowany zmniejszając się w sposób falisty dochodzi wreszcie do zera.

Inny pies. Ton jest pokarmowym bodźcem warunkowym, półton — czynnikiem, który ma być różniczkowany.

Doświadczenie 12/X 1917

12 g. 28'	Ton	30	Wzmocniono
1 g. 0'	To samo	35	To samo
10'	Półton	9	Nie wzmocniono

Doświadczenie 13/X 1917

12 g. 54'	Ton	36	Wzmocniono
1 g. 5'	To samo	36	To samo
12'	Półton	32	Nie wzmocniono
2 g. 1'	To samo	16	To samo
18'	Ton	29	Wzmocniono

Następnie przy 13-ym powtórzeniu półton dochodzi do zera.

Ten sam pies. Pojawienie się koła przed oczami psa jest pokarmowym bodźcem warunkowym, pojawienie się kwadratu o tej samej powierzchni i jasności jest czynnikiem różnicowanym.

Doświadczenie 28/XII 1917

1 g. 20'	Koło	14	Wzmocniono
53'	Kwadrat	3	Nie wzmocniono

Doświadczenie 29/XII 1917

2 g. 44'	Koło	16	Wzmocniono
3 g. 0'	Kwadrat	7	Nie wzmocniono

Doświadczenie 30/XII 1917

1 g. 24'	Koło	15	Wzmocniono
32'	Kwadrat		Nie wzmocniono

Następnie przy 11-ym powtórzeniu kwadrat przestaje zupełnie wywoływać reakcję wydzielniczą.

Przy różniczkowaniu czynników zewnętrznych za pomocą odruchów warunkowych, prócz opisanego dopiero co stadium początkowego, powikłanego przez występowanie reakcji orientacyjnej, zwróciły naszą uwagę również i inne strony omawianego aktu nerwowego.

Można oczywiście różniczkować od razu czynnik wywołujący odruch warunkowy od czynnika bardzo doń zbliżonego, lecz można również do zadania tego podchodzić stopniowo, poczynając od różniczkowania czynników oddalonych. Okazało się, iż między obydwojema tymi sposobami istnieje wielka różnica. Rozpoczynamy od różniczkowania czynnika zbliżonego i, mimo wielkiej ilości prze-

ciwstawień jednego czynnika drugiemu, oczekiwana różnica między ich działaniem nie występuje. Jeżeli przechodzimy wówczas do czynników bardziej oddalonych i dopiero potem powracamy do czynnika użytego wprzód, wówczas poprzez etapy osiągniętych różniczkowań na czynniki bardziej oddalone, otrzymujemy, w o wiele krótszym czasie, różniczkowanie czynnika zbliżonego.

Oto doświadczenia potwierdzające te stosunki z pracy d-ra G u b e r g r i c a.

Wytworzono u psa pokarmowy odruch warunkowy na koło z białego papieru, pojawiające się przed oczami zwierzęcia. Zaczęto od tego koła różnicować koło z papieru Nr 10 kolekcji Zimmermana (50 odcieni między białą barwą a czarną). 75 powtórzeń szarego koła (Nr. 10), oczywiście bez wzmocnienia, stosowanych naprzemian ze stale wzmacnianym białym kołem, nie doprowadziło do pojawienia się jakichkolwiek oznak rozróżniania między obydwoma bodźcami. Wówczas zaczęto różniczkować ciemniejsze koła — Nr 35, potem koło Nr 25, następnie koło Nr 15 i dopiero potem powrócono do koła Nr. 10. Całkowite różnicowanie osiągnięto w tym wypadku po 20 zastosowaniach tych kół licząc je wszystkie łącznie.

To samo wykonano na drugim psie z bodźcem wzrokowym innego rodzaju. Pokarmowym bodźcem warunkowym uczyniono tu także koło, lecz różnicowano odeń elipsę z tego samego papieru i o tej samej powierzchni, o stosunku osi 8:9. Mimo 70 przeciwstawień tych bodźców nie było widać ani śladu różniczkowania. Kiedy zaś zaczęto stopniowo różnicować elipsy, poczynając od stosunku osi 4:5, poprzez elipsy o stosunku osi 5:6, 6:7, 7:8, wówczas już po 18 powtórzeniach — licząc wszystkie elipsy — otrzymano różniczkowanie na elipsę 8:9.

Jeśli wyrabiamy różniczkowanie stopniowo, poczynając od czynników oddalonych, rzuca się w oczy następujący stale występujący fakt. Przy wytwarzaniu się nawet łatwego różniczkowania najpierw cała sprawa posuwa się naprzód powoli, szczególnie jeżeli dążyć do zupełnego odróżnicowania tj. do efektu zerowego. Lecz jeżeli w pierwszym etapie zostało osiągnięte całkowite, lub prawie całkowite odróżnicowanie, wtedy proces w dalszym ciągu odbywa się coraz prędzej, zwalniając się nieco znowu, gdy zbliżamy się do różniczkowania krańcowego.

Przytaczam jeden z przykładów.

Białe koło o określonej średnicy jest dla psa pokarmowym bodźcem warunkowym, białe elipsy o tej samej powierzchni, lecz o różnych stosunkach osi są czynnikami różnicowanymi. Pierwsza elipsa, o stosunku osi 4:5, wymagała 24 zastosowań (koło wywołało

wówczas wydzielenie śliny w ilości 34 podziałek przez 30", elipsa tylko 4). Przy następnej elipsie 5:6 wystarczyło tylko trzykrotne powtórzenie, aby osiągnąć efekt zerowy. To samo powtórzyło się i z następną elipsą 6:7.

Przebieg różniczkowania, jeżeli pominąć początkową fazę z udziałem reakcji orientacyjnej, może być albo prawie prostoliniowy albo też falisty. Falistość ta nie zawsze może być odniesiona na karb jakichś zewnętrznych wpływów zakłócających, lecz prawdopodobnie jest związana z wahaniami odbywającego się wewnętrznego procesu nerwowego.

Trwałość różniczkowania określa się według długości odstępu czasu między bodźcem warunkowym i czynnikiem różnicowanym, przy którym to odstępie różniczkowanie zostaje jeszcze zachowane. Z początku odstępy takie są krótkie, potem zaś stają się coraz dłuższe. Uważaliśmy różniczkowanie za wytworzone ostatecznie wtedy, gdy odpowiedni bodziec po dobowej przerwie, zastosowany w doświadczeniu na pierwszym miejscu, tj. przed innymi bodźcami, dawał reakcję zerową.

Wiele wykonanych przez nas doświadczeń wykazało, że różniczkowanie rozmaitych czynników osiąga ten sam mniej więcej stopień bez względu na to, czy stosuje się je w charakterze dodatnich bodźców warunkowych, czy też ujemnych — hamujących.

Tak samo i w tym samym stopniu można różniczkować czynniki, występujące w roli śladowych bodźców warunkowych, zarówno dodatnich, jak i hamujących.

Oto przykład różniczkowania hamulca śladowego z pracy d-ra Frołowa.

Uderzenia metronomu (104 na minutę) są dla psa pokarmowym bodźcem warunkowym. Określony ton organów (Nr 16) trwający 15" i przerywany na minutę przed uderzeniami metronomu jest hamulcem warunkowym. Podobny zespół, składający się z uderzeń metronomu i sąsiedniego tonu tych samych organów (Nr 15) był wzmacniany przez odruch bezwarunkowy i stał się bodźcem dodatnim. Różniczkowanie hamulca śladowego przejawiało się w następującej postaci.

Doświadczenie 25/IV 1922

Czas	B o d z i e c	Czas jego trwania	Wydzielenie śliny w podziałkach skali co 15" działania bodźca
1 g. 34'	Ton organów Nr. 16	15"	0
	Jego ślady	60"	0 0 0 0
	Uderzenia metronomu	30"	15 40

Czas	B o d z i e c	Czas jego trwania	Wydzielanie w podziałkach skali co 15" działania bodźca
40'	Ton organów Nr. 16 . . .	15"	0
	Jego ślady	60"	0 0 0 0
	Uderzenia metronomu . . .	30"	0 15
48'	Ton organów Nr. 15 . . .	15"	0
	Jego ślady	60"	0 0 0 0
	Uderzenia metronomu . . .	30"	25 65 Wzmocniono

Należy dodać, że różniczkowanie to osiągnięto jedynie dzięki temu, że wyrabiano je w sposób możliwie najbardziej stopniowy. Trzeba było zaczynać od śladów trwających sekundy i od tonów bardzo się od siebie różniących.

Musimy obecnie postawić w sposób zdecydowany pytanie: dzięki jakiemu procesowi nerwowemu odbywa się krańcowa specjalizacja bodźca warunkowego, posiadającego pierwotnie charakter uogólniony lub, innymi słowy, różniczkowanie zbliżonych do siebie czynników. Po zaznajomieniu się z hamowaniem wewnętrznym i po tym wszystkim, o czym wyżej na tym wykładzie mówiono, nie trudno domyśleć się, o co tutaj chodzi. Rzeczywiście, dalsze nasze liczne doświadczenia nie pozostawiają wątpliwości, iż u podstawy różniczkowania leży proces hamowania. Odbywa się tutaj jak gdyby stopniowe tłumienie pobudzonej z początku na wielkim obszarze mózgowej części analizatora, z wyjątkiem drobnego jego odcinka, odpowiadającego danemu bodźcowi warunkowemu. Oto pierwszy fakt uzasadniający ten wniosek. W sposób wyżej opisany odróżnicowaliśmy jeden czynnik, będący bodźcem warunkowym, od drugiego, sąsiedniego: bodziec warunkowy daje stale całkowity efekt, bodziec odróżnicowany na pozór wydaje się zupełnie nieskuteczny. Gdy obecnie po bodźcu warunkowym zastosujemy ten ostatni czynnik, a po nim zaraz lub po krótkiej przerwie powtórzmy znów bodziec warunkowy okaże się, że chwilowo traci on zupełnie lub prawie zupełnie swe działanie.

Oto przykład z pracy d-ra W. W. Bieliakowa.

Określony ton organów był dla psa pokarmowym bodźcem warunkowym, od niego w sposób trwały odróżnicowano ton o jedną ósmą niższy.

Doświadczenie 14/II 1911

Czas	Bodziec w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"	U w a g i
12 g. 10'	Ton	5	Wzmocniono
25'	$\frac{1}{8}$ tonu	0	
26'	Ton	0,5	Wzmocniono
56'	Ton	4	Wzmocniono

A zatem, po zastosowaniu odróżnicowanego tonu, w układzie nerwowym pozostaje przez pewien czas proces hamowania, który wywiera swe działanie na zastosowany następnie bodziec warunkowy, zmniejszając lub niwecząc zupełnie jego efekt; innymi słowy, mamy przed sobą znane nam z poprzednich wykładów hamowanie następcze.

W ten sposób otrzymujemy czwarty wypadek hamowania wewnętrzznego, które nazwaliśmy hamowaniem różniczkowym. Być może należałoby utożsamić je i połączyć wspólnym określeniem (mianowicie określeniem — różniczkowe) z hamowaniem warunkowym. Bowiemy w obydwu wypadkach chodzi o usunięcie przy pomocy hamowania działania warunkowego czynników ubocznych (prostych lub złożonych), których działanie nie było specjalnie wyrabiane, lecz powstało na skutek jakiegoś ich związku z wytworzonym bodźcem warunkowym.

Hamowanie następcze, występujące w procesie różniczkowania, zostaje podobnie do działania następczego w hamowaniu warunkowym w miarę powtórzeń coraz bardziej ograniczone w czasie, trwając na początku kilkadziesiąt minut, a w końcu skracać się do pewnej ilości sekund.

Zasługuje tutaj na specjalne wspomnienie fakt, że im stopień różniczkowania jest wyższy, tj. im bardziej zbliżone są do siebie różnicowane czynniki, tym, przy innych warunkach stałych, znaczniejsze jest hamowanie następcze.

Oto ilustracja tego stanu rzeczy z pracy d-ra Bieliakowa.

Określony ton jest pokarmowym bodźcem warunkowym, $1\frac{1}{2}$ i $\frac{1}{8}$ tego tonu są to czynniki różnicowane.

Doświadczenie 19/III 1911

Czas	Bodziec w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"	Uwagi
12 g. 17'	$1\frac{1}{8}$ tonu	0	
	37' Ton	4	Wzmocniono
1 g. 7'	To samo	4	Wzmocniono

Doświadczenie 29/III 1911

3 g. 55'	$\frac{1}{8}$ tonu	0	
4 g. 15'	Ton	$1\frac{1}{2}$	Wzmocniono
	30' To samo	4	Wzmocniono

Oprócz działania następczego, hamowanie różniczkowe i w innych swych własnościach przypomina poprzednie wypadki hamowania.

Akumuluje się ono również przy powtórzeniach.

Oto doświadczenia, także z pracy d-ra Bi e l i a k o w a, dotyczące tego tematu.

Inny pies. Ton jest pokarmowym bodźcem warunkowym, ton o połowę niższy — czynnikiem, podlegającym różniczkowaniu.

Doświadczenie 8/VI 1911.

Czas	Bodziec w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
2 g. 5'	Ton	10	Wzmocniono
35'	Półton	0	
38'	To samo	0	
3 3/4'	Ton	7	Wzmocniono
50'	To samo	12	Wzmocniono

Doświadczenie 14/VI 1911.

1 g. 45'	Ton	12	Wzmocniono
2 g. 0'	Półton	0	
2'	To samo	0	
4'	To samo	0	
6'	To samo	0	
7'	Ton	1,5	Wzmocniono
30'	To samo	13	Wzmocniono

Hamowanie różniczkowe zostaje również, jeśli można się tak wyrazić, odmierzone według wielkości zwalczanego przezeń procesu pobudzenia. Wskutek tego zostaje ono zakłócone przy zwiększeniu siły czynnika różniczkowanego oraz przy zmianach ogólnej lub miejscowej pobudliwości ośrodkowego układu nerwowego.

Jeżeli posługujemy się odruchem pokarmowym, wystarczy podwyższyć pobudliwość pokarmową, robiąc doświadczenie o późniejszej godzinie, tj. bliżej terminu zwykłego karmienia psa, lub zmuszając psa do jednodniowej głodówki, aby poprzednio całkowicie już wyrobione różniczkowanie okazało się niezupełne.

Podobnie, jeśli przy pomocy zastrzyku kofeiny podwyższyć ogólną pobudliwość ośrodkowego układu nerwowego, różniczkowanie, które było zupełne, zostaje zakłócone. Oto odpowiednie doświadczenie z pracy d-ra P. M. N i k i f o r o w s k i e g o. Mechaniczne podrażnienie skóry na przedniej łapie jest pokarmowym bodźcem warunkowym, także drażnienie skóry na grzbiecie jest czynnikiem odróżnicowanym.

Czas	Bodziec w ciągu 1'	Wydzielanie śliny w kroplach przez minutę	U w a g i
12 g. 52'	Drażnienie grzbietu	0	
1 g. 5'	Drażnienie przedniej łapy	5	Wzmocniono
Wprowadzono pod skórę 5 cm ³ 1% roztworu kofeiny			
1 g. 18'	Drażnienie przedniej łapy	4	Wzmocniono
33'	Drażnienie grzbietu	3	
45'	Drażnienie przedniej łapy	7	Wzmocniono

Wreszcie hamowanie różniczkowe, jak i inne rodzaje hamowania wewnętrznego, pod wpływem czynników ubocznych ulega rozhamowaniu, t. j. zostaje na krótko usunięte, ustępując miejsca dodatniemu efektowi.

Oto dwa doświadczenia z pracy d-ra Bieliakowa wykonane na jednym i tym samym zwierzęciu z różnymi czynnikami ubocznymi.

Ton (800 drgań na 1'') jest pokarmowym bodźcem warunkowym, $\frac{1}{8}$ tonu (812 drgań na 1'') — czynnikiem gruntownie odróżnicowanym. Oba bodźce uboczne — bulgotanie i zapach octanu amylu, wypróbowane oddzielnie, nie wywoływały wydzielania śliny.

Doświadczenie 18/VI 1911.

Czas	Bodziec w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"	U w a g i
12 g. 30'	Ton	3,5	Wzmocniono
1 g. 0'	$\frac{1}{8}$ tonu	0	
20'	Ton	3	Wzmocniono
35'	$\frac{1}{8}$ tonu + zapach octanu amylu	2	

Doświadczenie 23/VI 1911.

11 g. 55'	Ton	4	Wzmocniono
12 g. 10'	$\frac{1}{8}$ tonu + bulgotanie	2	
30'	Ton	3	Wzmocniono
40'	To samo	3	Wzmocniono

Ciekawe, że rozhamowanie można też obserwować w fazie działania następczego po hamulcu różniczkowym.)

Doświadczenie d-ra Bieliakowa (17/V 1911) na tym samym zwierzęciu, u którego nigdy nie obserwowano przypadkowego wydzielania śliny.

11 g. 10'	Ton	4,5	Wzmocniono
30'	To samo	4	Wzmocniono
40'	$\frac{1}{8}$ tonu	0	
44'	To samo	0	
44' 30"	Uderzenia metronomu przez 1'	1,5	

Między stosowanymi przez nas bodźcami ubocznymi były i takie, które wywoływały nie orientacyjną reakcję, lecz odruch specjalny, bardziej wyraźny i złożony. W takim wypadku wpływ rozhamowania dawał się we znaki długo jeszcze po przerwaniu samego bodźca.

Doświadczenie d-ra Bieliakowa (9/V 1911) na tym samym zwierzęciu. Bodźcem ubocznym była dziecinna trąbka, która wydaje dźwięki głośne, różnorodne i bardzo nierówne. Pies przy tym szczeka, drży i wrywa się ze stojaka.

Czas	B o d ź i e c	Wydzielanie śliny w kropłach co 30''
10 g. 58'	Trąbka	0
58' 30"	$\frac{1}{8}$ tonu	6 + 3 + 2
11 g. 3'	To samo	3 + 1 + 1
7'	To samo	1 + 1 + 1
11'	To samo	1,5 + 1,5
15'	To samo	ślady

Wszystkie przedstawione doświadczenia świadczą niewątpliwie o tym, że wytwarzanie różniczkowań oparte jest na rozwijaniu hamowania wewnętrznego w stosunku do czynników różniczkowanych.

Na podstawie różnych faktów, opisanych na ostatnich wykładach, należy dojść do wniosku, że co innego jest konstatowanie przez układ nerwowy różnic między czynnikami zewnętrznymi w ogóle, a co innego jest różniczkowanie tych czynników przy pomocy odruchów warunkowych. Pierwsze przejawia się za pośrednictwem procesu pobudzenia (pod postacią reakcji orientacyjnej, odruchu badawczego) wpływającego dopiero wtórnie na odruchy warunkowe, przez wywołanie w nich hamowania lub rozhamowania. Drugie wyraża się w rozwoju procesu hamowania, pojawiającego się w wyniku walki między pobudzeniem i hamowaniem. Jak później zobaczymy, walka ta bywa niekiedy trudna. Można sobie wyobrazić, że czasem bywa bezskuteczna i wówczas nie zawsze dochodzi do zupełnego wykorzystania dla ogólnej działalności organizmu wyników rzeczywistej analizy czynników zewnętrznych. A jeśli tak, to badanie czynności analitycznej układu nerwowego przy pomocy odruchów warunkowych również będzie miało swoje wady. W każdym razie jest to ciekawe zagadnienie.

WYKŁAD ÓSMY

Analityczna i syntetyczna praca kory mózgowej: c) przykłady pracy analitycznej; d) synteza i analiza zespołów bodźców jednoczesnych; e) synteza i analiza zespołów bodźców następujących po sobie.

Na zeszłym wykładzie widzieliśmy, jak poszczególne czynniki świata zewnętrznego, zastosowane w charakterze bodźców warunkowych, z początku są w większym lub mniejszym stopniu uogólnione, lecz potem, wskutek pojawienia się (przez odpowiednie nasze postępowanie) procesu hamowania, zostają coraz bardziej wyspecjalizowane i wyodrębnione. W ten sposób w ostatecznym wyniku powstają odpowiednie warunki doświadczalne dla zbadania zakresu i granic czynności różnych analizatorów zwierzęcia. Rozporządzamy w tej dziedzinie znacznym materiałem doświadczalnym, dotyczącym wielu analizatorów psa. W związku ze wszystkimi tymi doświadczeniami trzeba powiedzieć, że wielkie trudności przy ich przeprowadzaniu pochodzą nie z przyczyn fizjologicznych, lecz z fizycznych — instrumentalnych. W wielu wypadkach okazuje się rzeczą trudną nabycie lub skonstruowanie takich przyrządów fizycznych, które by całkowicie odpowiadały wyznaczonemu celowi doświadczenia fizjologicznego. Zadanie nasze sprowadza się do tego, aby za pomocą przyrządu wyizolować w sposób absolutny dany elementarny czynnik zewnętrzny o takim lub innym natężeniu, a tymczasem okazuje się niemal niemożliwym otrzymać np. przyrząd dla mechanicznego drażnienia skóry, który by pracował zupełnie bezgłośnie, albo osiągać zmiany wysokości tonów bez jednoczesnych zmian ich siły. W związku z tym właśnie na jednym z moich odczytów wyraziłem się nawet w ten sposób, iż jesteśmy w obliczu ciekawego współzawodnictwa między zwierzęcymi analizatorami, jako instrumentami, a przyrządami fizycznymi.

A teraz przejdę do naszych danych faktycznych.

Weźmy analizator wzrokowy psa. Okazało się, że pod pewnym względem analizator ten jest doskonały i znacznie przewyższa wzrok ludzki. Dotyczy to mianowicie rozróżniania natężenia światła. Wytworzono u psa odruch warunkowy na pojawianie się przed jego oczami czarnego ekranu, zabarwionego zupełnie równomiernie, bez najmniejszych widocznych punktów ani linii. Od niego odróż-

nicowano tego samego kształtu i wielkości biały ekran, również o zabarwieniu jednostajnym. Eksperymentator miał też do dyspozycji serię stopniowych odcieni (50 numerów kolekcji Zimmermana) od koloru białego poprzez szare do czarnego. Po odróżnicowaniu białego ekranu stopniowo brano coraz ciemniejsze szare ekrany i wreszcie osiągnięto to, że przyrząd wzrokowy psa odróżniał wyraźnie Nr. 49 od Nr. 50 (doświadczenia d-ra F r o ł o w a). Ludzkie oko natomiast nie potrafiło wykryć między tymi odcieniami żadnej różnicy nie tylko przy oglądaniu ich po sobie w pewnych odstępach czasu, ale również przy jednoczesnym ich porównywaniu. To samo dotyczyło odcieni nieco bardziej oddalonych od siebie.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kropłach przez 30''	Uwagi
3 g. 13'	Ekran Nr. 50	10	Wzmocniono
4 g. 1'	To samo	12	Wzmocniono
9'	Ekran Nr. 49.	6	Nie wzmocniono

W ten sposób analizator wzrokowy psa pod względem rozróżniania natężeń światła stoi nadzwyczaj wysoko i określenie granic jego działalności w tym zakresie okazało się dla nas niemożliwe.

Zupełnie co innego stwierdziliśmy w stosunku do innych stron działalności tego narządu, mianowicie w stosunku do analizy barw i kształtów.

Dr. L. A. Orbeli w pierwszej swej pracy nie mógł zupełnie skonstatować u swych psów zdolności rozróżniania barw. W drugiej pracy udało się to zaledwie u jednego psa i to w doświadczeniach, co do których można mieć pewne zarzuty. Biorąc pod uwagę wyniki innych badaczy zarówno rosyjskich, jak i zagranicznych trzeba przyjąć do wniosku, że widzenie barwne u psów występuje tylko w formie zaczątkowej, a u wielu osobników nie istnieje wcale.

Co się tyczy różniczkowania kształtów, to rozporządzamy następującymi doświadczeniami (doświadczenia N. R. S z e n g e r-K r e s t o w n i k o w e j). Wytworzono u psa pokarmowy odruch warunkowy na koło świetlne, rzucane na znajdujący się przed zwierzęciem ekran. Następnie od tego koła zaczęto odróżnicowywać elipsy tej samej wielkości i tak samo oświetlone. Pierwsza z tych elips miała stosunek osi 2:1. Różniczkowanie wytworzyło się. W dalszym ciągu stosowano elipsy coraz bardziej podobne do koła i w ten sposób osiągnano coraz to subtelniejsze rozróżnianie kształtów. Przy elipsie o stosunku osi 9:8 nastąpił kres rozróżniania, co wyraziło się

w następujący sposób. Utworzone już na tę elipsę różniczkowanie przy powtórzeniach stopniowo się pogarszało i pociągnęło to za sobą również zanikanie poprzednich, mniej subtelnych różniczkowań. Trzeba było ponownie wytwarzać różniczkowanie od samego początku i to z zachowaniem dużych ostrożności. Zastosowanie elipsy o stosunku osi 9:8 dało za pierwszym razem efekt warunkowy równy zeru, lecz potem, przy następnych próbach powtórzyła się dawna historia: nie tylko powyższy rezultat różniczkowania (o ile był on naprawdę rezultatem różniczkowania) więcej się nie pojawił, lecz znikły również dawniejsze, bardziej prymitywne różniczkowania. Fakt ten jest doskonałą ilustracją wypadku, o którym wspomniano przy końcu poprzedniego wykładu. Analiza sama przez się jest jeszcze na tym szczeblu możliwa, lecz długotrwałe i stałe jej wykorzystanie dla odpowiednich czynności organizmu napotyka na nieprzewycięzoną przeszkodę na gruncie stosunków między procesami pobudzenia i hamowania.

W naszych doświadczeniach stosowano także różniczkowanie kierunków poruszających się figur i punktów, lecz granicy rozróżniania przy tym nie badano.

Czynność analityczną słuchowego aparatu nerwowego u psa badaliśmy szczególnie dokładnie w najrozmaitszych kierunkach. Należy i tutaj postawić na pierwszym miejscu analizę natężeń jednego i tego samego dźwięku. Okazało się, że każde natężenie dźwięku łatwo może stać się oddzielnym, trwałym bodźcem warunkowym, odróżnicowanym zarówno od natężeń silniejszych, jak i od słabszych. Niestety, doświadczenia te (d-ra N. P. Tichomirowa) były wykonane w formie zbyt uproszczonej. Dźwięk (ton o 1740 drganiach na 1") otrzymywano z piszczałki organowej zasilanej prądem powietrza z gazometru znajdującego się pod stałym ciśnieniem (3,6 — 3,88 cm słupa wody). Piszczałka ta była umocowana po środku drewnianej deski, pokrytej warstwą waty. Ponad tą deską wisiała drewniana skrzynka, wyłożona od wewnątrz watą, otwarta od dołu. Przez podnoszenie i opuszczanie tej skrzynki na odpowiednią wysokość osiągnano określone przyciszenie dźwięku. Celem doświadczeń było określenie kresu rozróżniania natężeń u psa w porównaniu z człowiekiem. Przedostatnie z szeregu natężeń wciąż zbliżających się do natężenia stosowanego, jako bodziec warunkowy, było już przez psa odróżniane nawet wtedy, gdy jeden z tych dźwięków następował po upływie 17 godzin od drugiego. Eksperymentator mógł zaś uchwycić różnicę między obydwojma dźwiękami tylko wówczas, gdy następowały po sobie bezpośrednio.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
4 g. 28'	Zwykły dźwięk	6	Wzmocniony
43'	Przedostatni dźwięk różnicowany	0	Nie wzmocniony
49'	Zwykły dźwięk	3	Wzmocniony

Lecz w doświadczeniach z psem można było dźwięk ten jeszcze bardziej przybliżyć do bodźca warunkowego, przy czym nawet przy odstępnie czasu wynoszącym 3 godziny różniczkowanie było zachowane. Jednak w warunkach naszych doświadczeń (pokój w zwykłej pracowni) podlegało łatwo zakłóceniom. Doświadczenia te powinny być oczywiście powtórzone przy pomocy udoskonalonych metod w celu otrzymania wielkości absolutnych.

Następnie wiele doświadczeń wykonano nad różniczkowaniem wysokości tonu. Posługiwano się przy tym różnymi instrumentami dętymi. Stwierdziliśmy, że najmniejszą różnicę tonów, jaką zastosowaliśmy, wynoszącą $\frac{1}{8}$ tonu, aparat słuchowy psa chwyta zupełnie dokładnie. Odpowiednie dane zostały przytoczone na poprzednim wykładzie. Dalej nie posuwaliśmy się, nie dowierzając ścisłości naszej metodyki. Powtórzenie tych doświadczeń z czystymi tonami nie wykazało nic szczególnego w porównaniu ze zwykłymi, złożonymi tonami (doświadczenia d-rów G. W. Anrepa i T. M. Manujłowa).

Poza tym badaliśmy granicę wysokości tonów, na jakie jest jeszcze wrażliwy aparat słuchowy psa. Przy pomocy gwizdka Galtona (doświadczenia d-ra W. A. Burmakina) oraz przy pomocy przyrządu, dającego czyste tony (doświadczenia d-ra L. A. Andriejewa), ustalono, że pies reaguje na takie wysokie tony, których człowiek już nie słyszy. Różnica ta jest dość znaczna. Nadzwyczaj ciekawy był widok psa, który żywo i dokładnie reagował na dźwięki, dla nas nieistniejące.

Prócz tego zajmowaliśmy się różniczkowaniem barwy tonów oraz umiejscowienia ich źródła nie starając się jednak o szczególną subtelność tych różniczkowań.

Obok powyższych doświadczeń należy postawić badania, dotyczące nie samych dźwięków, lecz odstępów czasu między nimi, a mianowicie badania nad różniczkowaniem różnych częstotliwości uderzeń metronomu. Różniczkowanie takie osiąga się bardzo łatwo, lecz zagadnienie polega na tym, gdzie leży jego granica. Okazała się ona nader subtelną i niedostępną dla człowieka: pies odróżnia bardzo ściśle i przy dużych odstępach czasu 100 uderzeń na minutę od 96.

Mniej badań poświęciliśmy w naszych pracach analizatorom skórnym — mechanicznemu i termicznemu. Przede wszystkim badano różniczkowanie według miejsca, lokalizacji. Oczywiście wystąpiło ono wyraźnie, lecz jego subtelności i granic nie badano. Następnie różniczkowano różne rodzaje mechanicznego drażnienia: drapanie, uciskanie powierzchnią gładką i szorstką, klucie stępienymi sztyfcikami przy najrozmaitszym ich ułożeniu, drapanie w różnych kierunkach. Różniczkowano również rozmaite stopnie temperatury.

Aczkolwiek aparat węchowy psa jest najdoskonalszym z jego analizatorów, pozostaje on dotychczas najmniej przez nas zbadany, oczywiście z przyczyn metodycznych. Jest rzeczą trudną, jeżeli nie niemożliwą, przynajmniej obecnie, w sposób tak samo ścisły i określony operować zapachami, jak to czynimy z wszelkimi innymi bodźcami. Nie możemy ani ograniczyć ściśle ich działania w czasie, ani też nie mamy subiektywnego, czy też obiektywnego kryterium istnienia lub braku ich śladów. Dlatego też ograniczyliśmy się tylko do niewielu doświadczeń. Różniczkowano zapachy: kamfory, wanilii i t. d. Z jednych robiono pokarmowe bodźce warunkowe, z innych kwasowe; z jednych — dodatnie, z innych — hamujące. Badano analizę mieszaniny zapachów po dodaniu nowej substancji.

Wreszcie zebraliśmy pewne materiały, dotyczące chemicznego analizatora smakowego. Tutaj sprawa przyjmuje nieco inny obrót, ponieważ z tym właśnie analizatorem związane są oba używane przez nas odruchy bezwarunkowe. Żeby warunki były te same, co przy badaniu innych analizatorów, należałoby stosować bodziec bezwarunkowy właściwy jednemu z tych ostatnich, a podrażnienia chemiczne z powierzchni jamy ustnej stosować jedynie w postaci bodźców warunkowych. Takich doświadczeń nie robiliśmy, natomiast zastąpiliśmy je częściowo innymi doświadczeniami, w których badano wzajemne oddziaływania na siebie i tłumienie różnych odruchów warunkowych, wytworzonych na substancje zarówno pokarmowe, jak i niejadalne (proszek mięsny, tarte suchary, cukier, ser, kwas, soda itd.). Oto przykład takich doświadczeń z pracy d-ra Jegorowa. Mechaniczne drażnienie skóry jest bodźcem warunkowym związanym z jedzeniem mieszaniny proszku mięsnego i tartych sucharów, obracający się przedmiot jest bodźcem warunkowym związanym z jedzeniem sera holenderskiego.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
3 g. 12'	Mechaniczne drażnienie skóry	5	} Wzmocniono w sposób odpo- wiedni.
29'	To samo	5	
50'	Obracający się przedmiot	8	
57'	Mechaniczne drażnienie skóry	0,5	
4 g. 4'	To samo	2,5	
11'	To samo	5	

To samo otrzymano, gdy stosowano same bodźce warunkowe, bez udziału bodźców bezwarunkowych.

Doświadczenie z tej samej pracy. Mechaniczne drażnienie skóry wywoływało przed tym doświadczeniem zazwyczaj wydzielanie 5 — 6 kropli w 30''.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
3 g. 12'	Obracający się przedmiot	8	Nie wzmocniono
20'	Mechaniczne drażnienie skóry	2	Wzmocniono
35'	To samo	1	To samo
45'	To samo	—	} Odruchy wzmo- cniczo natych- miast.
4 g. 0'	To samo	—	
17'	To samo	2,5	Wzmocniono
38'	To samo	2	To samo

W powyższym szeregu doświadczeń czynność analityczna zakończeń mózgowych analizatora chemicznego wystąpiła nader wyraźnie. U jednego z psów (pozostającego na zwykłej diecie składającej się z kaszki owsianej, mięsa i chleba) wytworzono oddzielne odruchy warunkowe na proszek mięsny i na miarki cukier. Następnie wyłączono z pokarmu mięso i chleb, a do kaszy dodano wielką ilość cukru. Po pewnym okresie takiego odżywiania odruch warunkowy na proszek mięsny silnie wzrósł, a odruch na cukier zanikł prawie zupełnie (doświadczenia d-ra A. A. Sawicza).

Podobne doświadczenia (d-ra S. B. Chazena) wykonano w sposób jeszcze bardziej szczegółowy stosując substancje niejadalne. Z dawniejszych naszych doświadczeń wiedzieliśmy, że jeżeli w ciągu jednego seansu doświadczalnego stosować wielokrotnie kwasowe odruchy warunkowe, wówczas wielkość zarówno odruchu warunkowego, jak i bezwarunkowego ku końcowi doświadczenia stopniowo wzrasta. Podobnie, gdy odruchy kwasowe stosujemy w szeregu doświadczeń z dnia na dzień, wzrastają one również do określonego maksimum. W pracy d-ra Chazena pewne doświadczenia zmodyfikowano w ten sposób, że po pierwszym zastosowaniu bodźca warunkowego i wzmocnieniu go przez kwas, kilka razy

wlewano kwas bez tego bodźca, a następnie znów go próbowano. Bodziec warunkowy okazywał się teraz znacznie zwiększony w porównaniu z pierwszą próbą. Następnie między kolejnymi doświadczeniami, które dotychczas wykonywano codziennie, zrobiono trzy przerwy — w jednym szeregu doświadczeń 5-dniowe, w drugim 3-dniowe. Podczas pierwszej przerwy wprowadzano przy pomocy zgłębnika — u jednego psa do żołądka, u drugiego do rectum — wielkie ilości roztworu kwasu, podczas drugiej przerwy — roztwór sody, podczas trzeciej nic nie stosowano. Po każdej z tych przerw badano wielkość odruchu warunkowego i bezwarunkowego. Po przerwie, w której wlewano kwas, wielkość odruchów bądź pozostawała taką, jaką była w doświadczeniach przed przerwą, bądź nieznacznie malała, po przerwie, w której nic nie stosowano, wielkość ta zmalała znacznie, po przerwie, w której stosowano sodę, zmniejszała się jeszcze bardziej. Oto liczby z doświadczeń wykonanych na jednym psie. Przy codziennych doświadczeniach wydzielano się z gruczołu podszczękowego na określoną ilość kwasu wlewane do pyska psa średnio $5,1 \text{ cm}^3$ śliny, na bodziec warunkowy otrzymywano 4 krople. Po przerwie bez wlewania odpowiednie liczby wynosiły $3,8 \text{ cm}^3$ i 2 krople po przerwie z wlewaniem sody — $3,7 \text{ cm}^3$ i 0 kropeł, po przerwie zaś z wlewaniem kwasu $4,5 \text{ cm}^3$ i 3 krople. W ten sposób określone części zakończenia korowego analizatora chemicznego reagowały rozmaicie wykazując w zależności od składu krwi to podwyższoną to znów obniżoną pobudliwość. Gdy we krwi znajdował się w nadmiarze kwas, pobudliwość odpowiedniej części analizatora chemicznego wzrastała i organizm przy spotkaniu się z kwasem pochodzącym ze świata zewnętrznego bronił się przed dalszym jego napływem za pomocą energicznej reakcji ruchowej i wydzielniczej. Podobnie oczywiście rzecz się dzieje i z substancjami pokarmowymi: reakcje na te substancje to nasilają się, to słabną, pozostają dodatnie lub stają się ujemne w zależności od składu chemicznego krwi.

Tak więc chemiczny analizator smakowy łączy za pomocą swych końców dwa środowiska: wewnętrzne środowisko organizmu i zewnętrzne, regulując ich wzajemne stosunki i tym samym zabezpieczając normalny skład organizmu.

Ostatnie, opisane przed chwilą doświadczenia (niestety, więcej nie powtórzone) odnoszą się do wcześniejszego okresu naszej pracy, gdy wobec nowości i złożoności całej sprawy byliśmy narażeni na liczne błędy.

Syntetyczna działalność nerwowa, w przeciwieństwie do analitycznej, pozostaje dotychczas mało znaną. Najprościej wyobrazić sobie jej mechanizm i lokalizację w postaci połączeń mię-

dzy komórkami nerwowymi, istniejących czy to jako błony rozdzielające, czy też jako wysubtelniające się rozgałęzienia, obdarte specjalnymi właściwościami. Oczywiście obecnie pierwszym zadaniem jest nagromadzać fakty, dotyczące syntetycznej działalności kory mózgowej.

Szczegóły z zakresu tej działalności zajęły dotychczas w naszych badaniach stosunkowo mało miejsca. Oprócz wytwarzania się odruchu warunkowego, który sam przez się jest przede wszystkim aktem syntezy i którym stale posługujemy się jako podstawowym faktem w naszej pracy, zatrzymaliśmy się nieco na zespolonych, złożonych bodźcach warunkowych.

Stosowaliśmy w charakterze bodźców warunkowych zarówno zespoły różnych bodźców jednoczesnych, jak i następujących po sobie.

Przy zespolach bodźców jednoczesnych obserwowano następujące ważne stosunki.

Jeżeli w danym zespole biorą udział bodźce, odnoszące się do różnych analizatorów, wówczas choćby nie wiem jak długo zespół ten był stosowany i wzmacniany przez bodziec bezwarunkowy, zawsze jeden z tych bodźców będzie maskował prawie całkowicie lub całkowicie działanie warunkowe drugiego, co uwidacznia się przy próbowaniu każdego z tych bodźców oddzielnie. Tak, mechaniczne drażnienie skóry maskuje podniecie cieplną, a podnieta dźwiękowa — świetlną.

Doświadczenie d-ra A. W. Pałładina. Utworzono kwasowy odruch warunkowy na jednoczesne oziębienie skóry (przy pomocy topniejącego lodu) i jej drażnienie mechaniczne.

Obecnie zostaje wypróbowany bodziec zespolowy oraz jego składniki.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w cm ³ przez 1'
11 g. 15'	Drażnienie mechaniczne	0,8
12 g. 45'	Oziębienie	0,0
1 g. 10'	Drażnienie mech. + oziębienie	0,7

Doświadczenie d-ra Zjelonego. Utworzono pokarmowy odruch warunkowy na jednoczesne działanie tonu A₁ piszczałki (bardzo zagłuszonej wskutek umieszczenia w skrzynce drewnianej obitej watą) i zapalenie 3-ch lampek elektrycznych (po 16 świec), umieszczonych przed pyskiem psa w pokoju nieco przyściemnionym.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"
3 g. 37'	Ton + lampki	8
49'	Lampki	0

Oczywiście bodźce, które w tym wypadku są zamaskowane, gdy się je stosuje oddzielnie dla wytwarzania odruchów warunkowych, mogą wywoływać znaczny efekt.

Jak należy rozumieć opisany dopiero co fakt? Doświadczenia, w których bodziec zespołowy składa się z czynników, należących do tego samego analizatora, stanowią podstawę dla jednego z możliwych przypuszczeń. Jako bodziec zespołowy brano dwa dźwięki, o jednakowym mniej więcej natężeniu. Gdy odruch warunkowy wytworzył się, próbowano działanie każdego z tych dźwięków z osobna. Efekty ich były równe. Kiedy zaś wytworzono odruch na zespół dwóch dźwięków różniących się znacznie pod względem siły, wówczas słaby dźwięk próbowany oddzielnie nie wywoływał żadnego działania lub też działanie jego było nieznaczne.

Doświadczenie d-ra Zjelonego. Pies miał wytworzony pokarmowy odruch zespołowy na silny dźwięk gwizdka i ton *dis*, piszczałki mniej więcej o tej samej sile. Przy zastosowaniu tych bodźców z osobna, każdy z nich dał w ciągu minuty po 19 kropel śliny. U tego samego psa wytworzono też inny odruch zespołowy na dźwięk gwizdka i słabszy ton *a*, piszczałki. Zastosowany oddzielnie gwizdek dał 7 kropel w ciągu 30", ton — 1 kroplę.

Z doświadczeń tych widać, że maskowanie jednego bodźca przez drugi zależy od różnicy w sile tych bodźców. To samo naturalnie stosuje się do wypadku, w którym bodźce należą do różnych analizatorów. Według tego przypuszczenia mechaniczna podnieta skórna byłaby w naszych doświadczeniach zawsze silniejsza, niż cieplna, a podnieta dźwiękowa silniejsza, niż świetlna. Ważne to przypuszczenie winno być sprawdzone przez stosowanie bodźców zespołowych, których składniki należałyby do różnych analizatorów i w najrozmaitszy sposób zmieniałyby się pod względem siły, np. przez stosowanie zespołu, składającego się z jak najsłabszego bodźca dźwiękowego i możliwie najsilniejszego bodźca świetlnego.

Fakt maskowania jednego bodźca przez inny w zespole jednoczesnych bodźców (z różnych analizatorów) zawiera kilka ciekawych szczegółów.

Często wielkość efektu zespołu równa się wielkości silnego składnika zastosowanego oddzielnie, jak gdyby słaba podnieta całkowicie została stłumiona i zniweczona przez silną. Jednak gdy silny bodziec stosować osobno, nawet rzadko, bez wzmacniania go przez bodziec bezwarunkowy, podczas gdy zespół jest stale wzmacniany, wtedy działanie warunkowe tego silnego bodźca zanika, zespół zaś nie zmienia swego efektu. Wynika stąd, że słaby bodziec, chociaż w sposób utajony, uczestniczy w bodźcu zespołowym (doświadczenia d-ra Pałładina).

Inny fakt (z pracy d-ra Perelcwejga) był przytoczony na czwartym wykładzie. Jeżeli należący do zespołu słaby bodziec (który oddzielnie nie wywołuje żadnego efektu) będzie powtarzany w krótkich odstępach czasu (wynoszących minuty) bez wzmacniania bodźcem bezwarunkowym, innymi słowy, będzie gaszony, wówczas w pewnym stopniu ugaśnie wtórnie zarówno silny składnik zespołu, jak i cały zespół. Jak widzimy więc, i w tym doświadczeniu nieistotny jak gdyby składnik zespołu, wskutek procesu gaszenia, staje się czynnikiem, wywołującym jawne działanie hamujące.

W jedynym dotychczas doświadczeniu, wprowadzie wykonanym bez zarzutu, mogliśmy zaobserwować następujący stan rzeczy. Jeśli czynniki należące do różnych analizatorów, z których każdy jest bodźcem warunkowym, zaczniemy stosować razem, tj. uczynimy z nich bodziec zespołowy, wtedy zamaskowanie jednego bodźca przez drugi niemal nie wystąpi, mimo wielokrotnych powtórzeń bodźca zespołowego. Można stąd wywnioskować, że w bodźcu zespołowym utworzonym bezpośrednio z bodźców obojętnych silny czynnik jak gdyby nie pozwala słabemu wytworzyć dostatecznie silnego połączenia z ośrodkiem odruchu bezwarunkowego.

Mechanizm maskowania, który oczywiście należy pojmować jako hamowanie, będzie dokładnie zanalizowany na jednym z następnych wykładów, poświęconym głównie ogólnemu przeglądowi naszego materiału.

Już w przytoczonych wypadkach maskowania widać, że komórki korowe, przy ich jednoczesnym pobudzeniu, wzajemnie na siebie oddziałują, że zachodzące w nich procesy zlewają się — syntetyzują. Gdy bodźce należące do zespołu pochodzą z jednego analizatora i posiadają równą siłę, synteza ta nie jest jak gdyby widoczna. Dlaczego jednak i tutaj nie ma sumacji, a efekt każdego z silnych składników równa się efektowi bodźca zespołowego? Lecz i w tym wypadku, tj. przy bodźcach należących do tego samego analizatora, fakt syntezy staje się niezwykle wyraźny przy następującej modyfikacji doświadczenia. W doświadczeniach d-ra Zjelonego wystąpił na jaw następujący fakt, który następnie powtórzył się wielokrotnie w doświadczeniach d-ra Manujłowa i d-ra Kryłowa. Mamy bodziec zespołowy, o którym przed chwilą mówiliśmy. Bez wielkich trudności możemy osiągnąć to, że każdy ze składników oddzielnie przestanie działać jako bodziec warunkowy i stanie się hamulcem, natomiast zespół ich zachowania nadal swe działanie dodatnie. Należy w tym celu stosować oddzielnie składniki zespołu, nie wzmacniając ich przez bodziec bezwarunkowy, a jednocześnie wzmacniać sam zespół. Doświadczenie udaje

się też w odwrotnej postaci. Można zespół uczynić bodźcem hamującym a składniki bodźcami dodatnimi.

Nie wdając się narazie w ocenę tego faktu przechodzę do zespołów złożonych z bodźców następujących po sobie, gdzie zjawisko powyższe występuje, że tak powiem, w bardziej subtelnej postaci. Zajmowaliśmy się wielu różnorodnymi zespołami tego rodzaju. Niekiedy taki zespół składał się z jednego i tego samego bodźca (określonego tonu), który trwał 1" i powtarzał się trzykrotnie, przy czym między pierwszym dźwiękiem i drugim pauza wynosiła 2", a między drugim i trzecim — 3", następnie zaś po 5" grupę tę powtarzano i wzmacniano przez bodziec bezwarunkowy. W innych doświadczeniach zespół składał się z 3 — 4 różnych bodźców, należących do jednego analizatora i następujących po sobie w określonym porządku przy jednakowym trwaniu samych bodźców i pauz; np. 4 tony: do, re, mi, fa, lub też: szum, dwa różne tony i dzwonek. Wreszcie w skład zespołu mogły wchodzić 3 — 4 bodźce, należące do różnych analizatorów, o tym samym czasie trwania i tej samej długości pauz. Na wszystkie te zespoły odruchy wytwarzały się łatwo i po pewnej ich praktyce poszczególne składniki również okazywały dodatni efekt warunkowy stosownie do ich siły i rodzaju.

Następnie przystąpiliśmy do wprowadzania zmian w tych zespołach. W pierwszym wypadku przedstawialiśmy pauzy w zespole: długą pauzę wstawialiśmy między drugim dźwiękiem i trzecim. W innych wypadkach zmienialiśmy porządek bodźców, bądź całkowicie, stosując porządek odwrotny, bądź w wypadku czterech bodźców przedstawiając tylko dwa środkowe. Zmienione w ten sposób zespoły stosowaliśmy bez wzmocnienia przez odruch bezwarunkowy, podczas gdy dawne zespoły wzmacnialiśmy nadal. W ostatecznym wyniku zmienione zespoły odróżnicowały się od pierwotnych, utraciły swe dodatnie działanie warunkowe i stały się ujemne, hamujące (doświadczenia d-rów Babkina, W. W. Stroganowa, Ł. S. Grigorowicz, A. G. Iwanowa - Smoleńskiego i M. N. Jurman).

Doświadczenie dr. Jurman. Dodatni pokarmowy bodziec warunkowy składał się z zapalania lampki elektrycznej (W), mechanicznego drażnienia skóry (D) i dźwięku bulgotania (S); bodziec hamujący z SDW.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"	U w a g i
11 g. 38'	W D S	10	} Wzmocniono
45'	To samo	11	
57'	S D W	0	Nie wzmocniono
12 g. 13'	W D S	7	Wzmocniono

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	U w a g i
22'	S D W	0	} Wzmocniono
32'	W D S	5	
45'	To samo	7	

Doświadczenie d-ra Iwanowa - Smoleńskiego. Dodatni pokarmowy bodziec warunkowy składał się z: szumu (Sz), wysokiego tonu (Tw), niskiego tonu (Tn) i dzwonka (Dz). Bodziec różniczkowy z Sz, Tn, Tw, Dz.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	U w a g i
3 g. 10'	Sz Tw Tn Dz	4	Wzmocniono
17'	Sz Tn Tw Dz	0	Nie wzmocniono
27'	Sz Tw Tn Dz	3	} Wzmocniono
32'	To samo	4	
38'	Sz Tn Tw Dz	0	Nie wzmocniono
46'	Sz Tw Tn Dz	2	Wzmocniono

Wytwarzanie odruchów hamujących w tych doświadczeniach, zwłaszcza w niektórych wypadkach, wymagało długiego czasu. O ile czasami częściowe zróżniczkowanie następowało już stosunkowo wcześniej, o tyle różniczkowanie zupełne, absolutne osiągnęto dopiero po kilkuset powtórzeniach. Aby ostatecznie wypełnić to zadanie, trzeba było nawet posuwać się etapami i różniczkować najpierw prostsze bodźce zespolone. Szczególnie dużo trudności było z różniczkowaniem zespołu: szum, wysoki ton, niski ton, dzwonek, w którym zmieniano kolejność tonów. Wszystkie te różniczkowania, zwłaszcza trudniejsze, były nietrwałe. Z jednej strony szkodziły im częste powtórzenia z drugiej zaś — pod wpływem dłuższych przerw w pracy, ulegały one osłabieniu i zanikały. Po osiągnięciu całkowitego różniczkowania składniki zespołów, zastosowane oddzielnie, traciły swe dodatnie działanie warunkowe.

Jak należy sobie tłumaczyć te fakty? W jaki sposób zespół złożony z jednych i tych samych bodźców, działających na jedne i te same komórki kory mózgowej, mógł chronicznie, wywołując w tych komórkach bądź proces pobudzenia, bądź hamowania? Gdzie tkwi przyczyna takiego podwójnego działania? Fakty wskazują, że przyczyną mogła tu być tylko zsyntetyzowana działalność pobudzonych komórek, które łącząc się musiały utworzyć złożoną jednostkę czynnościową, podobnie jak to się dzieje w procesie wytwarzania

odruchów warunkowych. Pobudzone komórki powinny przy tym wzajemnie na siebie oddziaływać, tak jak to było widać wyraźnie w wypadku zespołu bodźców jednoczesnych. W zespołach bodźców następujących po sobie wzajemne wpływy są zapewne jeszcze bardziej skomplikowane. Tutaj działanie danej komórki na komórkę pobudzoną po niej zależy od tego, jak na nią samą wpłynęła komórka, która była podrażniona poprzednio. Wynika stąd, że zarówno sama kolejność bodźców, jak i pauzy między nimi są czynnikami, określającymi ostateczny wynik pobudzenia i jako takie dają ten lub inny ilościowy (a być może i jakościowy) rezultat całego zespołowego bodźca. Wiemy zaś, że różne natężenia tej samej podnie-ty mogą być różniczkowane nader subtelnie, tj. mogą być powiązane — jedno z procesem pobudzenia, drugie z procesem hamowania.

Ze wszystkiego, co wyżej powiedziano wynika, że należy odróżniać postać elementarnej analizy i syntezy od analizy i syntezy wyższej. O ile pierwsza z tych postaci (zwłaszcza, jeżeli chodzi o analizę) opiera się na właściwościach i funkcjach obwodowych zakończeń analizatorów, o tyle wyższa analiza i synteza dochodzi do skutku przede wszystkim dzięki właściwościom i funkcjom zakończeń ośrodkowych.

Szczegółowe badania doświadczalne zarówno obwodowych jak i ośrodkowych zakończeń analizatorów mogą i powinny być prowadzone na zwierzętach przy pomocy odruchów warunkowych. Jako dowód szerokich możliwości takich doświadczeń możemy przytoczyć następujące przykłady.

Zadanie polegało na tym, aby przy pomocy metody odruchów warunkowych otrzymać dane eksperymentalne, dotyczące rezonacyjnej teorii Holmholtza; chodziło o to mianowicie, czy można przez częściowe zniszczenie narządu Corti'ego i *membrana basilaris* pozbawić zwierzę możliwości słyszenia niektórych tonów. Dr. A n d r i e j e w, który zajmuje się badaniami w tym kierunku, wykonał następujące, dotychczas jedyne, doświadczenie. Zmontowano dwa przyrządy do otrzymywania czystych tonów: jeden dawał tony od 100 do 3000, drugi od 3000 do 26000 drgań na sek. Wytworzono u psa najrozmaitsze pokarmowe odruchy warunkowe: na mechaniczne drażnienie skóry, na podniecię świetlną i na różne podnie-ty dźwiękowe (dzwonek, uderzenia metronomu, szum i liczne czyste tony). Następnie w jednym uchu zniszczono całkowicie część ślimakową. Na szósty dzień po operacji, przy pierwszej próbie wszystkie dźwiękowe odruchy warunkowe okazały się czynne. Wykonano wówczas operację z drugiej strony (10/III 1923), która miała usunąć ze skali tonów jedynie tony niższe. W tym celu zniszczono przy pomocy boru część kostną ślimaka na granicy części środko-

wej i dolnej, część błoniastą zaś i narząd Corti'ego uszkodzono cienką igłą. Już dziesiątego dnia po operacji wszystkie bodźce słuchowe były czynne z wyjątkiem tonów niższych, niż 600 drgań na 1". W ciągu trzech następnych miesięcy granica ta obniżyła się jeszcze bardziej i odruchy pojawiły się na nowo na tony, których ilość drgań przekraczała 300 na 1". Wielokrotne próby wykonane w ciągu roku wykazały, iż górna granica zanikłych tonów leży między 309 i 317 drganiami na 1". Dolnej granicy nie mogliśmy określić, gdyż nie rozporządzaliśmy czystymi tonami poniżej 100 na 1".

Oto dwa protokoły z ostatniego okresu prób:

Doświadczenie z dn. 17/III 1924.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kropłach przez 30"	Uwagi
6 g. 8'	Uderzenia metronomu	13	Ruchowa reakcja
19'	Ton 390 drgań na 1"	8	pokarmowa
25'	To samo	8	

Doświadczenie z dn. 19/III 1924.

5 g. 35'	Uderzenia metronomu	7	Ruchowa reakcja
39'	To samo	9	pokarmowa
45'	Ton 315 drgań na 1"	0	Brak reakcji ruchowej
6 g. 17'	Uderzenia metronomu	5	Reakcja pokarmowa
24'	Ton 315 drgań na 1"	0	Brak reakcji
32'	Uderzenia metronomu	8	Reakcja pokarmowa

Badania histologicznego nie wykonano, gdyż pies jeszcze żyje.

Oczywiście nasz wynik dodatni obala odpowiedni wynik negatywny Kalischer'a.

Inne zadanie dotyczyło kwestii, czy dla rozróżniania umiejscowienia dźwięku potrzebne jest współdziałanie obydwu półkul. Rozwiązanie tej kwestii dały doświadczenia d-ra K. M. Bykowa. Przecinano psu *corpus callosum*. Po wyzdrowieniu zwierzęcia po operacji przystępowano do wyrabiania pokarmowych odruchów warunkowych. Wytwarzanie ich niczym się nie wyróżniało i odbywało się tak samo szybko, jak u psów normalnych. Między innymi wytworzono odruch na gwizdek — 1500 drgań na 1". Gwizdek ten był umieszczony w futerale zawieszonym na ścianie po lewej stronie psa, na wysokości jego ucha, w określonej odległości od stojaka. Odruch pojawił się po 8 połączeniach, a po 70 utrwał się i osiągnął swój najwyższy poziom. Następnie ten sam gwizdek za-

często umieszczają podobnie jak poprzednio, lecz z prawej strony, przy czym nie wzmacniano go wówczas przez bodziec bezwarunkowy. Stosując dźwięk to z lewej, to z prawej strony starano się wytworzyć różniczkowanie. Lecz mimo 115 zastosowań gwizdka z prawej strony, nie można było zauważyć nawet śladu różniczkowania i dalsze prowadzenie doświadczeń w tej postaci należało uznać za bezcelowe. Trzeba było wyciągnąć wniosek, że dla różniczkowania umiejscowienia dźwięków niezbędna jest połączona działalność obydwóch półkul.

Oto jedno z ostatnich doświadczeń.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
3 g. 40'	Gwizdek z lewej strony	9	} Wzmocniono
4 g. 0'	To samo	14	
20'	Gwizdek z prawej strony (112 raz).	14	Nie wzmocniono
35'	Gwizdek z lewej strony	12	} Wzmocniono
46'	To samo	13	

Inne różniczkowania wytwarzały się u tego psa łatwo i prędko. U innych psów — normalnych, różniczkowanie umiejscowienia dźwięku nie było trudniejsze od innych i pojawiało się już po niewielu powtórzeniach.

Biorąc pod uwagę wszystkie fakty przytoczone zarówno na tym wykładzie jak i na poprzednim, trudno zaprzeczyć, że rzeczywiście wszystkie zagadnienia, które dotychczas stanowiły dziedzinę tak zwanej fizjologii narządów zmysłowych mogą być opracowywane na zwierzętach przy pomocy metody odruchów warunkowych. Czyż zresztą owe osławione „nieświadome wnioski” Heilmholtza (por. jego „Optykę fizjologiczną”) nie są czystymi odruchami warunkowymi? Weźmy prosty przykład płaskorzęźby dobrze oddanej na rysunku. Podniety skórne i ruchowe, pochodzące od obmacywania analogicznej płaskorzęźby są podniętami pierwotnymi i zasadniczymi, zaś podniety świetlne, pochodzące od jej mniej lub bardziej oświetlonych i zaciemnionych miejsc są to sygnałacyjne podniety warunkowe, które uzyskały swe życiowe znaczenie wtórnie, wskutek jednoczesnego występowania z pierwszymi. Na następnych wykładach spotkamy się także z faktami innego rodzaju, które można odtworzyć w sposób obiektywny na psach i które całkowicie odpowiadają faktom znanym z fizjologii narządów zmysłowych.

WYKŁAD DZIEWIĄTY

Promieniowanie i koncentracja procesów nerwowych w korze mózgowej: a) promieniowanie i koncentracja procesu hamowania w poszczególnych analizatorach (skórnym i dźwiękowym).

Dotychczas zajmowaliśmy się głównie działalnością kory mózgowej skierowaną na zewnątrz, ku ustalaniu najbardziej skomplikowanych i subtelnych stosunków między organizmem i otoczeniem. Widzieliśmy, jak niezliczone czynniki świata zewnętrznego za pośrednictwem kory mózgowej sygnalizują organizmowi o pojawianiu się tych, stosunkowo nielicznych, bodźców, które wywierają bezpośredni — pożyteczny lub szkodliwy — wpływ na organizm, i wczasu wywołują odpowiednie reakcje. Widzieliśmy, jak czynniki te są stale przez korę korygowane i tracą — w zależności od warunków, na zawsze lub na pewien czas — swe działanie warunkowe, gdy przestają odpowiadać rzeczywistym stosunkom. Widzieliśmy dalej, jak w harmonii ze zmieniającym się wciąż w różnorodny sposób otoczeniem, czynniki te w charakterze bodźców warunkowych raz są wyodrębniane przez korę mózgową w postaci niezmiernie drobnych elementów (ulegają analizie), kiedyindziej zaś są łączone w różnorodne zespoły (ulegają syntezie).

Obecnie zajmiemy się badaniem wewnętrznego mechanizmu pracy kory mózgowej i zastanowimy się nad tym, co przy opisanej działalności kory dzieje się z podstawowymi procesami nerwowymi: pobudzeniem i hamowaniem.

Pierwszą rzeczą, na którą należy tutaj zwrócić uwagę, jest poruszanie się tych procesów po korze mózgowej.

Jak to często dzieje się w badaniach fizjologicznych, z pośród różnych pokrewnych zjawisk, należących do jednej grupy, badanie jednego rodzaju zjawisk posiada jakąś wyraźną przewagę nad innymi. W naszym wypadku najdogodniejszym obiektem badania okazało się hamowanie wewnętrzne. Badanie jego ruchu jest jednocześnie doskonałą ilustracją niezwykłych korzyści, jakie daje do dyspozycji fizjologa analizator skórnym z jego ogromną i całkowicie dostępną powierzchnią czuciową.

Oto nasze podstawowe doświadczenie wyjściowe, które otworzyło przed nami nowy i ważny rozdział fizjologii kory mózgowej.

Doświadczenie to i kilka doświadczeń po nim następujących należą do d-ra N. I. Krasnogorskiego.

Doświadczenie. Wzdłuż tylnej nogi psa umieszczono 5 przyrządów do mechanicznego drażnienia skóry; odległości między przyrządem położonym najniżej, a pozostałymi wynosiły kolejno: 3, 9, 15 i 22 cm. Najniższy przyrząd służył dla działania hamującego, wszystkie pozostałe — dla wywoływania efektu dodatniego. Zostało to osiągnięte, jak zazwyczaj, w ten sposób, że z początku wytworzono pokarmowy dodatni odruch warunkowy na drażnienie jednego miejsca skóry. Na mocy pierwotnej generalizacji, podniety skórne skierowane na wszystkie pozostałe miejsca zaczęły również wywoływać w mniejszym lub większym stopniu efekt warunkowy. Następnie, drażnienie czterech podanych wyżej miejsc skóry było stale wzmacniane przez pokarm, dzięki czemu odpowiednie efekty warunkowe prawie całkowicie się ze sobą zrównały. Natomiast drażnieniu najniższego miejsca nigdy nie towarzyszyło podawanie pokarmu, wskutek czego wywoływane przez to drażnienie działanie dodatnie znikło i ustąpiło miejsca hamowaniu. W przytoczonych niżej protokołach bodziec warunkowy do chwili przyłączenia bodźca bezwarunkowego trwał za każdym razem 30"; bodźce oznaczono numerami drażnionych miejsc: 0 (najniższe), 1, 2, 3, 4 (kolejno ku górze), przy czym przy czterech górnych numerach w nawiasach uwidoczniło odległość tego miejsca od punktu najniższego. Oczywiście bodźcom dodatnim towarzyszy podanie pokarmu, a hamującym — nie.

Odstęp pomiędzy poszczególnymi podrażnieniami w min.	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
—	Nr. 4 (22 cm.)	5
10	Nr. 3 (15 ")	5
10	Nr. 1 (3 ")	5
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1	To samo	0
1	Nr. 1 (3 cm.)	0
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1	To samo	0
1	Nr. 2 (9 cm.)	3
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1	To samo	0
1	Nr. 3 (15 cm.)	6
10	Nr. 0	śląd

Odstęp pomiędzy poszczególnymi podrażnieniami w min.	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
1	To samo	0
1	To samo	0
1	Nr. 4 (22 cm.)	7
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1	To samo	0
1	Nr. 1 (3 cm.)	śląd
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1	To samo	0
1	Nr. 2 (9 cm.)	3
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1	To samo	0
1	Nr. 4 (22 cm.)	5

Cóż widzimy w tym protokole? Próba trzech różnych bodźców dodatnich dała jeden i ten sam efekt wydzielniczy — 5 kropeł w ciągu 30''. Następnie w identycznych warunkach czasowych, tj. w minutę po trzykrotnym zastosowaniu bodźca hamującego badano to ten, to inny bodziec dodatni. Okazało się, że efekty ich były teraz zupełnie różne. Bodziec położony najbliżej bodźca hamującego za pierwszym razem nie wykazał żadnego działania, za drugim zaś razem działanie jego było minimalne (część kropli). Położony powyżej niego bodziec utracił prawie połowę swego efektu, a bodźce położone najwyżej albo pozostały bez zmiany, albo nawet trochę zwiększyły swe działanie. Sens doświadczenia jest jasny. Ponieważ punkty skóry stanowią niewątpliwie odbicie odpowiednich punktów kory mózgowej, to z przytoczonego doświadczenia i z wszystkich doświadczeń podobnych wynika, że hamowanie wywoływane w odpowiednim punkcie kory przez podrażnienie na skórze miejsca Nr. 0 rozprzestrzenia się na punkty sąsiednie, przy czym efekt hamujący jest tym słabszy, im są one położone dalej od punktu wyjściowego, i wreszcie zanika zupełnie w punktach najbardziej oddalonych. Tak więc mamy przed sobą promieniowanie procesu hamowania z punktu, w którym ono powstaje, na inne obszary kory mózgowej.

Jeśli skutek zastosowania bodźca hamującego nie trzykrotnie, lecz inną ilość razy, siła hamowania zwiększy się lub zmniejszy, a prócz tego zmienimy odstęp między końcem narastania procesu hamowania a początkiem działania bodźców dodatnich, to oczywiście otrzymamy inne liczby wydzielania, lecz sens tych liczb

pozostanie ten sam. Oto protokół drugiego odnoszącego się tu do doświadczenia.

Odstęp pomiędzy poszczególnymi podrażnieniami w min.	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"
—	Nr. 1 (3 cm.)	7
10	Nr. 4 (22 cm.)	6
10	Nr. 2 (9 cm.)	6
10	Nr. 0	1
1/4	To samo	0
1/4	To samo	1
1/4	To samo	0
1/4	Nr. 4 (22 cm.)	3

W ten sposób silniejsze hamowanie przy mniejszym odstępnie czasu wywarło znaczny wpływ również na punkt najbardziej oddalony.

Jeżeli w jednym i tym samym doświadczeniu próbować bodźce dodatnie w różnym czasie po ukończeniu działania bodźca hamującego, to widać zupełnie wyraźnie, jak proces hamowania z początku rozprzestrzenia się daleko, następnie ustępuje najpierw z punktów bardziej oddalonych, a potem i z tych, które są położone najbliżej punktu wyjściowego.

Przytaczam odpowiednie doświadczenie.

Odstęp pomiędzy poszczególnymi podrażnieniami w min.	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"
—	Nr. 1 (3 cm.)	7
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1/4	Nr. 4 (22 cm.)	4
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1/2	Nr. 4 (22 cm.)	8
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1	Nr. 1 (3 cm.)	2
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
5	Nr. 1 (3 cm.)	3
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
10	Nr. 1 (3 cm.)	8
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
1	Nr. 2 (9 cm.)	3
10	Nr. 0	0
1	To samo	0
5	Nr. 2 (9 cm.)	8

W ten sposób miejsce Nr. 4 było wolne od hamowania po pół minucie, miejsce Nr. 2 po 5 minutach, Nr. 1 po 10 minutach.

Im częściej w ciągu szeregu dni lub tygodni stosuje się różniczkowanie, tym uwalnianie oddalonych punktów od hamowania odbywa się szybciej. Niekiedy jest to widoczne nawet w ciągu jednego doświadczenia, przy wielokrotnych powtórzeniach bodźców dodatnich i ujemnych.

Wypada wspomnieć, że doświadczenia te były demonstrowane wielokrotnie osobom obcym, a nawet powtórzono je z całkowitym powodzeniem przed licznym audytorium na posiedzeniu Towarzystwa Lekarskiego.

Jak należy rozumieć ustępowanie procesu hamowania z czasowo zajętych przezeń punktów? Czy jest to zanik, wygaśnięcie tego procesu w tych punktach, czy też jakby na odwrót, ześrodkowanie się, koncentracja hamowania w punkcie wyjściowym pod wpływem jakiegoś procesu idącego naprzeciw. Biorąc pod uwagę ścisły i stale powtarzający się fakt, że w miarę dłuższego stosowania i umacniania się różniczkowania, zupełnie równoległe (zarówno w czasie, jak i w przestrzeni) zachodzi również skracanie się wywołanego przez ten proces hamowania następczego, należy skłonić się do drugiego przypuszczenia, tj. przyjąć, że mamy tu do czynienia z przeciwieństwem promieniowania, z koncentracją. Innymi słowy, chodzi tu nie o rozproszenie hamowania, co byłoby równoznaczne z jego osłabieniem, lecz o jego ześrodkowanie, które prowadzi do wzmocnienia tego procesu w określonym punkcie. Przytoczmy później szereg faktów, z których wszystkie przemawiają na korzyść tego wniosku.

Jak dopiero co widzieliśmy, w doświadczeniach d-ra K r a s n o g o r s k i e g o koncentracja zachodziła bardzo powoli, w ciągu szeregu minut. Co się tyczy promieniowania, to w tych doświadczeniach pojawiało się ono bardzo nagle tak, że jego przebiegu dr. K r a s n o g o r s k i nie mógł uchwycić i zaobserwować.

Oczywiście ważne znaczenie faktu kierunkowego ruchu procesu hamowania wymagało, aby doświadczenia na ten temat we wszelki sposób urozmaicać. Przede wszystkim zwróciliśmy uwagę na hamowanie, które występuje przy wygasaniu odruchów warunkowych (doświadczenia d-ra B. A. K o g a n a), przy czym korzystaliśmy z tego samego analizatora skórnoego i jego pobudzania przez drażnienie mechaniczne. Zaczynaliśmy podobnie, jak poprzednio. Najbardziej na drażnienie mechaniczne jakiegoś określonego miejsca skóry wyrabiano kwasowy dodatni odruch warunkowy. Następnie odruch ten, jako zgeneralizowany, ulegał, o ile to możliwe, wyrównaniu na całej powierzchni jednej strony ciała i dopiero wówczas

przystępowano do właściwych doświadczeń. W danym dniu drażniono z początku jakiś określony punkt i oznaczano jego efekt wydzielniczy w ciągu minuty. Nie wzmacniając danej podniety przez odruch bezwarunkowy (t. j. gasząc odruch warunkowy), stosowano ją w krótkich odstępach czasu (co 2 minuty) tak długo, aż przestała ona wywoływać reakcję warunkową. Wówczas, po upływie różnych okresów czasu od ostatniego zastosowania tej podniety drażniono to ten, to inny punkt na skórze i również oznaczano ich efekty w ciągu minuty. Punkty te okazywały się także w odpowiednich chwilach w mniejszym lub większym stopniu zahamowane. Pierwszy punkt skóry, na którym wytwarza się wygasanie, nazywamy (patrz wykład 4-ty) pierwotnie ugaszonym, inne — ugaszonymi wtórnie. Tak więc hamowanie gaszące nie pozostaje również w tym punkcie mózgu, gdzie powstało pod wpływem określonej podniety zewnętrznej, lecz rozprzestrzenia się po mózgu, promieniuje, podobnie jak hamowanie różniczkowe.

Oczywista rzecz, że musieliśmy w każdym poszczególnym doświadczeniu zmieniać miejsce gaszenia; inaczej mielibyśmy do czynienia z hamowaniem różniczkowym, pozostającym na wyrobionym miejscu trwale, w ciągu długiego czasu (wielu miesięcy), a nie z hamowaniem gaszącym, znikającym w ciągu szeregu minut, w najlepszym wypadku — w ciągu 1—2 godzin na miejscu pierwotnie ugaszonym.

Przytaczam doświadczenia, które to ilustrują.

Rok, miesiąc i dzień	Bodziec warunkowy — miejsce drażnienia	Odstęp w minut. między zerem wygasania, a po- drażnieniem innego miejsca	Wydzielanie w kroplach w cią- gu 1-ej, 2-ej i 3 ej minuty	% hamo- wania
Pies Nr. 1				
1913/XI 10	Na lewej łopacie . . .		9 2 1 2 0 1 5 1 0 1 0 0 0	
	Na lewej stronie klatki piersiowej	1'	1	84
1913/XI 11	Na lewej łopacie . . .		9 1 0 3 0 1 2 0 0 1 0 0 0	
	Na lewym udzie . . .	1'	8	12

Rok, miesiąc i dzień	Bodziec warunkowy —miejsce drażnienia	Odstęp w minut. między zerem wygasania, a po- drażnieniem innego miejsca	Wydzielanie w kroplach w cią- gu 1-ej, 2-ej i 3-ej minuty			% hamo- wania
P i e s N r . 2						
1913/X 17	Na lewej stronie szyi .		10	2	0	
			3	0	0	
			2	0	0	
			1	0	0	
			0			
	Na lewej łopatce. . .	3'	0			100
1913/X 18	Na lewej stronie szyi .		9	3	1	
			4	1	0	
			1	0	0	
			0			
	Na lewym udzie . . .	3'	5			45

Widać wyraźnie, że hamowanie we wtórnie ugaszonym miejscu jest tym mniejsze, im bardziej jest ono oddalone od miejsca pierwotnie ugaszonego.

Jeżeli będziemy drażnić miejsce wtórnie ugaszone w różnych odstępach czasu od zera wygasania, to zobaczymy, że im większy jest ten odstęp, tym hamowanie na tym miejscu staje się mniejsze i na odwrót.

Oto doświadczenia, które tego dowodzą.

Rok, miesiąc i dzień	Bodziec warunkowy —miejsce drażnienia	Odstęp czasu między z-rem wygasania, a po- drażnieniem innego miejsca	Wydzielanie w kroplach w cią- gu 1-ej 2-ej i 3-ej minuty			% hamo- wania
P i e s N r . 1						
1913/XI 18	Na lewym przedramieniu		9	2	0	
			3	0	1	
			1	0	0	
			0			
	Na lewej stronie brzucha	60"	8			12
1913/XI 21	Na lewym przedramieniu		9	2	1	
			3	0	1	
			3	0	0	
			1	0	0	
	Na lewej stronie brzucha	30"	0			5
1913/XI 20	Na lewym przedramieniu		10	2	1	
			4	0	1	
			3	0	1	
			0			
	Na lewej stronie brzucha	15"	2			

Rok, miesiąc i dzień	Bodziec warunkowy — miejsce drażnienia	Odstęp czasu między zerem wygasania, a po- drażnieniem innego miejsca	Wydzielanie w kroplach w cią- gu 1-ej, 2-iej i 3-ej minuty	% hamo- wania
Pies Nr. 2				
1913/XI 28	Na lewym udzie . . .		10 4 1 4 1 0 1 0 0 0	
	Na lewej łopatce . . .	15''	9	10
1913/XI 29	Na lewym udzie . . .		9 2 0 2 0 0 1 1 0 0	
	Na lewej łopatce . . .	7'	4	56
1913/XI 30	Na lewym udzie . . .		8 1 0 2 0 0 2 0 0 0	
	Na lewej łopatce . . .	2'	0	100

Mamy tu, oczywiście do czynienia z tym, co nazwaliśmy przy hamowaniu różniczkowym koncentracją hamowania, ponieważ hamowanie po pewnym czasie stopniowo opuszcza dalej położone punkty zbliżając się do punktu wyjściowego.

W przytoczonych doświadczeniach daje się ponadto zauważyć następujący szczegół. Szybkość, z jaką hamowanie opuszcza wtórnie zahamowane punkty, jest różna u różnych naszych zwierząt. To, co zachodzi u psa Nr. 1 w ciągu minuty, u psa Nr. 2 trwa 15 minut. Posiada to oczywiście bardzo ważne znaczenie, gdyż pozwala scharakteryzować liczbowo wyższą czynność nerwową. Że wyniki te nie były przypadkowe, o tym świadczy fakt, iż wskazane różnice u trzech zwierząt, na których wykonano te doświadczenia, pozostawały bez zmian w ciągu wielu miesięcy.

W tym samym szeregu doświadczeń (d-ra K o g a n a) udało się nam zaobserwować przebieg promieniowania hamowania, tj. stopniowe rozprzestrzenianie się tego procesu od punktu wyjściowego. Oto doświadczenia, w których po całkowitym ugaszeniu danego miejsca skóry badaliśmy natychmiast, bez żadnej przerwy, występujący w innych punktach stan hamowania.

Rok, miesiąc i dzień	Bodziec warunkowy — miejsce drażnienia	Wydzielanie śliny w kroplach w ciągu 1-ej, 2-ej i 3-ej minuty			% hamowania
P i e s Nr. 2					
1914/I 25	Na prawej stronie klatki piersiowej . . .	12	1	1/2	
	To samo	2	0	0	
	To samo	0			
	W okolicy prawego śródstopia	11 1/2			4
1914/I 25	Na prawej stronie klatki piersiowej . . .	13 1/2	1 1/2	1/2	
	To samo	0			
	W miejscu sąsiednim	0			100
1914/I 26	Na prawej stronie klatki piersiowej . . .	12	1 1/2	1/2	
	To samo	0			
	W odległości 1 cm.	0			100
1914/I 26	Na prawej stronie klatki piersiowej . . .	14	2	2 1/2	
	To samo	6	2	1/2	
	To samo	0			
	W okolicy prawego śródstopia	13			7
1914/II 4	Na lewej stronie klatki piersiowej . . .	12	2	0	
	To samo	0			
	Na lewym nadgarstku	11 1/2			4
1914/II 5	Na lewej stronie klatki piersiowej . . .	9 1/2	1	0	
	To samo	0			
	Na lewej łopacie	3 1/2			64

Zestawienie tych wyników z poprzednimi, otrzymanymi na tym samym psie, pokazuje wyraźnie, że bezpośrednio po całkowitym rozwinięciu się hamowania w miejscu pierwotnie gaszonym, występuje ono w tym samym stopniu jedynie w miejscach najbliższych, podczas gdy w miejscach odleglejszych jest ono ledwo zaznaczone. Ciekawe, że u trzech psów używanych do tych doświadczeń, stan dalej położonych punktów był w omawianych warunkach bardzo różny. U psa Nr. 1 punkt odległy nie tylko nie był zahamowany, lecz wprost przeciwnie, drażnienie jego dawało silnie wzmożony efekt dodatni, natomiast u psa Nr. 3 analogiczny punkt znajdował się w stanie silnego hamowania.

Oto przykłady:

Rok, miesiąc i dzień	Bodziec warunkowy — miejsce drażnienia	Wydzielanie śliny w kroplach w ciągu 1-ej, 2-ej i 3-ej minuty			% hamowania
P i e s Nr. 1					
1914/I 28	Na lewej stronie klatki piersiowej . . .	8 1/2	1 1/2	1/2	
	To samo	0			
	W odległości 3 cm.	3/4			92
1914/II 6	Na prawym podudziu	9	1 1/2	1	
	To samo	3 1/2	1	0	
	To samo	0			
	Na prawym ramieniu	14 1/2			Reakcja warunkowa zwiększona o 60%

Rok, miesiąc i dzień	Bodziec warunkowy — miejsce drażnienia	Wydzielanie śliny w kroplach w ciągu 1-ej, 2-ej i 3-ej minuty	% ha- mowa- nia
-------------------------	---	---	-----------------------

P i e s Nr. 3

1914/II 5	Na lewym nadgarstku	10 ¹ / ₂ 2	¹ / ₂
	To samo	0	
	Na lewym udzie	6	43
1914/II 11	Na lewym podudziu	10 ¹ / ₂ 2	
	To samo	0	
	Na lewym udzie	0	100

Następnie dr. K o g a n zebrał znaczną ilość liczb, które miały na celu przedstawić bardziej szczegółowo ruch procesu hamowania u wszystkich trzech psów. Z danych tych wynikło mniej więcej co następuje. U psa Nr. 1 okres promieniowania zajął około 20 sekund, a okres koncentracji trwał do 75 sekund. U psa Nr. 2 promieniowanie ukończyło się dopiero po 3 minutach, a cały ruch, wraz z koncentracją, obejmował okres 15-o minutowy. U psa Nr. 3 odpowiednie cyfry były: 4 — 5 minut i 20 minut. W ten sposób u wszystkich trzech psów, choć czas trwania całego ruchu hamowania był bardzo różny, stosunek pomiędzy okresami promieniowania i koncentracji pozostawał prawie stały — koncentracja trwała 4—5 razy dłużej. Jednak nie można uważać, iż odnoszące się tutaj dane są bez zarzutu, ponieważ wielkości wyjściowe odruchów warunkowych były często bardzo różne, a w niektórych wypadkach nie udało się ściśle ustalić przyczyn powodujących zmiany odpowiednich liczb.

Jeżeli chodzi o doświadczenia K r a s n o g o r s k i e g o i K o g a n a, to proszę zwrócić uwagę na rzecz następującą. W pewnych wypadkach, zwłaszcza w doświadczeniach K o g a n a, na psie Nr. 1 (por. doświadczenie 6/II 1914) przy próbach drażnienia miejsc odległych, po całkowitym ugaszeniu w miejscu pierwotnie gaszonym bardzo często okazywało się, że efekt dodatni nie tylko nie jest ugaszony, lecz przeciwnie, jest on zwiększony i to niekiedy bardzo znacznie. Z tym szczególnym zjawiskiem zaznajomimy się dodatnich, bądź rozhamowanie ujemnych.

Zbadaliśmy też ruch tak zwanego przez nas hamowania warunkowego (doświadczenia A n r e p a) i to również na analizatorze skórnym. Po wyrobieniu i wyrównaniu odruchów warunkowych na drażnienie mechaniczne różnych miejsc skóry, bodziec dodatni na jednym z tych miejsc, przez łączenie go z pobudzeniem innego analizatora (dzwonek elektryczny) i powtarzanie tego zespołu bez bodź-

ca bezwarunkowego, został przetworzony w bodziec ujemny, hamujący. Punktem hamującym uczyniono miejsce na granicy szyi i klatki piersiowej po stronie lewej (Nr. 0), miejsca zaś na ramieniu (Nr. 1), na nadgarstku (Nr. 2), na granicy klatki piersiowej i brzucha (Nr. 3), na miednicy (Nr. 4), w dolnej części uda (Nr. 5) i wreszcie, w okolicy śródstopia (Nr. 6) pozostawały nadal punktami dodatnimi. Doświadczenia wykonywano w sposób następujący. Najpierw w danym doświadczeniu drażniono określone miejsce dla ustalenia na nim wartości całkowitego dodatniego odruchu warunkowego. Potem stosowano zespół hamujący, a następnie, po upływie różnych odstępów czasu, powtarzano bodziec dodatni. To samo w oddzielnych doświadczeniach przerabiano ze wszystkimi pozostałymi bodźcami warunkowymi. Zarówno bodźce dodatnie, jak i ujemne, trwały po 30 sekund. Wyniki autor przedstawił w następującej tablicy.

	0"	15"	30"	45"	60"	120"	180"
Nr. 2	30		54		29	19	10
" 1	45		66		39	22	13
" 0	1		75		50	37	17
" 3	52	58	69	57	45	34	13
" 4	37		65		39	22	13
" 5	27		57		23	17	11
" 6	19	26	31	22	20	10	7

Pierwszy słupek pionowy oznacza numery drażnionych miejsc na skórze. Następne — wielkości hamowania występującego w tych miejscach w procentach efektu bodźca dodatniego. Górny rząd poziomy — są to odstępy czasu w sekundach od zakończenia bodźca hamującego.

Jak widzimy, również i przy hamowaniu warunkowym hamowanie, wywołane w jednym określonym punkcie, rozprzestrzenia się najpierw na cały analizator, w tym słabszym stopniu, im dany punkt znajduje się dalej od punktu wyjściowego, przy czym hamowanie maksymalne zostaje osiągnięte we wszystkich punktach dopiero po 30 sekundach, a następnie, we wszystkich punktach jednocześnie zaczyna słabnąć. Wyjątek stanowi tylko punkt Nr. 0, gdzie hamowanie od razu staje się maksymalne, a nie narasta stopniowo. Oczywiście i te doświadczenia były zakłócane przez przypadkowe bodźce uboczne, wywołujące bądź hamowanie bodźców dodatnich, bądź rozhamowanie ujemnych.

W trzech opisanych szeregach doświadczeń nad ruchem hamowania: różniczkowego, gaszącego i tzw. warunkowego daje się zgodnie ustalić po pierwsze, fakt rozprzestrzeniania się hamowania

z punktu, gdzie zostało ono w odpowiedni sposób wywołane, na cały analizator i po drugie, stopniowe jego ustępowanie. Lecz w szczegółach tego faktu występują znaczne i niekiedy nawet istotne różnice. Przy hamowaniu różniczkowym w doświadczeniach Krasnogorskiego promieniowanie hamowania zachodzi natychmiast, jest nieuchwytnie dla eksperymentatora i jedynie koncentracja trwa określony czas. W doświadczeniach Kogana natomiast rozprzestrzenianie się hamowania po analizatorze odbywa się stopniowo, choć o wiele szybciej, niż koncentracja. Można byłoby uważać, że różnica ta zależy od siły wytwarzanego hamowania. Krasnogorski zazwyczaj powtarzał bodziec hamujący po kilka razy, mimo iż całkowite jego działanie ujawniało się od razu, Kogan przy gaszeniu odruchu ograniczał się do pierwszego zera. Lecz różnica występująca przy hamowaniu warunkowym jest o wiele bardziej skomplikowana i istotna. Hamowanie warunkowe w doświadczeniach Anrepa, podobnie jak hamowanie różniczkowe u Krasnogorskiego pojawia się jednocześnie, choć w różnym stopniu, w całym analizatorze, lecz następnie, w odróżnieniu od wyników Krasnogorskiego, przez pewien czas narasta ono w dalszym ciągu, we wszystkich punktach jednocześnie aż do pewnego określonego maksimum. Po osiągnięciu maksimum, tak samo jednocześnie we wszystkich punktach, zaczyna się stopniowe osłabianie hamowania. W ten sposób przy hamowaniu warunkowym, w odróżnieniu od różniczkowego i gaszącego, nie widać samego przechodzenia hamowania od punktu do punktu ani w jednym, ani w drugim kierunku — ani naprzód, ani z powrotem do punktu wyjściowego.

Ponieważ nowa dziedzina, w której pracujemy, wciąż się rozszerzała i pogłębiała, a specjalnie zagadnienie ruchu procesów nerwowych w korze mózgowej, jak to dalej zobaczymy, komplikowało się coraz bardziej, przeto zmuszony jestem często przedstawiać nasz materiał w formie historycznej (tak jak się on rozwijał w ciągu naszej 25-letniej pracy), nie mogąc od razu we wszystkich kwestiach dotyczących naszych badań dojść do ostatecznych i syntetycznych wniosków.

W dopiero co podanej pracy Anrepa uwydatnił się fakt, który częściowo zaznaczył się już poprzednio u innych autorów, że zarówno dodatnie, jak i ujemne odruchy warunkowe wytworzone na różnych miejscach jednej połowy ciała, oraz zmiany tych odruchów przy ruchu hamowania zadziwiająco ściśle same przez się, bez żadnego wyrabiania, zostają odtworzone na symetrycznych miejscach drugiej połowy ciała. Ten interesujący fakt wraz z pewną jego analizą zostanie opisany później.

Doświadczenia, analogiczne do doświadczeń nad ruchem hamowania po analizatorze skórnym, próbowaliśmy wykonać na analizatorze usznym (dźwiękowym), przypuszczając, że w korze mózgowej istnieje odbicie odpowiadające jego końcowi obwodowemu. W tym celu w charakterze bodźców warunkowych braliśmy różne dźwięki (różne tony, uderzenia metronomu i szmer) i gasząc jeden z nich badaliśmy, jak to się odbije na innych (doświadczenia d-rów *Manujłowa i Iwanowa-Smoleńskiego*).

Przytaczam odnoszące się tu doświadczenia d-ra *Iwanowa-Smoleńskiego*. Wytworzono u psa oddzielne pokarmowe odruchy warunkowe na 4 tony, otrzymywane przy pomocy przyrządu *Max Köhla*, mianowicie, na dwie pary sąsiednich tonów oddzielone od siebie trzema oktavami: *si* wielkiej oktawy (H 123 drgania), *do* oktawy małej (C 132 drgania) oraz *do* i *re* (C 1036, D 1161 drgań) trzeciej oktawy, prócz tego zaś na szmer oraz na uderzenia metronomu (100 w ciągu minuty). Doświadczenie prowadzono w ten sposób, że gaszono jeden z tych odruchów warunkowych do zera i następnie albo natychmiast po nim, albo po upływie: 1, 3, 5, 7, 10, 12 lub 15 minut próbowano w różnych doświadczeniach wszystkie pozostałe odruchy. Wszystkie okazały się zahamowane, lecz każdy w innym stopniu. Wyniki częściowo zostały przedstawione na następującej tabeli.

		Został zbadany po											g hamowania
		0'	3'	5'	7'	10'	12'	12'	15'				
Ugaszono od-	Odruch warun.	na ton 132 C	71	95	100	100	—	100	—	65			}
ruch warun-	"	" " " 1161 D	57	60	86	94	—	53	—	45			
kowy na ton	"	" " " szmer . .	10	—	50	73	47	—	8	—			
123 H.													
Ugaszono od-	"	" " " ton 1036 C	75	100	95	100	—	91	—	80			
ruch warun-	"	" " " " 123 H	67	80	100	90	—	80	—	46			
kowy na ton	"	" " " uderzenia											
1161 D		metronomu	5	—	45	63	42	—	0	—			
Ugaszono od-	"	" " " " "											
ruch warun-	"	" " " " "											
kowy na ton	"	" " " " "											
123 H.													
Ugaszono od-	"	" " " ton 123 H	73	—	100	100	76	—	65	—			
ruch warun-	"	" " " " "											
kowy na ude-	"	" " " " "											
rzenia metro-	"	" " " " "											
nomu													

Tabela ta pokazuje, że ugaszenie niskiego tonu wywiera silniejszy wpływ hamujący na drugi niski ton, niż na tony wysokie: hamowanie prędzej osiąga tu swe maksimum, dłużej się utrzymuje

i wolniej ustępuje. Podobnie, ugaszenie jednego z wysokich tonów silniej wpływa na drugi wysoki ton, niż na tony niskie. Po ugaszeniu zaś jakiegokolwiek z tonów, wtórne hamowanie odruchów na szmer i uderzenia metronomu zaznacza się pod każdym względem o wiele słabiej, niż hamowanie odruchów na tony. Po ugaszeniu odruchów na szmer i uderzenia metronomu przeciwnie, wtórne hamowanie wszystkich odruchów na tony zaznacza się pod każdym względem bardzo wybitnie.

Oczywiście, mamy prawo mówić o ruchu hamowania po korowym zakończeniu analizatora dźwiękowego, jako odbiciu narządu Corty'ego, tylko wówczas, gdy rozpatrujemy doświadczenia, w których zarówno pierwotnemu jak i wtórnemu hamowaniu ulegają tony. W wypadku, gdy chodzi o działanie ugaszonych tonów na szmer i na uderzenia metronomu oraz odwrotnie, to wynik zależy najprawdopodobniej od względnej siły tych bodźców.

Należy przyjąć, że fakt przesuwania się procesu hamowania z jednego punktu danego analizatora do drugiego, który z całą oczywistością występuje w analizatorze skórnym i który zaznacza się również dość wyraźnie w analizatorze dźwiękowym, odbywa się także i w innych analizatorach. Lecz tutaj skonstatowanie tego ruchu jest albo trudne albo nawet niemożliwe, ze względu na zrozumiałe warunki techniczne. Dokładniejsze zbadanie tej sprawy mogłoby rzucić światło na zagadnienie, z jakich elementów składają się te analizatory.

WYKŁAD DZIESIĄTY

- Promieniowanie i koncentracja procesów nerwowych w korze mózgowej;
b) promieniowanie i koncentracja procesu hamowania w całej korze mózgowej;
c) promieniowanie i koncentracja procesu pobudzenia.

Na zeszłym wykładzie przystąpiliśmy do omawiania ruchu procesów nerwowych w korze mózgowej. Rozpoczęliśmy od hamowania wewnętrznego. Przekonaliśmy się na podstawie doświadczeń, że hamowanie to, będąc wywołane przez odpowiednią podniecie w określonym punkcie kory, najpierw szybko promieniuje na cały analizator, a następnie powoli koncentruje się w kierunku punktu wyjściowego. Ten obustronny ruch można prześledzić krok za krokiem. Na obecnym wykładzie będziemy obserwowali, jak się ten ruch odbywa w całej korze mózgowej tj. omówimy przechodzenie hamowania od jednego analizatora do drugiego. Odnośne doświadczenia wykonano dla wszystkich znanych nam wypadków hamowania wewnętrznego.

Przy opisie hamowania różniczkowego wspomniałem już, że hamowanie wywołane w jednym analizatorze daje o sobie znać również i w innych analizatorach. Doświadczenia dotyczące tego hamowania (d-ra Bieliakowa) dowiodły, że o ile słabe hamowanie ogranicza się tylko do jednego analizatora, o tyle hamowanie o silnym napięciu rozpościera się również na inne analizatory, choć występuje w nich w stopniu o wiele słabszym, niż w analizatorze wyjściowym.

Oto kilka danych z tej grupy doświadczeń.

Wyrobiono u psa, między innymi, oddzielne pokarmowe odruchy warunkowe: na dźwięk gwizdka Galtona o 4000 drgań na 1" oraz na ruch przedmiotu, obracającego się bezdźwięcznie przed oczyma psa. Reakcja odruchu na gwizdek wynosi zazwyczaj 11 — 12 kropel śliny w ciągu 30", na bodziec wzrokowy — 7 — 8 kropel. Ton o połowę niższy stanowi bodziec różniczkowy.

Doświadczenie z dn. 8/VI 1910

Czas	B o d z i e c w c i ą g u 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"
2 g. 5'	Ton o 4000 drgań	12
35'	Ton o połowę niższy	0

Czas	Bodziec w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kropkach przez 30''
2 g. 38'	To samo	0
39'	Ton o 4000 drgań	5
50'	To samo	11
3 " 5'	Ton o połowę niższy	0
8'	To samo	0
9'	Obracający się przedmiot	7
20'	To samo	7

Doświadczenie z dn. 11/VI 1910

1 g. 35'	Ton o 4000 drgań	12
45'	To samo	11
2 " 0'	Ton o połowę niższy	0
2'	To samo	0
4'	To samo	0
6'	To samo	0
7'	Obracający się przedmiot	3
25'	To samo	7

Doświadczenie z dn. 14/VI 1910

1 g. 45'	Ton o 4000 drgań	11
2 " 0'	Ton o połowę niższy	0
2'	To samo	0
4'	To samo	0
6'	To samo	0
7'	Ton o 4000 drgań	1
30'	To samo	11

Wynik tych doświadczeń jest jasny. W minutę po dwukrotnym zastosowaniu tonu różniczkowego, ton dodatni traci więcej niż połowę swego działania, natomiast bodziec wzrokowy nie zostaje wcale naruszony. Po większym nagromadzeniu się hamowania wskutek czterokrotnego zastosowania tonu różniczkowego (w dodatku przy krótszych pauzach), również po minucie okazuje się, że bodziec wzrokowy jest zahamowany o przeszło połowę, odruch dźwiękowy zaś — prawie całkowicie.

Jak wynika z doświadczeń d-ra E. L. Gorna, to samo otrzymuje się przy hamowaniu gaszącym. Tutaj, dzięki pewnej zmianie w warunkach doświadczenia, jeszcze bardziej przekonująco występuje fakt ruchu procesu hamowania, szczególnie jeżeli chodzi o wcześniejsze ustępowanie go z drugiego analizatora. Oto niektóre z tych doświadczeń.

Wytworzono u psa, między innymi, oddzielne pokarmowe odru-

chy warunkowe na ton *cis* gwizdawki i na zapalenie się przed oczyma psa trzech 16-o świecowych lampek.

Doświadczenie z dn. 15/XII 1911

Czas	Bodziec w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	U w a g i
1 g. 55'	Światło	9	} Nie wzmochniono
58'	To samo	4 $\frac{1}{2}$	
2 „ 1'	To samo	ślady	
4'	To samo	0	
7'	To samo	0	
31'	To samo	ślady	

Doświadczenie z dn. 26/I 1912

2 g. 17'	Ton	10	Wzmocniono
32'	Światło	8	} Nie wzmochniono
35'	To samo	3 $\frac{1}{2}$	
43'	To samo	4	
46'	To samo	1	
49'	To samo	0	
52'	To samo	0	
52 $\frac{1}{8}$ '	Ton	4	Wzmocniono

Doświadczenie z dn. 27/X 1911

1 g. 25'	Ton	12	Wzmocniono
37'	Światło	11	} Nie wzmochniono
40'	To samo	10	
43'	To samo	$\frac{1}{2}$	
46'	To samo	0	
49'	To samo	0	
52'	Ton	12	

Gaszono odruch na światło i badano wtórne działanie wygasania na odruch na ton. Odruch na światło, ugaszony do tego stopnia, że dwukrotnie daje reakcję zerową, po pozostawieniu go własnemu losowi, zaczyna się pojawiać na nowo dopiero po 23 minutach. Odruch na ton zastosowany bezpośrednio po tak samo głębokim ugaszeniu odruchu na światło utracił tylko połowę swego efektu, a zbadywany w innym doświadczeniu, po 2 $\frac{1}{2}$ minutach, okazał się zupełnie wolny od hamowania. Tak więc, proces hamowania przeniósł się z analizatora świetlnego na dźwiękowy tylko w słabym stopniu i szybciej stamtąd ustąpił. To szybsze ustąpienie nie było spowodowane słabością samego procesu hamowania, gdyż przy odstępie między bodźcami, wynoszącym 2 $\frac{1}{2}$ minuty, każde następne powtórzenie bodźca świetlnego wywoływało jeszcze silniejsze zmniej-

szenie się odruchu, niezależnie od stopnia wygaśnięcia, podczas gdy bodziec dźwiękowy zastosowany po tym samym odstępie czasu okazał się w pełni swego działania. Prócz tego, w drugim z przytoczonych wyżej doświadczeń, przy wygasaniu odruchu na światło, w okresie gdy odruch ten dawał już nieznaczny efekt, nawet potrójnie zwiększony odstęp nie przyczynił się do jakiegokolwiek wybitniejszego wzrostu odruchu, a tylko powstrzymał jego dalszy spadek. Wreszcie trzeba dodać, że różnica w szybkości powrotu do normy między pierwotnie i wtórnie gaszonym odruchem nie może tu zależeć od specjalnych właściwości komórek świetlnych i dźwiękowych, gdyż w innych doświadczeniach pierwotnie gaszony był odruch na ton, a wtórnie wygasanie obserwowano na odruchu na światło i mimo to stosunki pozostały te same. Nie podaję tych doświadczeń ze względu na całkowitą ich identyczność z dopiero co przytoczonymi. W ten sposób mamy prawo uważać, że w wtórnie gaszonym analizatorze mamy do czynienia z peryferią promieniującego procesu i że od niej rozpoczyna się powrotny ruch procesu, jego koncentracja, zupełnie tak samo, jak to obserwowaliśmy w obrębie analizatora skór nego.

Doświadczenia nad ruchem hamowania gaszącego po całej korze mózgowej ulegały w ogóle licznym modyfikacjom. Mając w pierwotnie gaszonym analizatorze dwa bodźce (na przykład, zapalenie się lampek i obracanie się przedmiotu, znajdującego się przed oczyma zwierzęcia) i gasząc jeden z nich, badano przy pomocy obu bodźców hamowanie w tym analizatorze. Kolejność uwalniania się od promieniującego hamowania była następująca: przede wszystkim wyzwał się odruch należący do innego analizatora; wkrótce po nim — wtórnie ugaszony odruch z pierwotnie gaszonego analizatora i w końcu, o wiele później — odruch pierwotnie gaszony. Ta różnica pomiędzy odruchami należącymi do jednego i tego samego analizatora wskazuje oczywiście na to, że różne odruchy zajmują w nim odrębne tereny. Z faktem tym zaznajomiliśmy się już na poprzednim wykładzie.

Do tych samych wyników doprowadziły doświadczenia nad ruchem hamowania warunkowego. Z jednego określonego czynnika zewnętrznego uczyniono hamulec warunkowy w stosunku do kilku bodźców warunkowych, należących do różnych analizatorów, tj. zespoły, składające się z tego czynnika i każdego z owych bodźców, powtarzano bez wzmocnienia przez bodziec bezwarunkowy i w ten sposób przetwarzano je w zespoły hamujące. Następnie wykonywano doświadczenia w sposób następujący. Stosowano jeden z bodźców warunkowych i oznaczano jego efekt wydzielniczy. Potem kilkakrotnie powtarzano zespół hamujący, w którego skład

wchodził albo ten sam bodziec, albo bodziec warunkowy należący do innego analizatora. Doświadczenie kończyło się powtórnią próbą pierwszego bodźca, zastosowaną w różnych odstępach czasu po ostatnim powtórzeniu zespołu hamującego. Jeżeli hamulec warunkowy towarzyszył bodźcowi, stosowanemu na początku, wówczas bodziec ten okazywał się następczo silnie zahamowany i powrót jego do pierwotnej wielkości następował powoli. Jeżeli zaś w skład zespołu hamującego wchodził bodziec należący do innego analizatora, to zastosowany na początku bodziec był zahamowany tylko w słabym stopniu i szybko wracał do pierwotnej wielkości. Oznacza to, że hamowanie następcze w analizatorze bodźca hamowanego warunkowo było bardzo silne i długo się w nim utrzymywało, natomiast do drugiego analizatora przenikało tylko nieznacznie i szybko stamtąd ustępowało.

Oto doświadczenia zaczerpnięte z prac dr. W. A. Diegtiariewej.

Pies posiada oddzielne pokarmowe odruchy warunkowe na uderzenia metronomu (M) i na zapalanie się lampek elektrycznych (L). Hamulcem warunkowym w stosunku do każdego z tych bodźców jest bezdźwięczne obracanie się przedmiotu stojącego przed oczyma psa (O). Zarówno bodziec warunkowy, jak i zespół hamujący trwa za każdym razem minutę; wydzielanie śliny mierzy się w kroplach również przez minutę.

Doświadczenie z dn. 13/V 1913

Czas	B o d z i e c	Wydzielanie śliny
4 g. 20'	M	11
26'	O + M	3
29'	To samo	0
32'	To samo	0
35'	To samo	0
38'	To samo	0
46'	M	12

Doświadczenie z dn. 16/V 1913

4 g. 16'	M	12
22'	O + L	4
25'	To samo	0
28'	To samo	0
31'	To samo	0
34'	To samo	0
35' 15''	M	11

Po 5-krotnym powtórzeniu zespołu hamującego, w którym brał udział metronom, odruch na powyższy bodziec uległ całkowitej od-

nowie dopiero po 7 minutach, po zastosowaniu zaś zespołu bez metronomu, ten ostatni dał całkowity efekt już po 15".

W końcu zbadaliśmy ruch hamowania opóźniającego, poprzedzającego fazę czynną w odruchach, których wzmocnienie jest znacznie odsunięte w czasie. Ze względu na specjalny przebieg tego hamowania, będącego w tym wypadku zjawiskiem fazowym, należało oczekiwać, że w doświadczeniach nad jego ruchem wystąpią pewne specyficzne właściwości, co się też w istocie okazało. Wyniki, które otrzymaliśmy u różnych psów, bardzo się od siebie różniły, mimo to na niektórych zwierzętach udało się z łatwością wykazać rozprzestrzanie się hamowania na inne analizatory. Postępowano w sposób następujący. Bodziec odruchu opóźnionego przerywano w czasie trwania fazy nieczynnej i natychmiast lub po pewnym czasie stosowano bodziec warunkowy należący do innego analizatora (efekt tego bodźca był uprzednio sprawdzany). Oto protokoły takich doświadczeń (d-ra Gorna).

Wytworzono u psa, między innymi, następujące kwasowe odruchy warunkowe: na zapalanie lampek elektrycznych, na mechaniczne drażnienie skóry (odsunięte na 30") oraz na uderzenia metronomu (odsunięte na 3').

Doświadczenie z dn. 26/I 1912

Czas	B o d z i e c	Wydzielanie śliny w kroplach
3 g. 24'	Mechaniczne drażnienie skóry	Przez 30" — 9
41'	Uderzenia metronomu . . .	" pierwsze 30" — 0, przez drugie
42'	Mechaniczne drażnienie skóry	" 30" — 4 30"—1

Doświadczenie z dn. 28/I 1912

3 g. 20'	Zapalanie się lampek . . .	Przez 30" — 7
36'	Uderzenia metronomu . . .	" pierwsze 30" — 0, przez drugie
		30"—1
37'	Zapalanie się lampek . . .	" 30" — 2

Wynik jest zupełnie wyraźny. Proces hamowania, wywołany przez metronom na początku jego działania, przeniknął z analizatora słuchowego do wzrokowego i skórniego i dał o sobie znać przez 2 — 3-krotne zmniejszenie odruchów.

Taki rezultat otrzymano na jednym psie. U drugiego wynik był raczej przeciwny: bodźce warunkowe, zastosowane bezpośrednio po nieczynnej fazie odruchu opóźnionego, dały efekt nieznacznie zwiększony w porównaniu z normą. Wyjaśnienie tej różnicy okazało się dość proste. Gdy po zastosowaniu bodźca odruchu opóźnionego w jego pierwszej, nieczynnej fazie, zamiast wypróbowania

natychmiast innego odruchu wstawiono dwuminutową przerwę, wówczas w ciągu tych dwóch minut u drugiego psa, w przeciwieństwie do pierwszego, pojawiła się faza czynna. Fakt ten wskazuje na to, że u pierwszego psa proces hamowania był jak gdyby ściśle wyodrębniony, co pozwalało na wystąpienie hamowania następczego innego odruchu, podczas gdy u drugiego faza nieczynna nie była całkowicie izolowana, proces pobudzenia wystąpił wcześniej i bardziej energicznie, wobec czego inny odruch nie uległ zmniejszeniu, lecz zwiększeniu. Fakt ten pozostawał w związku z tym, że u pierwszego psa proces hamowania wogóle wyraźnie przeważał w porównaniu z procesem pobudzenia.

Na poprzednim i na obecnym wykładzie przytoczyłem bardzo wiele doświadczeń ilustrujących ruch procesu hamowania po całej korze mózgowej. Mogło się to nawet wydawać Państwu zbyt liczne. Lecz uczyniłem to umyślnie, aby uwidocznic, jak często obserwowaliśmy to zjawisko w stosunkowo czystej i niepowikłanej postaci. Był to jednak tylko, jeżeli można się tak wyrazić, podstawowy szkielet zjawiska, ujawniający się nam albo dzięki specjalnym sposobom eksperymentowania, albo dzięki specjalnym cechom zwierząt doświadczalnych. Szkielet ten najczęściej bywa przesłonięty przez elementy dodatkowe, które komplikują w wysokim stopniu rzeczywisty stan rzeczy.

Pierwsza rzecz, z którą już dawno zetknęliśmy się w tych doświadczeniach, polegała na następującym.

W opisanych na poprzednim wykładzie doświadczeniach (d-ra K r a s n o g o r s k i e g o), dotyczących promieniowania i koncentracji procesu hamowania w analizatorze skórnym, napotkano taki nieoczekiwany wówczas przez nas fakt. Na początku doświadczenia, przy sprawdzaniu wartości bodźców warunkowych, mechaniczne podrażnienie skóry w miejscu oddalonym od punktu hamującego o 22 cm. daje 8 kropel śliny przez 30", a pobudzenie analizatora wzrokowego 5 kropel. Następuje trzykrotne podrażnienie punktu hamującego. W minutę po ostatniej podniecie stosujemy bodziec wzrokowy — nie daje on żadnego wydzielania, tj. mamy całkowite hamowanie następcze. Po 10 minutach ponownie drażnimy punkt hamujący — czynimy to obecnie czterokrotnie. W minutę później, podrażnienie miejsca oddalonego o 22 cm. wywołuje pełny efekt — 8 kropel.

Podobny fakt zaobserwowano i w innych naszych doświadczeniach (dr C z e b o t a r i e w e j). Pies miał kilka odruchów warunkowych na bodźce z różnych analizatorów. Bodziec warunkowy — metronom, zastosowany wraz z hamulcem warunkowym (z analizatora wzrokowego), nie dawał ani kropli śliny. Gdy w ja-

kaś jedną, dwie minuty później zastosowano sam metronom (wzmacniając go przy tym przez bodziec bezwarunkowy), dawał on już pełny efekt wydzielniczy, tj. powracał do zwykłego stanu, natomiast zbadane wkrótce po nim odruchy warunkowe na mechaniczne drażnienie skóry i na zapach kamfory były jeszcze silnie zahamowane.

W ten sposób odnosiło się wrażenie, że hamowanie wywołane w danym analizatorze znikało z niego dość szybko, natomiast w innych analizatorach utrzymywało się ono znacznie dłużej.

Z drugiej strony jednak zwrócono uwagę, że fakty wyżej opisane występowały wówczas, gdy odruch warunkowy innego analizatora był bardzo świeży (tj. dopiero co wytworzony), bądź też dawno nie używany, bądź wreszcie wytworzony z czynników o małej sile. Z tego względu nasuwa się wniosek, że gdy dany punkt, poprzednio zahamowany, okazuje się wolny od hamowania, nie oznacza to jeszcze bynajmniej, że nie ma hamowania w jego otoczeniu. W punkcie tym proces pobudzenia, ze względu na określone warunki, mógł stać się jak gdyby odpornym w stosunku do otaczającego go, częściowo już osłabionego procesu hamowania i wziąć nad nim przewagę. Rzeczywiście, często widzimy, że odruchy, posiadające jeszcze niedostatecznie skoncentrowany lub wogóle słaby proces pobudzenia, niezwykle łatwo ulegają działaniu hamowania zarówno zewnętrznego, jak i wewnętrznego, podczas gdy odruchy silne pozostają po za sferą jego wpływów. O tej wytrzymałości i nawet nienaruszalności silnych i dobrze wyrobionych punktów pobudzenia, czy też hamowania będzie mowa dalej.

W swoim czasie, gdy po raz pierwszy zaobserwowano wypadki, które jakby przeczyły prawu promieniowania i koncentracji hamowania, wykonano umyślnie następujące doświadczenia (dr A. M. Pawłowej).

Wyrobiono u psa odruchy warunkowe na bodźce różnych analizatorów, przy czym zwracano szczególną uwagę na to, żeby wszystkie je powtarzać jednakową ilość razy. Gdy wszystkie odruchy osiągnęły maksimum efektu, do jednego z nich dołączono nowy czynnik zewnętrzny i zespół ten, przy pomocy zwykłego sposobu, przekształcono w hamulec. Zespół hamujący, a po nim należący doń bodziec warunkowy powtarzano tak długo, aż hamowanie następcze tego zespołu, wywierane na bodziec dodatni ograniczyło się do dwóch minut, tj. po dwóch minutach nie można było na tym bodźcu zauważyć jego wpływu. Oczywiście przez cały czas zważano na to, aby wszystkie odruchy powtarzać jednakową ilość razy. Następnie pozostałe odruchy stosowano po raz pierwszy łącznie z hamulcem warunkowym. Okazało się, że i te odruchy, z wyjąt-

kiem jednego, również uwalniają się od hamowania przy końcu drugiej minuty po zastosowaniu połączenia hamującego. Wyjątek stanowił odruch warunkowy na słaby bodziec świetlny, którego efekt pozostawał w tyle w porównaniu z innymi odruchami. Wynika stąd, że istnieje taki stopień hamowania, który nie wywiera wpływu na bodźce silne, a wpływa wyraźnie na słabe.

Jest to jednak tylko jeden element komplikujący fakt promieniowania i koncentracji procesu hamowania. Potem, stopniowo zaznajomiliśmy się z innym, mającym o wiele większe znaczenie i jeszcze bardziej zakłócającym prawidłowy przebieg promieniowania i koncentracji. Posiadany przez nas materiał, dotyczący tego elementu, przedstawię na następnym wykładzie.

Obecnie przechodzę do naszych doświadczeń nad ruchem procesu pobudzenia. Zagadnienie to jest przez nas opracowane o wiele mniej dokładnie.

Pierwsze nasze doświadczenie (dr M. K. Pietrowej) nad promieniowaniem procesu pobudzenia wykonano całkowicie według schematu tych doświadczeń, którymi rozpoczęliśmy badania promieniowania i koncentracji procesu hamowania. Wzdłuż tylnej kończyny psa, poczynając od stopy, aż do miednicy, rozmieszczono pięć przyrządów do mechanicznego drażnienia skóry, mniej więcej w jednakowych odstępach od siebie. Z działania najniższego przyrządu (Nr. 1) u jednego psa wyrobiono odruch warunkowy kwasowy, u drugiego — pokarmowy. Górne przyrządki (Nr. 2, 3, 4 i 5) na mocy generalizacji wywoływały oczywiście również odpowiednie odruchy, lecz zostały przy pomocy zwykłego sposobu odróżnicowane i doprowadzone, wszystkie jednakowo, do efektu zerowego. Wówczas przystąpiono do głównego zadania doświadczeń. Najpierw badano działanie najniższego przyrządu, tj. stosowano bodziec dodatni w ciągu 30", przy czym notowano wydzielanie co 15", a następnie, jak zazwyczaj, przyłączano bodziec bezwarunkowy. Po pewnym czasie znowu puszczano w ruch dolny przyrządek, lecz tylko na 15" i zaraz potem zaczynały działać (również tylko przez 15") górne przyrządki, w różnych doświadczeniach — to jeden z nich, to drugi, raz bliższy, raz bardziej oddalony. Otrzymano co następuje. Przy zamianie Nr. 1 na Nr. 2 (najbliższy), wydzielanie w czasie działania tego ostatniego było zazwyczaj nie wiele mniejsze, a niekiedy nawet równe wydzielaniu obserwowanemu w ciągu 15" działania przyrządu Nr. 1. Przy zamianie w ten sam sposób Nr. 1 na Nr. 5 (najbardziej oddalony), wydzielanie przy nim silnie spadało. Przyrządki Nr. 3 i 4, zastosowane w identycznych okolicznościach, dały liczby pośrednie, przy czym Nr. 3 zbliżał się do Nr. 2, a Nr. 4 do Nr. 5. W innym szeregu

doświadczeń notowano wydzielanie śliny nie tylko w czasie działania bodźców hamujących, lecz aż do końca okresu wydzielniczego. Wówczas różnica w działaniu bliższych i dalszych przyrządków występowała prawie bez wyjątku i uwypukliła się jeszcze bardziej. Wydzielanie śliny po działaniu bliższego przyrządku trwało dłużej i było o wiele obfitsze, niż po działaniu dalszego.

Przytaczam dane z szeregu dni doświadczalnych.

Mamy u tego psa kwasowy odruch warunkowy.

Doświadczenie z dn. 14/XI 1913

Czas	B o d ź i e c	Wydzielanie warunkowe w kroplach co 15"						U w a g i
		Przez	1	2	3	4	5	
2 g. 0'	Nr. 1	8	7	—	—	—	—	} Wzmocniono
10'	To samo	7	11	—	—	—	—	
23'	Nr. 1 i po nim Nr. 2	7	5	5	3	1	1	Nie wzmocniono
40'	Nr. 1	4	9	—	—	—	—	Wzmocniono

Doświadczenie z dn. 16/XI 1913

1 g. 45'	Nr. 1	5	9	—	—	—	—	} Wzmocniono
2 " 0'	To samo	3	7	—	—	—	—	
10'	Nr. 1 i po nim Nr. 5	6	2	1	0	0	0	Nie wzmocniono
26'	Nr. 1	2	8	—	—	—	—	Wzmocniono

Doświadczenie z dn. 19/XI 1913

1 g. 45'	Nr. 1	4	8	—	—	—	—	} Wzmocniono
2 " 45'	To samo	6	7	—	—	—	—	
3 " 10'	Nr. 1 i po nim Nr. 2	7	5	3	2	1	0	Nie wzmocniono
25'	Nr. 1	2	8	—	—	—	—	Wzmocniono
37'	Nr. 5	0	0	0	0	0	0	Nie wzmocniono

Doświadczenie z dn. 21/XI 1913

1 g. 32'	Nr. 1	6	12	—	—	—	—	} Wzmocniono
2 " 32'	To samo	9	15	—	—	—	—	
3 " 10'	To samo	10	13	—	—	—	—	} Nie wzmocniono
22'	Nr. 1 i po nim Nr. 5	8	4	2	0	0	0	
35'	Nr. 1	7	11	—	—	—	—	Wzmocniono

Doświadczenie z dn. 23/XI 1913

12 g. 40'	Nr. 1	7	11	—	—	—	—	} Wzmocniono
1 " 0'	To samo	9	13	—	—	—	—	
10'	To samo	10	12	—	—	—	—	
22'	Nr. 1 i po nim Nr. 2	12	8	4	3	1	0	Nie wzmocniono
36'	Nr. 1	3	9	—	—	—	—	Wzmocniono

Doświadczenie z dn. 28/XI 1913

Czas	B o d z i e c	Wydzielanie warunkowe w kroplach co 15''						U w a g i
		Przez 1	2	3	4	5	6	
1 g. 30'	Nr. 1	7	8	—	—	—	—	} Wzmocniono
43'	To samo	6	10	—	—	—	—	
59'	Nr. 1 i po nim Nr. 5	8	5	1	0	0	0	
2 " 5'	Nr. 2	0	0	0	0	0	0	} Nie wzmocniono
18'	Nr. 1	2	10	—	—	—	—	

Wynik doświadczeń jest bardzo wyraźny. Przy zamianie przyrządka Nr. 1 na przyrządek Nr. 2 wydzielanie śliny w czasie działania (15'') pierwszego z nich, w szeregu przytoczonych doświadczeń wynosi odpowiednio: 7, 7 i 12 kropeł, a wydzielanie w czasie działania drugiego (15'') wraz z wydzielaniem następczym: 15, 11 i 16; przy zamianie zaś przyrządka Nr. 1 na przyrządek Nr. 5 wydzielanie w czasie działania pierwszego wynosi: 6, 8 i 8 kropeł, a przy działaniu drugiego łącznie z wydzielaniem następczym: 3, 6 i 6 kropeł. Tam — znacznie więcej, tutaj — wyraźnie mniej. Po działaniu przyrządka Nr. 2 wydzielanie następcze trwa 45 — 60 sekund, po przyrządzie Nr. 5 — tylko 15 sekund. Natomiast w zwykłych warunkach działanie hamujące przyrządka Nr. 2 musi być, na odwrót, większe, niż przyrządka Nr. 5, gdyż jak wiemy, im subtelniejsze jest różniczkowanie, tym, przy pełnym jego rozwoju, winno ono wytworzyć bardziej intensywny proces hamowania. Że rzeczywiście działanie hamujące przyrządka Nr. 2 było większe, niż działanie przyrządka Nr. 5, stwierdzono w danej pracy przy pomocy specjalnych doświadczeń nad hamowaniem następczym, wywoływanym przez jeden i drugi przyrządek, przy czym badano ich wpływ zarówno na działanie przyrządka Nr. 1, jak i na odruchy warunkowe innych analizatorów. Przytaczam przykład hamowania następczego na przyrządek Nr. 1 w 5 minut po działaniu przyrządów hamujących. Doświadczenie wykonane na tym samym psie.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
3 g. 45'	Nr. 1	12
55'	To samo	18
4 " 10'	Nr. 2	0
15'	Nr. 1	4
20'	To samo	15
35'	Nr. 5	0
40'	Nr. 1	12
45'	To samo	15
50'	To samo	12

Hamowanie wywołane przez Nr. 2 jest jeszcze po 5 minutach bardzo silne, natomiast hamowanie wywołane przez Nr. 5 po tym samym czasie nie daje się wcale lub prawie wcale zauważyć.

Tak więc, wynik szeregu przytoczonych doświadczeń może być wytłumaczony tylko w ten sposób, że proces pobudzenia, wywołany działaniem przyrządźnika Nr. 1, daje o sobie znać więcej na miejscu bliskim, odpowiadającym położeniu przyrządźnika Nr. 2, niż na miejscu bardziej odległym, odpowiadającemu przyrządźnikowi Nr. 5; innymi słowami, proces pobudzenia rozprzestrzenia się od miejsca swego powstania na punkty sąsiednie.

Doświadczenia te jeszcze raz zostały powtórzone ostatnio (przez d-ra Podkopaiewa). Po jednej stronie ciała od przedniej kończyny, po przez cały tułów, aż do końca tylnej, rozmieszczono przyrządźniki do mechanicznego drażnienia skóry. Z działania przyrządźnika na przedniej łapie wytworzono w zwykły sposób dodatni pokarmowy bodziec warunkowy, z działania wszystkich innych przyrządźników — bodźce hamujące. Wydzielanie śliny oznaczano co 5 sekund. Raz bodziec dodatni działa aż do momentu wzmocnienia przez całe 30 sekund, innym razem tylko przez pierwsze 15 sekund, potem następuje 15-o sekundowa pauza, po której dopiero zostaje podane wzmocnienie. W ten sposób mogliśmy obserwować przebieg wydzielania śliny przy drażnieniu ciągłym i przy przerywanym na 15 sekund. Przy ciągłym — wielkość wydzielania przez pierwsze 15 sekund miała się do wielkości wydzielania przez drugie 15 sekund, jak 1:2,4; przy przerywanym — jak 1:1,25. W dalszych doświadczeniach bodziec dodatni po 15 sekundach działania ulegał zamianie na bodziec hamujący, który trwał również 15 sekund, przy czym stosowano przyrządźnik najbliższy lub najbardziej oddalony. Obecnie stosunek wielkości wydzielania przez pierwsze 15 sekund do wielkości wydzielania przez drugie 15 sekund w pierwszym wypadku wynosił 1:1,35, a w drugim 1:0,53.

Jest widoczne, że i tutaj, jak w doświadczeniach poprzedniego mego współpracownika, natychmiast po przerwaniu bodźca dodatniego (ściślej biorąc po $\frac{1}{2}$ —1") proces pobudzeniowy pojawia się w najbliższym punkcie hamującym, znosząc jego działanie, natomiast na punkt oddalony nie wywiera wpływu.

Zarówno w tym, jak i w tamtym szeregu doświadczeń nie mamy możliwości powiedzieć, z jaką fazą ruchu bodźca mamy do czynienia: z fazą promieniowania, czy też koncentracji. Czy proces idzie naprzód, czy już cofa się wstecz. Obecnie prowadzone są doświadczenia, w których bodźce hamujące stosowane są nie natychmiast po przerwaniu bodźca dodatniego, lecz dopiero po pewnej ilości sekund.

Niestety, jeżeli chodzi o to zagadnienie, to na tym co zostało przytoczone, kończy się cały nasz obecny materiał doświadczalny. Posiadamy jednak jeszcze obserwacje przypadkowe, które najprawdopodobniej mają bliski związek z tą samą kwestią.

Oto poszczególne wypadki.

Mieliśmy do czynienia z psem, o niezwykle silnie rozwiniętym odruchu stróżowania. Stale zajmujący się tym psem eksperymentator (dr M. J. Bezbokaja), znajdując się z nim w oddzielnym pokoju, bez żadnych trudności przygotowywał go do doświadczenia, stawiał w stojaku i przymocowywał na nim różne przyrządy. Odruchy warunkowe dawały efekty zupełnie zadawalniające. Lecz pojawienie się w pokoju doświadczalnym osoby obcej wywoływało u zwierzęcia niezwykle silną reakcję agresywną, zwłaszcza, gdy obca osoba (ja nią byłem w tym wypadku) usiłowała zastąpić eksperymentatora. Kiedy w tych warunkach stosowałem wyrobiony pokarmowy bodziec warunkowy, to jego efekt wydzielniczy posiadał o wiele większą wartość od zwykłej (występującej przy stałym eksperymentatorze) i pies przy spożywaniu podanego pokarmu wykazywał niezwykle silne napięcie mięśniowe. Gdy siedziałem umyślnie, jak to się mówi, ani drgnąwszy, nie wykonywując najmniejszego ruchu, reakcja agresywna w stosunku do mnie całkowicie znikła. Z całego wywołanego przez moją osobę odruchu, pozostało tylko to, że pies przez cały czas nie spuszczał ze mnie oczu. Obecnie ten sam bodziec warunkowy dawał mniej śliny, niż w normie, lub nawet pozostawał całkowicie bez efektu wydzielniczego. Lecz wystarczyło abym zachowywał się swobodniej, a zwłaszcza, abym wstał, i natychmiast wracała zarówno reakcja agresywna, jak i zwiększone wydzielanie śliny. Poza tym ciekawy jest następujący szczegół. Jeżeli w obecności siedzącej nieruchomo osoby obcej pies uspakajał się, to karmienie go po bodźcu warunkowym wywoływało (w pewien czas po jedzeniu) reakcję agresywną w kierunku tej osoby, choć siedziała ona nadal nieruchomo. Nie wiem, czy fakty te można rozumieć inaczej, niż w sposób następujący. Silne pobudzenie, wywoływane widokiem osoby obcej, wykonywującej jakieś ruchy, promieniowało po tkance mózgowej i podwyższało, między innymi, pobudliwość tej okolicy mózgu, która ma związek z aktem jedzenia. Gdy zaś to pobudzenie, przy zmniejszeniu się bodźca zewnętrznego, słabło i ulegało koncentracji, to na odwrót, pobudliwość innych okolic zmniejszała się w porównaniu ze stanem spokoju (było to nasze hamowanie zewnętrzne). Taki sam wpływ posiadało również ze swej strony pobudzenie przez pokarm, podwyższając na krótki czas pobudliwość ośrodka reakcji agresywnej.

Podobne zjawisko obserwowaliśmy na innym, zupełnie wyjątkowym psie (w pracy d-ra I. R. Prorokowa). Mechaniczne drażnienie skóry tego psa wywoływało niezwykle silną swoistą reakcję ruchową (być może o seksualnym charakterze lub też coś w rodzaju reakcji na łechtanie). Niezależnie od tego wytworzył się jednocześnie na mechaniczne drażnienie skóry pokarmowy odruch warunkowy. Odruch ten w jaskrawym przeciwieństwie do zwykłych stosunków był pod względem efektu wydzielniczego największy ze wszystkich odruchów warunkowych. W tym wypadku zazwyczaj na początku drażnienia skóry pojawiała się swoista reakcja ruchowa, która po 10 — 15 sekundach przechodziła w ogromnie energiczną pokarmową reakcję warunkową taką, jaka nigdy nie występowała przy innych bodźcach warunkowych. Gdyśmy przy pomocy pewnych środków usunęli tę dziwną reakcję, o czym będę mówił później, wówczas odruch warunkowy na mechaniczne drażnienie skóry zajął zwykle miejsce co do wielkości ustępując pierwszeństwa bodźcom dźwiękowym. Tu mamy również oczywisty wypadek promieniowania procesu pobudzenia.

W taki sam sposób jesteśmy skłonni pojmować również fakt następujący. Przy wzajemnym działaniu na siebie odruchów warunkowych wytworzonych na różne substancje pokarmowe hamowanie jednych odruchów przez drugie występuje nie od razu, lecz dopiero po kilku minutach. Należy przypuszczać, że z początku ma tu miejsce promieniowanie z punktu analizatora chemicznego, pobudzanego bezpośrednio przez daną substancję, na punkty sąsiednie, przez co czasowo zwiększa się ich pobudliwość i dopiero potem, gdy pobudzenie skoncentruje się w punkcie początkowym, występuje hamowanie (doświadczenia d-ra Sawicza).

Z tego punktu widzenia można byłoby wyjaśnić również nieoczekiwany fakt, na który natrafiono w pracy d-ra P. N. Wasiljewa przy wytwarzaniu odruchów warunkowych na różne zmiany temperatury. Na ochładzanie skóry do 0° wyrobiono kwasowy odruch warunkowy, a na ogrzewanie do 47° — odruch pokarmowy. Wytwarzanie tych odruchów trwało dość długo. Gdy wreszcie były one wyrobione, to okazało się, że są w najwyższym stopniu nietrwałe pod następującym względem. Wystarczyło kilka razy pod rząd powtórzyć wraz ze wzmocnieniem kwasowym odruch warunkowy na ochładzanie, aby zastosowany po nim, dobrze już wyrobiony, pokarmowy odruch na ogrzewanie przekształcił się w odruch wywoływany przez ochładzanie i na odwrót. Fakt przekształcenia się był zupełnie wyraźny i nie ulegał żadnej wątpliwości. Rodzaj odruchu określano po pierwsze, przy pomocy reakcji ruchowej, która oczywiście była zupełnie inna w obu tych odruchach:

przy pokarmowym pies zwracał się w kierunku eksperymentatora uporczywie patrząc to na niego, to tam, skąd pojawiała się jedzenie, i obliżywał się; przy kwasowym odwracał się od eksperymentatora, parskał, piszczał, potrzasał głową i robił językiem ruchy wyrzucania. Po drugie, świadczyły o tym chemiczne właściwości śliny ze ślinianki podszczękowej — przy odruchu pokarmowym ślina była gęsta ze znaczną zawartością śluzu, przy kwasowym — rzadka i wodnista. Zbadaliśmy te różnice bardzo szczegółowo. Fakt takiego uporczywego i długotrwałego przekształcania się odruchów wydawał się dziwnym. Można byłoby go wytłumaczyć w sposób następujący. Jak wiadomo, zakończenia obwodowe analizatorów chłodu i ciepła rozmieszczone są na powierzchni skóry w postaci zmieszanych ze sobą punktów. Można by przypuszczać, że i ośrodkowe zakończenia tych analizatorów temperatury również ściśle się ze sobą przeplatają; z naszych doświadczeń (d-ra A. A. Sziszło) rzeczywiście wiemy, że zakończenia korowe nerwów przewodzących ochładzanie i ogrzewanie zbiegają się pod względem topograficznym. Jeżeli wziąć to pod uwagę, to stanie się zrozumiałym, dlaczego pobudzenie tak łatwo promieniuje z analizatora chłodu do analizatora ciepła i z powrotem oraz dlaczego tak trudno w naszych doświadczeniach rozdzielić czynność obu analizatorów.

Obecnie muszę powrócić do faktu, o którym już wspominałem na wykładzie, dotyczącym czynności analitycznej kory mózgowej, który jednak ze względu na swój mechanizm powinien być umieszczony w obecnym rozdziale. Jest to fakt początkowej generalizacji każdego, dopiero co wytworzonego odruchu warunkowego. Polega on na tym, że czynniki, poprzednio nie stosowane, lecz należące do grupy pokrewnej z czynnikiem, na który wytworzono dany odruch warunkowy, zaczynają samoistnie działać jako bodźce warunkowe.

Dla przykładu przytoczę doświadczenie nad analizatorem skórnym (d-ra Anrepa).

Po jednej stronie ciała były rozmieszczone przyrządki do mechanicznego drażnienia skóry. Działanie przyrządki Nr. 0, znajdującego się na udzie, uczyniono pokarmowym bodźcem warunkowym. Inne przyrządki rozlokowano w ten sposób: Nr. 1 na końcu tylnej kończyny, Nr. 2 w okolicy miednicy, Nr. 3 po środku tułowia, Nr. 4 na ramieniu, Nr. 5 na przedramieniu i Nr. 6 na końcu przedniej kończyny. Działaniu wszystkich tych przyrządzków towarzyszyło również, samo przez się, tj. bez żadnego uprzedniego wyrabiania, warunkowe wydzielanie śliny, przy czym efekt wydzielniczy bardzo stopniowo spadał w miarę oddalania się od Nr. 0. W niżej przytoczonej tabelce zawarte są liczby średnie otrzymane

u jednego z trzech psów używanych do tych doświadczeń. Ilości śliny wyrażone są w podziałkach skali: jedna podziałka odpowiada $0,01 \text{ cm}^3$. Wydzielanie określano w ciągu 30" działania bodźców.

Przyrządek Nr.	1	0	2	3	4	5	6
Wydzielanie śliny	33	53	45	39	23	21	19

Trwałość generalizacji jest bardzo różna u różnych psów i utrzymywanie jej w doświadczeniach na określonym poziomie nie zawsze jest łatwe. Jeżeli próbujemy nowe miejsca i za każdym razem odpowiedni bodziec wzmacniamy, to wyrównujemy odruchy. Jeżeli zaś próbne drażnienia pozostawiamy bez wzmocnienia, to przyczyniamy się do rozwinięcia hamowania, do wytworzenia się bodźców różniczkowych. Dlatego też w tych doświadczeniach, aby mieć mniej więcej ściśle rezultaty, gwarantowane przez kilkakrotne powtórzenia, przy próbach należy raz wzmacniać, a raz nie wzmacniać odpowiedniego bodźca, lub też czynić bardzo długie odstępy czasu pomiędzy próbami.

Jak należy wytłumaczyć mechanizm generalizacji? Na podstawie naszych obecnych wiadomości najstuszniejszym byłoby wyobrazić sobie to zjawisko w sposób następujący. Każdemu elementowi aparatu recepcyjnego odpowiada własne dośrodkowe włókno nerwowe i własna komórka nerwowa w korze mózgowej, a każdej większej lub mniejszej grupie tych elementów — własne grupy włókien i komórek. Podnieta zewnętrzna, dochodząca do kory z określonego punktu lub okolicy narządu odbiorczego, nie pozostaje w odpowiadającym mu punkcie lub okolicy kory, lecz promieniuje dalej po korze i to w tym słabszym stopniu, im bardziej oddala się od środka pobudzenia, co widzieliśmy naocznie na innym procesie nerwowym, na hamowaniu. W ten sposób, punkty pobudzone dzięki promieniowaniu powinny, na równi z pierwszym punktem pobudzenia, związać się z ośrodkiem odruchu bezwarunkowego i doprowadzić w następstwie do wytworzenia się odruchów dodatkowych. Odruchy te powinny być tym słabsze, im dalej położone są owe punkty od punktu przyłożenia bodźca zewnętrznego, ponieważ wielkość efektu warunkowego w sposób zupełnie wyraźny wiąże się z siłą bodźca. Z tym zapatrywaniem zgadza się również zaobserwowany (przez d-ra P. S. Kupałowa) fakt, że generalizacja rozwija się w ciągu pewnego czasu, ponieważ bardziej oddalone odruchy, jako słabsze, występują na jaw później.

Sposób, w jaki wyjaśniliśmy fakt początkowej generalizacji odruchów warunkowych w jednym analizatorze, można byłoby zastosować również w stosunku do zakomunikowanego na 7-ym wykła-

dzie faktu generalizacji uniwersalnej, występującej przy odruchach wytworzonych na późnych śladach bodźca. Przy późnym dołączeniu bodźca bezwarunkowego do danego czynnika zewnętrznego, pobudzenie może zdążyć rozpląnąć się po całej korze mózgowej i dla tego wszystkie punkty kory mogą wejść w połączenie z ośrodkiem bodźca bezwarunkowego. Przy wczesnym zaś dołączaniu bodźca bezwarunkowego, ośrodek jego koncentruje pobudzenie w kierunku własnym i tym ogranicza jego zbyt rozległe promieniowanie.

WYKŁAD JEDENASTY

Indukcja wzajemna procesów pobudzenia i hamowania: a) dodatnia faza indukcji; b) ujemna faza indukcji.

Pierwszym zjawiskiem, na jakie natrafiliśmy przy badaniu wewnętrznego mechanizmu pracy kory mózgowej, był ruch zarówno procesu pobudzenia, jak i hamowania. Drugim takim zjawiskiem, które dopiero później znalazło się w zasięgu naszych obserwacji, a następnie i doświadczeń, było wzmaganie się jednego z tych procesów pod wpływem drugiego, zarówno na obwodzie obszaru zajętego przez dany proces, jak i w samym punkcie jego występowania, po przerwaniu bodźca, który go bezpośrednio wywoływał. Wpływ ten za przykładem Heringa i Sherringtona, nazwaliśmy indukcją. Jest on wzajemny, dwukierunkowy: proces pobudzenia prowadzi do nasilenia się hamowania i na odwrót, hamowanie — do nasilenia się pobudzenia. Pierwsze oznaczamy terminem „ujemna faza indukcji”, drugie — „dodatnia faza indukcji”, albo krócej: indukcja ujemna i dodatnia.

Fakt indukcji ujawniał się oczywiście już od dawna w naszych doświadczeniach, lecz, jak to często bywa w pracy naukowej, przez czas dłuższy przysłaniał go nam odmienny pogląd na tę sprawę, pogląd, według którego ruch procesów nerwowych jest prawidłowy i ściśle postępowy. Dlatego też z początku odnosiliśmy pojawiające się w naszych doświadczeniach zjawiska indukcji na karb przypadkowych wpływów zakłócających, których tak wiele spotyka się w pracy nad tą najbardziej skomplikowaną częścią organizmu. Fakt indukcji po raz pierwszy narzucił się nam natarczywie w doświadczeniach d-ra Kogan'a, gdy, jak to już wspomniałem na poprzednim wykładzie, bezpośrednio po całkowitym ugaszeniu podniety mechanicznej, działającej na określone miejsce skóry, drażnienie miejsca odległego wykazywało prawie stale u jednego z psów doświadczalnych zwiększenie pobudliwości. Fakt ten pozostał jednak nie opracowany aż do czasu, gdy zajął się nim d-r Fursikow, który zapoczątkował energiczne badania, mające na celu wyjaśnienie tego zjawiska.

Oto doświadczenie wyjściowe z pracy d-ra Fursikowa. Wyrobiono u psa, między innymi, pokarmowy odruch warunkowy na

drażnienie mechaniczne skóry przedniej łapy. Takież drażnienie tylnej łapy było odróżnicowane, tj. uczyniono zeń hamulec, przy czym różniczkowanie było zupełne — przy drażnieniu tego miejsca nie wydzielala się ani kropla śliny.

Czas	Drażnienie warunkowe w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kropkach przez 30''	Okres utajony reakcji ślinowej
4 g. 20'	Przedniej łapy	8	3''
36'	To samo	7 $\frac{1}{2}$	3''
45'	Tylnej łapy	0	—
45' 30''	Przedniej łapy	12	2''
58'	To samo	5	8''
5 „ 10'	To samo	6 $\frac{1}{2}$	5''

Widzimy, jak znacznie (przeszło o 50%) zwiększył się efekt wydzielniczy, gdy dodatni bodziec warunkowy zastosowano bezpośrednio po hamującym, przy czym skrócił się również okres utajony reakcji wydzielniczej. Należy też dodać, że wybitnie wzmożła się reakcja ruchowa zwierzęcia.

Wyjaśnienie wewnętrznego mechanizmu tego faktu nie przedstawia trudności. Punkt mózgu, odpowiadający miejscu skóry na tylnej łapie, dzięki wytworzeniu się odpowiedniego połączenia zostaje pod wpływem odnośnego bodźca wprawiony w stan hamowania. Pozostaje on w tym stanie zarówno po przerwaniu tego bodźca jak i przy jego powtórzeniu, podczas gdy punkt odpowiadający przedniej łapie natychmiast po przerwaniu bodźca hamującego przechodzi na pewien czas w stan wzmożonej pobudliwości. Wyraźne stosunki przestrzenne umożliwiają tu proste objaśnienie. Inaczej ma się sprawa, gdy zarówno bodziec dodatni, jak i ujemny muszą być lokalizowane w tym samym punkcie mózgu, jak to ma miejsce w wypadku różniczkowania jednego i tego samego bodźca czy to według jego siły, czy też ze względu na jego charakter stały lub przerywany, albo w zależności od tej lub innej częstości przerw. Jednak fakt indukcji występuje i tutaj z taką samą wyrazistością.

Oto doświadczenie wzięte również z pracy Fursikowa. Pies, między innymi, ma wyrobiony pokarmowy odruch warunkowy na uderzenia metronomu — 76 na minutę. Od tej częstości odróżnicowano częstość 186 uderzeń na minutę, przy czym różniczkowanie było zupełne zarówno pod względem efektu wydzielniczego jak i ruchowego.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Okres utajony reakcji ślinowej
5 g. 5'	76 uderzeń	5½	5''
15'	To samo	6	5''
24'	186 uderzeń	0	—
24'30''	76 uderzeń	8	2''
43'	To samo	5½	5''
51'	To samo	6	5''

Natychmiast po bodźcu różniczkowym efekt na bodziec dodatni zwiększył się o 30%, okres utajony uległ wyraźnemu skróceniu, a reakcja ruchowa wybitnie wzmożła się.

Przytoczę jeszcze jeden przykład indukcji dodatniej (z pracy d-ra M. P. K a ł m y k o w a). Mamy psa, u którego, między innymi, wytworzono pokarmowy odruch warunkowy na silne światło i odróżnicowano od niego odruch na słabe światło.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Okres utajony reakcji ślinowej
1 g. 46'	Silne światło	7	15''
55'	To samo	7	13''
2 „ 5'	Słabe światło	0	—
5'30''	Silne światło	10	4''
14'	To samo	5½	13''
24'	To samo	4	11''

Tutaj, również, bezpośrednio po bodźcu ujemnym działanie bodźca dodatniego wzrosło prawie o 50%, bardzo wyraźnie skrócił się jego okres utajony i znacznie zwiększyła się ruchowa reakcja pokarmowa.

Rozpatrując wyniki tych doświadczeń można było zadać sobie pytanie dodatkowe: czy fakt indukcji dodatniej nie jest zjawiskiem rozhamowania, z którym tak często spotykaliśmy się na wykładach dotyczących różnych rodzajów hamowania wewnętrznego? Przypuszczenie to należało uczynić, przyjmując pod uwagę, że przy otrzymywaniu indukcji dodatniej wprowadza się nowe stosunki, nową (ze względu na krótkość przerwy) zamianę bodźca warunkowego ujemnego na dodatni, a nowość w świecie zewnętrznym może wywołać reakcję orientacyjną i, co za tym idzie, rozhamowanie. Lecz, oprócz wielu różnic w istotnych szczegółach pomiędzy indukcją dodatnią i rozhamowaniem, przypuszczeniu temu stanowczo przeczy charakter reakcji ruchowej zwierzęcia, która od pierwszej chwili nie jest bynajmniej ogólną, orientacyjną, lecz wyraźnie specyficzną, właściwą danemu bodźcowi dodatniemu.

Jak długo utrzymuje się działanie indukujące? Okres ten ulega wahaniom od kilku sekund do jednej, dwóch minut. Od czego zależą te wahania, tego nie udało się w naszych doświadczeniach w należyty sposób wyjaśnić.

Po skonstatowaniu faktu indukcji dodatkowo, ponieważ zjawisko to bynajmniej nie było stałe, należało zająć się szczegółowym zbadaniem warunków, w których ono powstaje. Choć i dziś jeszcze nie opanowaliśmy tego przedmiotu w całości, jednak pewne warunki, od których zależy obecność indukcji, zostały mniej więcej określone.

Na pierwszy warunek zwróciliśmy uwagę przypadkowo. Dr K a ł m y k o w w swoich doświadczeniach z pokarmowym bodźcem warunkowym — uderzeniami metronomu (100 uderzeń na minutę) stale otrzymywał indukcję dodatnią bezpośrednio po zastosowaniu odróżnicowanej częstości uderzeń (160 uderzeń na minutę). Gdy chciał to zademonstrować mnie i kilku osobom obcym, okazało się coś wręcz przeciwnego: po zastosowaniu bodźca różniczkowego wystąpiło, zamiast wzmocnienia, silne osłabienie odruchu. Ten nieoczekiwany wynik daje się najprościej wytłumaczyć w sposób następujący. Osoby obce przez swą rozmowę (pies pod względem dźwiękowym nie był od nas dostatecznie odseparowany), działając jako czynnik wywołujący hamowanie zewnętrzne, osłabiły różniczkowanie, które z początku było nawet wyraźnie rozhamowane, i zjawisko indukcji nie wystąpiło ani razu w ciągu całego doświadczenia. Oto jest to d o ś w i a d c z e n i e.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Okres utajony reakcji ślinowej
1 g. 27'	100 uderzeń	7½	9''
40'	To samo	7	16''
47'	160 uderzeń	4	12''
55'	100 uderzeń	3	21''
2 „ 5'	To samo	11½	7''
15'	160 uderzeń	0	—
15'30''	100 uderzeń	0	—
21'	To samo	11	6''
33'	160 uderzeń	0	—
33'30''	100 uderzeń	2	27''
42'	160 uderzeń	0	—
42'30''	100 uderzeń	2	26''
50'	To samo	10½	7''

Jak widzimy, różniczkowanie, które przed tym doświadczeniem było całkowite, przy pierwszym zastosowaniu go w naszej obecności

ści okazało się zakłócone — bodziec różniczkowy dał 4 krople. Po-tem reakcja jego spadła coprawda do zera, lecz za każdym razem w tym doświadczeniu zastosowany bezpośrednio po tym bodźcu odruch dodatni nie zwiększał się, tylko malał, tj. wykazywał hamowanie następcze.

Należało stąd wnosić, że osłabienie procesu hamującego pociągnęło za sobą zniknięcie indukcji. Aby sprawdzić ten wniosek, proces hamowania, na którym opiera się różniczkowanie, został osłabiony w inny sposób, mianowicie przez uprzednie wprowadzenie do pyska psa substancji niejadalnych. Po tym zabiegu również w ciągu całego doświadczenia ani razu nie obserwowano indukcji (też doświadczenie d-ra Kałmykowa). Tak więc, pojawianie się indukcji dodatniej jest związane z określoną siłą procesu hamowania.

Drugi warunek, od którego zależy obecność indukcji, ujawnił się nam w tej samej pracy d-ra Kałmykowa. Dla pewnych celów, mając wytworzone różniczkowanie na 160 uderzeń metronomu w ciągu minuty, stosowaliśmy ten bodziec wielokrotnie przez kilka miesięcy nie sprawdzając jego działania indukcyjnego i następnie przeszliśmy do wytwarzania różniczkowania bardziej subtelnego (na 112 uderzeń na minutę), tj. bardziej zbliżonego pod względem częstości uderzeń do bodźca dodatniego (100 uderzeń na minutę). Gdy to ostatnie różniczkowanie stało się zupełne, próba na indukcję dała wynik bardzo wyraźny.

Oto jest to doświadczenie.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Okres utajony reakcji ślinowej
1 g. 17'	100 uderzeń	12	19''
26'	112 uderzeń	0	—
26'30''	100 uderzeń	21	6''
36'	To samo	7	22''

Działanie indukujące nowego, bardziej subtelnego różniczkowania osiągnęło 77%, wywołując jednocześnie bardzo silne skrócenie okresu utajonego.

Lecz gdyśmy obecnie spróbowali stare, bardziej prymitywne różniczkowanie, to, ku niemałemu naszemu zdziwieniu, ani razu nie udało się nam stwierdzić, aby wywołało ono choćby ślad indukcji. Przypuszczając, że może wpłynęła na to przerwa w stosowaniu tego różniczkowania w czasie wyrabiania nowego, bardziej subtelnego, wprowadziliśmy okresy 10 — 15 dniowe, w których stosowaliśmy naprzemian to jedno różniczkowanie, to drugie. Jednak,

jak pokazują następujące doświadczenia, nie wpłynęło to zupełnie na zmianę powyższego faktu.

Doświadczenie z dn. 17/IV.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Okres utajony reakcji ślinowej
11 g. 11'	100 uderzeń	16	8''
19'	112 uderzeń	0	—
19'30''	100 uderzeń	20	2''
30'	To samo	0	—
37'	To samo	4	26''

Doświadczenie z dn. 20/IV.

11 g. 37'	100 uderzeń	13	9''
45'	160 uderzeń	0	—
45'30''	100 uderzeń	5	23''
55'	To samo	6	23''
12 „ 2'	To samo	6	17''

Nowe różniczkowanie wywołuje wyraźną indukcję dodatnią, stare pociąga za sobą poprostu hamowanie następce. Lecz w miarę powtarzania nowego różniczkowania i jego dodatnio indukujące działanie zaczęło się wyraźnie zmniejszać.

Takie same doświadczenia, tylko z innym bodźcem, zostały powtórzone jeszcze raz (przez d-ra F r o ł o w a). Różnica, oprócz zastosowania innego bodźca, miała polegać jeszcze na tym, aby różniczkowany czynnik hamujący posiadał większą siłę, niż bodziec dodatni. Wzięto ton D tonogeneratora Max Kohla i przyciszano go w różnym stopniu. W doświadczeniach korzystano z trzech natężeń tonu: najłagodszego, średniego i najsilniejszego. Z najłagodszego wyrobiono pokarmowy bodziec warunkowy. Następnie, najpierw odróżnicowano najsilniejszy. Gdy stał się on całkowicie ujemny, próbowano jego działanie indukujące.

Oto pierwsze doświadczenie na indukcję.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
1 g. 28'	Ton słaby	12
33'	Ton silny	3
42'	Ton słaby	11
56'	To samo	11
2 „ 8'	Ton silny	0
8'30''	Ton słaby	17
18'	To samo	7

Przy bezpośrednim przejściu od różniczkowanego tonu do dodatniego ostatni okazał się zwiększony o 50%. Bodziec różniczkowy stosowano w ciągu przeszło miesiąca, a następnie znów zbadano jego działanie indukujące. Okazało się, że działanie to znikło.

Oto jest to doświadczenie.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
1 g. 41'	Ton słaby	8
57'	To samo	6
2 „ 3'	To samo	9
11'30''	Ton słaby	0
11')	Ton silny	6
24'	To samo	6½

Potem przystąpiono do wyrabiania bardziej subtelnego różniczkowania na ton średni; było ono gotowe po 19-tu zastosowaniach tego tonu i natychmiast wypróbowano jego działanie indukcyjne.

Oto jest to doświadczenie.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
1 g. 15'	Ton słaby	12½
19'	To samo	11
28'	Ton średni	0
28'30''	Ton słaby	17
45'	To samo	9

Zupełnie tak samo, jak w poprzednich doświadczeniach (d-ra Kałmykowa), stare i bardziej prymitywne różniczkowanie, powtarzane wielokrotnie, traciło swe działanie indukujące, a nowe i bardziej subtelne, po całkowitym wytworzeniu, zaczęło również z początku dawać silnie wyrażoną indukcję.

Na podstawie wykonanych doświadczeń należy wnosić, że indukcja dodatnia przedstawia zjawisko fazowe, trwające pewien czas i towarzyszące ustalaniu się nowych stosunków w działalności nerwowej. Pojawia się ona po całkowitym rozwinięciu się procesu hamowania i ginie po jego głębokim utrwaleniu. Czy tak bywa zawsze? W pewnych wypadkach indukcja utrzymywała się bardzo długo i nie obserwowaliśmy jej znikania. Jak można sądzić z obec-

nego naszego materiału różnica ta może zależeć od tego, czy owa szybka zmiana procesu hamowania na proces pobudzenia zachodzi w jednym i tym samym punkcie mózgu, jak w dopiero co przytoczonych doświadczeniach, czy też procesy te są przestrzennie rozgraniczne, jak w doświadczeniach z analizatorem skórnym. Zagadnienie to winno być wyjaśnione na drodze nowych doświadczeń, które też są obecnie prowadzone.

Należy jeszcze dodać, że wykonywaliśmy doświadczenia — i to niejednokrotnie — z różniczkowaniem częstości rytmicznych podrażnień mechanicznych jednego i tego samego miejsca skóry. Dotychczas w tych wypadkach, gdyśmy szybko, bez żadnej przerwy stosowali częstość działającą jako dodatni bodziec warunkowy po częstości związanej z procesem hamowania, nie udało się nam ani razu zaobserwować indukcji dodatniej, zawsze bezpośrednio następował okres hamowania następczego.

Z ujemną fazą indukcji, tj. ze zjawiskiem nasilania się procesu hamowania pod wpływem poprzedzającego procesu pobudzenia spotkaliśmy się również już dawno, lecz fakt ten był dla nas czymś zupełnie niezrozumiałym i przez dłuższy czas nawet nie próbowaliśmy bliżej się nim zająć. Dopiero stosunkowo niedawno zainteresowaliśmy się nim i powtórzyliśmy go wielokrotnie na różnych psach, analizując i oceniając należycie (doświadczenia d-ra S t r o g a).

Przy badaniu hamowania wewnętrznego zajmowaliśmy się między innymi zagadnieniem, w jaki sposób zachodzi usuwanie, niszczenie wyrobionego procesu hamowania. Wykonane w tym celu doświadczenie (d-ra K r ź y s z k o w s k i e g o) dotyczyło specjalnie wypadku hamowania warunkowego. Ton uczyniono kwasowym bodźcem dodatnim, a zespół składający się z tonu i mechanicznego drażnienia skóry przekształcono w bodziec hamujący, tj. samemu tonowi stałe towarzyszyło wlewanie kwasu, a zespół, stosowany na przemian z bodźcem dodatnim, powtarzano bez wlewania kwasu. Aby następnie zniszczyć działanie hamujące tego zespołu, postępowano z początku zupełnie w taki sam sposób jak przy wytwarzaniu hamowania, tj. stosowano na przemian bodziec dodatni i zespół składający się z tego bodźca i drażnienia skóry, przy czym jednak zarówno sam bodziec, jak i zespół, był wzmacniany przez kwas. Otrzymano wynik dość nieoczekiwany. Nie bacząc na to, że w ciągu trzech dni 10-krotnie zastosowano ten zespół wraz z wlewaniem kwasu, nie uzyskał on działania dodatniego i dawał nadal reakcję zerową.

Oto są te doświadczenia.

Doświadczenie z dn. 15/X 1907

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
10 g. 24'	Ton	11	} We wszystkich wypadkach wlewano do pyska kwas
38'	Połączenie	0	
59'	Ton	13	
11 „ 11'	Połączenie	0	
27'	Ton	10	
40'	Połączenie	0	
58'	Ton	11	
12 „ 13'	Połączenie	0	
25'	Ton	10	
39'	Połączenie	0	
55'	Ton	12	

Doświadczenie z dn. 16/X 1907

1 g. 34'	Ton	8	} We wszystkich wypadkach wlewano do pyska kwas
52'	Połączenie	0	
2 „ 41'	Ton	9	
55'	Połączenie	0	
3 „ 10'	Ton	7	

Doświadczenie z dn. 17/X 1907

10 g. 55'	Ton	7	} We wszystkich wypadkach wlewano do pyska kwas
11 „ 5'	Połączenie	0	
25'	Ton	6	
35'	Połączenie	0	
53'	Ton	8	
12 „ 6'	Połączenie	0	
19'	Ton	9	

Nie usunąwszy hamowania tym sposobem, następnego dnia postąpiliśmy inaczej: zamiast stosować zespół na przemian z dodatnim bodźcem warunkowym zaczęliśmy go powtarzać raz za razem, wzmacniając oczywiście przez wlewanie kwasu. Teraz hamowanie zaczęło zanikać bardzo szybko.

Doświadczenie z dn. 18/X 1907

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
10 g. 42'	Ton	10	} We wszystkich wypadkach wlewano do pyska kwas
52'	Połączenie	0	
11 „ 04'	To samo	3	
17'	To samo	4	
30'	To samo	6	
41'	To samo	6	
54'	To samo	8	

Wydawało się, że różnica, jaka wystąpiła w obu wypadkach, jest niewątpliwa. Powstaje jednak pytanie, czy to nagłe i szybkie usunięcie hamowania w ostatnim doświadczeniu nie jest właśnie wynikiem doświadczeń poprzedzających.

Aby to sprawdzić przekształcono znowu zespół, o którym mowa, na hamulec i po upływie roku spróbowano go ponownie zniszczyć, tym razem wprost przy pomocy drugiego sposobu. Otrzymano co następuje:

Doświadczenie z dn. 22/X 1908

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kropkach przez 30''	Uwagi
10 g. 43'	Ton	8	} We wszystkich wypadkach wlewano do pyska kwas
57'	Połączenie	0	
11 „ 9'	To samo	0	
23'	To samo	1	
35'	To samo	3	
49'	To samo	5	
12 „ 3'	To samo	10	
25'	Ton	14	

Obecnie stało się oczywiste, że obydwa sposoby usuwania hamowania różnią się od siebie w sposób istotny, lecz, jak powiedziałem wyżej, fakt ten dopiero po wielu latach stał się ponownie przedmiotem naszego badania. Odpowiednie doświadczenia zostały wtedy przeprowadzone na czterech psach. Tym razem odruchy warunkowe były pokarmowe, usuwanie hamowania zaś obserwowano na bodźcach różniczkowych, przy czym różniczkowanie dotyczyło częstości uderzeń metronomu oraz wysokości tonów. Różnica w szybkości zanikania hamowania w zależności od sposobu usuwania tego procesu wystąpiła bez wyjątku u wszystkich psów. Gdy bodziec różniczkowy stosowano w sposób ciągły, raz za razem, wzmacniając go przez bodziec bezwarunkowy, wówczas proces hamowania zaczynał zanikać już po jednym lub niewielu razach; przy regularnym zaś przeplataniu bodźca różniczkowego z bodźcem warunkowym dodatnim hamowanie zanikało o wiele wolniej, ustępując dopiero po kilkudziesięciu razach. U niektórych psów stosowano na początku pierwszy z wymienionych sposobów, a później próbowano drugiego sposobu, u innych — odwrotnie. Niekiedy wielokrotnie stosowano oba sposoby na przemian u jednego psa. Oczywiście w tych wypadkach różniczkowanie po zniszczeniu ulegało gruntownemu odnowieniu. Wreszcie wprowadzono następujące odmiany doświadczeń.

Gdy przy ciągłym stosowaniu wzmacnianego bodźca różniczkowego hamowanie różniczkowe prawie znikło, wystarczyło wprowadzić, choćby raz stały bodziec dodatni, aby pojawiło się ono na nowo w mniejszym lub większym stopniu, a niekiedy nawet całkowicie.

U danego psa 120 uderzeń metronomu w ciągu minuty jest dodatnim pokarmowym bodźcem warunkowym, 60 uderzeń stanowi różniczkowanie, które stosowane 41 razy w ciągu 40-dniowego okresu nie dawało ani kropli śliny.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
11 g. 25'	60 uderzeń	0	} Wszystkim bodźcom towarzyszyło karmienie
30'	To samo	0	
42'	To samo	3	
49'	To samo	4	
56'	120 uderzeń	8½	
12 „ 6'	60 uderzeń	0	

Druga odmiana polegała na tym, że w danym doświadczeniu, zanim zaczęto usuwać hamowanie w sposób ciągły, zastosowano trzykrotnie bodziec dodatni. Skutek był ten, że hamowanie ustępowało bardzo późno (za 5 — 6 razem).

Doświadczenie wykonano na innym psie, u którego bodźce warunkowe dodatnie i ujemne były te same, co poprzednio; ujemny (różniczkowy) był nawet mniej trwały i łatwiej ulegał rozhamowaniu.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
12 g. 1'	120 uderzeń	6	} Wszystkim bodźcom towarzyszyło karmienie
10'	To samo	11	
21'	To samo	5	
31'	60 uderzeń	0	
43'	To samo	0	
52'	To samo	0	
56'	To samo	0	
1 „ 2'	To samo	2½	
9'	To samo	2½	

Trzecia odmiana była następująca. Usuwno hamowanie sposobem naprzemiennym. Gdy działanie dodatnie bodźca różniczkowego zaczynało się pojawiać i ustalało się na pewnym, choć jeszcze nieznacznym, poziomie, to czterokrotne zastosowanie pod rząd stałego bodźca dodatniego natychmiast niszczyło ten efekt.

Oprócz powyższych odmian, dla wykazania ujemnej fazy indukcji stosowaliśmy również następujące doświadczenia (doświadczenia d-ra Prorokowa). U wielu psów, posiadających pokarmowe odruchy warunkowe, drugi odruch w danym doświadczeniu bywa często największy pod względem efektu wydzielniczego, widocznie wskutek podwyższonej pobudliwości pokarmowej po pierwszym odruchowym podrażnieniu jamy ustnej. Z tego powodu, gdy wyrobiony już lecz jeszcze nie utrwalony bodziec różniczkowy zostaje umieszczony w doświadczeniu na drugim miejscu, tj. po pierwszym nakarmieniu, często ulega on zakłóceniu, staje się niezupełny, zostaje w pewnej mierze rozhamowany. Jeżeli istnieje kilka dodatnich pokarmowych odruchów warunkowych i w stosunku do jednego z nich wytworzono różniczkowanie, wówczas dają się zaobserwować następujące stosunki. Gdy, jako pierwszy w danym doświadczeniu, zostanie zastosowany bodziec warunkowy nie posiadający różniczkowania, wówczas bodziec ujemny (odróżniany od innego bodźca) ulega często i w znacznym stopniu rozhamowaniu. W wypadku zaś, gdy doświadczenie rozpoczyna się od bodźca dodatniego, który posiada różniczkowanie, to to ostatnie, zbadane na drugim miejscu, bywa rzadko naruszone, a jeżeli tak, to w stopniu nieznacznym. Oto jedno z takich doświadczeń: 144 uderzenia metronomu w ciągu minuty są dodatnim bodźcem warunkowym, 72 uderzenia — bodźcem różniczkowym. Drugim bodźcem warunkowym jest dzwonek. Gdy doświadczenie rozpoczyna się od dzwonka, to umieszczony po nim metronom różniczkowy ulega rozhamowaniu w 8-u wypadkach na 12 i maximum tego rozhamowania wynosi 72%. Bodziec różniczkowy zastosowany po dodatnim metronomie był naruszony tylko w 2-ch wypadkach na 12 i naruszenie to nie przewyższało 20%. Oczywiście poszczególne doświadczenia obu tych serii były stosowane na przemian, tak że wynik nie mógł zależeć od rosnącego utrwalenia bodźca różniczkowanego w miarę jego stosowania. Wynik ten wskazuje jednocześnie, że zależność indukcyjna niekiedy przynajmniej istnieje wyłącznie między danym bodźcem warunkowym i jego własnym bodźcem różniczkowym, natomiast inny bodziec warunkowy, choćby nawet należał do tego samego analizatora, nie okazuje wpływu indukcyjnego na dany bodziec różniczkowy.

Obie przytoczone postaci doświadczeń dowodzą wyraźnie, że proces pobudzenia w pewnych warunkach sprzyja procesowi hamowania, wzmacnia go, tj. że mamy tu do czynienia z ujemną fazą indukcji.

Po zaznajomieniu się z ujemną fazą indukcji, w naturalny sposób nasunęło się nam przypuszczenie, że i to, co dawniej nazywaliśmy

hamowaniem zewnętrznym odruchów warunkowych, jest również zjawiskiem indukcji ujemnej. Proces pobudzenia w jednym punkcie mózgu indukuje w mniejszym lub większym stopniu stan hamowania w punktach pozostałych. Lecz w danym wypadku zagadnienie komplikuje się. Ponieważ w wypadku hamowania zewnętrznego biorą udział ośrodki dwóch odruchów bezwarunkowych, należy wprzód wyjaśnić, czy zjawisko hamowania zewnętrznego jest zjawiskiem zachodzącym w korze mózgowej, czy też odbywa się ono wyłącznie w niższych instancjach mózgu. Na podstawie licznych doświadczeń nad niższymi odcinkami ośrodkowego układu nerwowego musimy przyjąć, że i w hamowaniu zewnętrznym odruchów warunkowych istnieje wzajemny wpływ hamujący ośrodków odruchów bezwarunkowych. Wprawdzie i to hamowanie można by sobie wyobrazić pod postacią indukcji ujemnej. Lecz nam tutaj chodzi o znalezienie dowodu, iż w wypadku hamowania zewnętrznego to samo odnosi się właśnie do wzajemnego wpływu na siebie różnych punktów kory. Dostarczyć ten dowód nie jest łatwo. Robiliśmy następujące doświadczenia (d-ra Fursikowa). Wytwarzaliśmy odruchy warunkowe za pomocą dwóch bodźców bezwarunkowych: pokarmowego i uszkadzającego (prąd elektryczny działający na skórę). Gdy tylko na bodziec warunkowy sygnalizujący czynnik szkodliwy zaczynała pojawiać się reakcja obronna, natychmiast przyłączaliśmy warunkowy bodziec pokarmowy. W większości wypadków pokarmowy odruch warunkowy okazywał się wówczas zahamowany w mniejszym lub większym stopniu, niekiedy nawet całkowicie. Ponieważ jednak w tym wypadku reakcja obronna była już obecna, należy wnosić, że pobudzony był również ośrodek bezwarunkowy tej reakcji. Tak więc i w tych doświadczeniach odgrywało rolę wzajemne działanie na siebie ośrodków bezwarunkowych. Jednak doświadczenia te zawierały pewien szczegół, który dawał podstawę do wniosku, że również między punktami bodźców warunkowych, t. j. w samej korze istniał wzajemny wpływ na siebie w sensie indukcji ujemnej. Jeżeli bodźce warunkowe odruchów pokarmowego i obronnego należały do tego samego analizatora, na przykład do analizatora dźwiękowego, to wytworzenie warunkowego odruchu obronnego prowadziło często do zmniejszenia się wielkości pokarmowego odruchu warunkowego. W wypadku przeciwnym, gdy bodźce warunkowe obu odruchów były wzięte z różnych analizatorów, to pokarmowy odruch warunkowy nic nie tracił na wielkości swego efektu po wytworzeniu warunkowego odruchu obronnego. Co więcej, jeżeli z różnymi punktami jednego i tego samego analizatora, mianowicie skórno, związać bodźce pokarmowe i uszkadzające, to daje się zaobserwować następujący stan

rzeczy. W doświadczeniach tych punkty na skórze, związane z reakcją pokarmową (w liczbie dwóch lub kilku), znajdowały się w różnych odległościach od punktu, związanego warunkowo z reakcją obronną. Po wytworzeniu warunkowego odruchu obronnego okazało się, że na sile utracił jedynie odruch pokarmowy, pochodzący z punktu najbliższej położonego od punktu odruchu obronnego, natomiast odruchy z miejsc bardziej odległych nie wykazywały zmian. Należy przy tym zaznaczyć, że najbliższy punkt pokarmowy nie wykazywał ani jednej cechy właściwej punktowi reakcji obronnej, do odruchu pokarmowego nie dołączały się żadne ruchy obronne. Gdyby hamowanie zewnętrzne zachodziło jedynie pomiędzy ośrodkami odruchów bezwarunkowych, to takie stosunki w analizatorach nie mogłyby mieć miejsca.

Tak więc, tak zwane przez nas hamowanie zewnętrzne istnieje również pomiędzy różnymi punktami kory mózgowej. A jeżeli tak, to owo hamowanie całkowicie podpadałoby pod pojęcie indukcji ujemnej i powinno być rozpatrywane jako identyczne z hamowaniem wewnętrznym. Obecnie wykonywamy takie doświadczenia, które prawdopodobnie dowiodą w sposób bardziej bezpośredni, że jeżeli chodzi o istotę procesu, o jego fizyko-chemiczną naturę, hamowanie zewnętrzne i hamowanie wewnętrzne są jednym i tym samym zjawiskiem fizjologicznym. Być może nawet, przed końcem naszych wykładów doświadczenia te doprowadzą do zupełnie określonego wyniku.

Opisane zjawiska wzajemnej indukcji całkowicie oczywiście pokrywają się z wielką grupą zjawisk kontrastowych badanych we współczesnej fizjologii narządów zmysłowych i jeszcze raz pokazują, jak badanie obiektywne na zwierzętach z powodzeniem obejmuje to, co uważano poprzednio za dostępne jedynie dla badania subiektywnego.

WYKŁAD DWUNASTY

Współzależność między rozprzestrzenianiem się procesów nerwowych i ich wzajemną indukcją.

Na ostatnich trzech wykładach zaznajomiliśmy się najpierw ze zjawiskiem promieniowania i koncentracji procesów nerwowych, a następnie ze zjawiskiem indukcji wzajemnej tych procesów. Zjawiska te zostały przez nas opisane oddzielnie, jakby niezależnie jedno od drugiego. W rzeczywistości jednak, jak to wynika z samej istoty sprawy, powinny się one spotykać ze sobą, kombinować i wzajemnie na siebie oddziaływać. Występowanie ich oddzielnie, tak jak to dotychczas przedstawialiśmy, zdarza się raczej wyjątkowo i może zależeć bądź od określonych faz rozwoju i stanu procesów nerwowych, bądź też od typu układu nerwowego danych zwierząt doświadczalnych. Niekiedy zaś, jak o tym wspominałem na początku poprzedniego wykładu, sami prawdopodobnie sztucznie upraszczaliśmy sobie zjawiska promieniowania i koncentracji procesów nerwowych, nie wiedząc z początku jeszcze nic o ich wzajemnej indukcji. Gdyśmy rozpoczynali naszą pracę, gdy ogarniała nas przytłaczająca chaotyczność zjawisk, które jednak postanowiliśmy zbadać, zmuszeni byliśmy umyślnie zamykać oczy na wiele rzeczy, a nawet wprost unikać wyjątkowo trudnych wypadków zastępując na przykład jedne psy przez drugie. To nie to, co teraz. Wieloletnie doświadczenie przyniosło swe plony i okazało swą siłę. Obecnie każda rzecz osobliwa i nieoczekiwana, która występuje u jakiegoś zwierzęcia, przyciąga specjalnie naszą uwagę, staje się dla nas interesującym zagadnieniem, nowym zadaniem do rozwiązania.

Współdziałanie między zjawiskami promieniowania i koncentracji procesów nerwowych a zjawiskami ich wzajemnej indukcji stanowi proces bardzo złożony, którego całkowite poznanie nie prędko jeszcze będzie osiągnięte. Obecnie gromadzimy tylko, po większej części urywkowy i prawie zupełnie nieusystematyzowany, materiał dotyczący tego przedmiotu. Przechodzę teraz do jego wyłożenia.

Zacznę od najprostszego wypadku (doświadczenia d-ra E. M. Krep sa).

Wytworzono u psa szereg pokarmowych odruchów warunkowych na mechaniczne drażnienie różnych miejsc skóry. Bodźcami warunkowymi dodatnimi są podrażnienia następujących miejsc: dwóch na udzie (punkt 1-szy i 2-gi) i po jednym na brzuchu (punkt 3-ci), na klatce piersiowej (punkt 4-ty) i na ramieniu (punkt 5-ty). Drażnienie miejsca na łydce jest hamulcem, bodźcem różniczkowym. Różniczkowanie jest zupełne, bodźce dodatnie wyrównane pod względem wielkości efektu. Na początku każdego doświadczenia sprawdza się wielkość reakcji wydzielniczej dla bodźca dodatniego. Następnie zostaje zastosowany hamulec. Bezpośrednio lub w różnych odstępach czasu po jego przerwaniu badane są różne bodźce dodatnie. Tego rodzaju doświadczenia prowadzone były w ciągu 5 miesięcy. Wyniki ich przedstawione są w postaci dwóch tabel. Odpowiednie liczby oznaczają wielkości efektów bodźców dodatnich wyrażone w procentach w stosunku do efektów tych bodźców stosowanych w danym doświadczeniu przed hamulcem różniczkowym.

Tabela 1.

	0''	5''	15''	30''	1'	2'	3'	5'
1 punkt	130			57	68	70	71	100
2 "	125			48	70	64	73	98
3 "	125			59	73	84	77	100
4 "	131			58	60	75	73	100
5 "	126			56	64	89	86	100
Średnio	127			56	67	76	76	100

Tabela 2.

	0''	5''	15''	30''	1'	2'	3'	5'
1 punkt	138	123	92	53	71	100	85	100
2 "	141	117	92	64	67	110	—	—
3 "	127	—	97	65	98	112	105	98
4 "	145	123	100	77	88	95	81	—
5 "	127	—	90	80	100	105	106	110
Średnio	136	121	94	68	85	104	94	103

Pierwszy słupek pionowy wskazuje Nr. Nr. miejsc skóry, odpowiadających bodźcom dodatnim, górny rząd poziomy — odstępy czasu pomiędzy końcem bodźca hamującego, a początkiem bodźców dodatnich. Pierwsza tabela przedstawia liczby średnie ze wszystkich doświadczeń przez cały czas pracy, druga — liczby średnie z ostatniego miesiąca.

Brak w 1-ej tabeli liczb dotyczących 5 i 15-sekundowego odstępu czasu pochodzi stąd, że odstępy te były stosowane dopiero w doświadczeniach wykonanych w ostatnim miesiącu.

Zasadniczy wynik tych doświadczeń polega jak Państwo widzą na tym, że bezpośrednio po przerwaniu bodźca hamującego efekt bodźców dodatnich okazuje się zwiększony, po 15" opada poniżej normy, po 30" osiąga maksimum spadku i w końcu, dopiero koło piątej minuty znowu wraca do pierwotnej wielkości. W ten sposób pierwszym następstwem podniety hamującej jest indukcja dodatnia, potem dopiero występuje promieniowanie hamowania, które kończy się przez powrót do normy efektu bodźca dodatniego. Tę samą zamianę indukcji dodatniej przez hamowanie następcze mogli Państwo zauważyć również w protokołach doświadczeń przedstawionych na poprzednim wykładzie stwierdzających istnienie indukcji dodatniej. Oprócz tego w omawianych obecnie doświadczeniach rzucają się w oczy następujące szczegóły. Wielkość indukcji dodatniej trochę wzrosła w późniejszym okresie pracy. Naodwrot, hamowanie następcze zmniejszyło się w ciągu doświadczeń, i to zarówno pod względem czasu trwania — w późniejszych doświadczeniach miało ono już po dwóch minutach, jak i w przestrzeni — ograniczając się do dwóch punktów dodatnich położonych najbliżej punktu hamującego. Z tym ostatnim faktem spotykaliśmy się często na poprzednich wykładach, przy omawianiu różnych odmian hamowania wewnętrznego.

Inny, również dość prosty wypadek wystąpił w doświadczeniach nad hamowaniem gaszącym (doświadczenia d-ra Podkopa-jewa).

Na wykładzie poświęconym promieniowaniu hamowania wspomnieliśmy o obserwacji d-ra Kogana, dotyczącej jednego z jego psów, u którego bezpośrednio po całkowitym ugaszeniu bodźca warunkowego, jakim było mechaniczne drażnienie określonego miejsca skóry, w miejscu najbardziej oddalonym od niego można było stale zauważyć wzmoczenie pobudliwości — indukcję dodatnią. Obecnie fakt ten powtórzono bardziej skrupulatnie na psie, u którego przesłedzono wynik jednokrotnego gaszenia (niewzmocnienia) odruchu warunkowego pokarmowego na mechaniczne drażnienie skóry. Wyrobiono u tego psa pokarmowe odruchy warunkowe na drażnienie kilku (8) miejsc skóry, znajdujących się po jednej stronie ciała wzdłuż linii, ciągnącej się od dolnej części przedniej kończyny po przez cały tułów do dolnej części tylnej kończyny. Wszystkie miejsca były wyrównane pod względem wielkości swego efektu. Cztery z tych miejsc znajdowały się od siebie w odległości 1, 43 i 82 centymetrów. Na każdym z nich przeprowadzano gaszenie odruchu warunkowego. Doświadczenie rozpoczynało się od zbadania jednego z tych miejsc w celu ustalenia wielkości normalnego odruchu. Następnie, na jakimkolwiek z tych miejsc gaszono odruch

i po okresach czasu wynoszących 45", 1', 3', 4' i 8' badano ponownie miejsce, które było drażnione na początku doświadczenia. Kończono doświadczenie podrażnieniem jakiegokolwiek bądź z 8 miejsc aby jeszcze raz sprawdzić w danym dniu normalną wielkość dodatniego efektu warunkowego. Doświadczenia z gaszeniem wykonywano co 4 — 5 dni mając nadzieję utrzymania mniej więcej stałego poziomu hamowania. Nadzieja ta jednak nie sprawdziła się. Hamowanie pomimo wszystko ulegało w miarę doświadczeń co raz to większej koncentracji i z tego powodu ogólny wynik trzeba było przedstawić w trzech następujących po sobie seriach, na trzech tabelach. Pies, na którym dokonywano tych doświadczeń, odznaczał się taką stałością dodatniego efektu warunkowego, że można było brać pod uwagę każde poszczególne doświadczenie zamiast liczb średnich z kilku doświadczeń. W tabelach przytoczono wielkości efektów w procentach od wielkości normalnych danego dnia. Odstępów czasu 45", 1' i 3' znajdują się tylko w trzeciej tabeli, gdyż dopiero w miarę powtarzania doświadczeń wydzielanie śliny przerywało się na tyle szybko, że zbadanie wcześniejszych stadiów następczego działania gaszenia stało się możliwe.

Tabela 1.

Odległość:	0 cm. (punkt gaszony)	1 cm.	43 cm.	89 cm.
Przerwy				
4 minuty	67%	54½%	53½%	61%
8 minut	85%	80%	65%	52½%
12 minut	77½%	82½%	93%	83%

Tabela 2.

4 minuty	85%	88½%	94%	100%
8 minut	100%	90½%	111%	89%
12 minut	96½%	100%	100%	118%

Tabela 3.

45 sekund	51½%	112%	100%	85%
1 minuta	100%	117%	112%	71%
3 minuty	91½% ^m	115%	100%	113½%
4 minuty	100%	100%	100%	100%
8 minut	74%	100%	106%	100%
12 minut	100%	100%	100%	100%

Z tabel tych widzimy, że na początku doświadczeń (tabela 1) hamowanie rozciągało się aż do najbardziej odległego punktu i było

jeszcze wyraźne po 12 minutach od chwili gaszenia. Następnie (tabela 2), zakres hamowania zmniejszył się sięgając jedynie do odległości 43 cm, przy czym już po 4 minutach hamowanie w tym punkcie było słabiej zaznaczone, niż w poprzedniej fazie doświadczeń po 12 minutach. Natomiast w punkcie najbardziej oddalonym dało się niekiedy zauważyć po 12 minutach zamiast zmniejszenia się — zwiększenie efektu w porównaniu z wielkością normalną. W końcu, w ostatniej fazie (tabela 3), hamowanie ulegając pewnym wahaniom w czasie utrzymuje się dłużej jedynie w miejscu pierwotnie gaszonym, a w ciągu minuty w miejscu najbardziej oddalonym. W pozostałych punktach, nie wyłączając punktu odległego o jeden centymetr od miejsca gaszenia, już po upływie jednej minuty przeważa zwiększenie efektu w porównaniu z normą, lub też ustala się efekt normalny.

Mamy przed sobą indukcję dodatnią, która w początkowych doświadczeniach pojawia się w pewnym oddaleniu od punktu wyjścia hamowania i daje o sobie znać dopiero po upływie kilkunastu minut, w późniejszych zaś stopniowo przesuwa się w kierunku punktu wyjściowego i występuje po coraz to krótszym czasie od chwili hamowania. Wygląda to tak, jakby indukcja stopniowo zwalcziała i wypierała proces hamowania zarówno w czasie, jak i w przestrzeni.

Pewne szczegóły dopiero co przytoczonych doświadczeń są również interesujące. Po pierwsze, zwraca uwagę niezwykła wrażliwość elementów kory, reagujących na znacznym obszarze i w ciągu dość długiego czasu (przeszło 12 minut) już na jednorazowe niewzmocnienie. Po drugie, mamy tu jeszcze jeden dowód płynności i zmienności zjawisk w pracy kory mózgowej — nieznaczny wpływ, powtarzany co pewien, dość długi okres czasu, wynoszący 4 — 5 dni, zmienia wybitnie ogólną sytuację (szybka zmiana faz). W końcu należy zwrócić jeszcze uwagę na wyraźną falistość stanów różnych punktów kory mózgowej zarówno w czasie, jak i w przestrzeni. Na przykład, na tabeli 3-ej punkt pierwotnie gaszony okazywał się w ciągu 12 minut to zahamowany, to wolny od hamowania; to samo można zaobserwować i w przestrzeni, na różnych punktach mózgu w jednym i tym samym czasie. Jest to fakt podstawowy, z którym w przyszłości będziemy się spotykali coraz częściej. Stanowi on zupełnie naturalną konsekwencję spotykania się dwóch przeciwnych procesów nerwowych, pobudzenia i hamowania, i ustalania się między nimi równowagi. Zjawisko to jest całkowicie analogiczne np. do fal 3-go rzędu, występujących na krzywej ciśnienia krwi, jako skutek wzajemnego działania na siebie wpływów nerwowych, zwiększających i zmniejszających to ciśnienie.

Podobna falistość występuje też u tego samego psa (również w doświadczeniach Podkopaiewa) przy gaszeniu do zera, i to mianowicie w punkcie najbliższym od punktu gaszonego. W punkcie bardziej odległym nie można było jej zauważyć. Być może, słabym jej wyrazem było to, że w pewnym okresie czasu poziom hamowania pozostawał bez zmian w ciągu 7 minut.

Oto jest to doświadczenie.

W odległości najbliższej (1 cm.) od punktu gaszonego:

Przerwy . .	0''	10''	30''	1'	3'	5'	8'	12'	15'	20'	25'	30'	40'
Hamowanie .	44	12	—	8	41	57	60	16	59	75	88	75	100

W odległości najdalszej (89 cm.) od punktu gaszonego:

Przerwy . .	0''	10''	30''	1'	3'	5'	8'	12'	15'	20'
Hamowanie .	66½	29	32	40	50	—	73	70	71	100

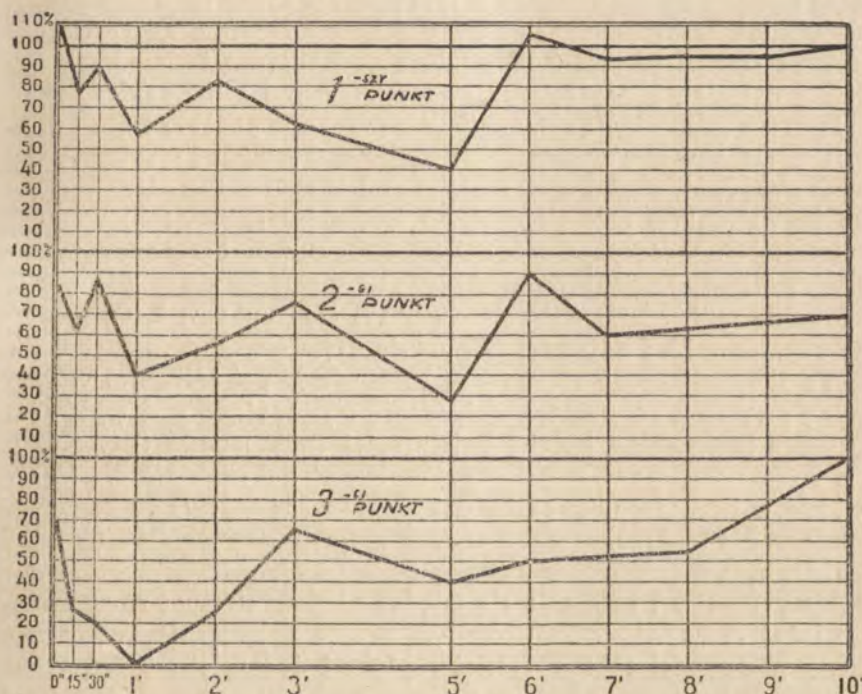
Wielkość zahamowanego odruchu podano w procentach normalnego efektu dodatniego.

Falistość i inne bardziej zawile stosunki pomiędzy pobudzeniem i hamowaniem, występujące w różnych punktach analizatora skórnego i przy różnych odstępach czasu po zastosowaniu bodźca hamującego, można było obserwować również u innego psa (doświadczenia d-ra Andrejewa). Wzdłuż tylnej kończyny, od górnej trzeciej części uda do dolnej części łydki, umieszczano cztery przyrządki do mechanicznego drażnienia skóry, Nr. Nr. 0, 1, 2 i 3, licząc od góry w dół. Odległość między nimi była mniej więcej jednakowa, wynosiła około 15 cm. Drażnienie każdego z trzech dolnych przyrządków było dodatnim bodźcem warunkowym, a drażnienie górnego — hamującym, różniczkowym. Bodziec różniczkowy nie odznaczał się dużą trwałością. Ogólny przebieg doświadczenia był następujący. Pauzy między bodźcami wynosiły stale 7 minut. Doświadczenie rozpoczynano od bodźca warunkowego w postaci dzwonka lub uderzeń metronomu. Po nim stosowano dwa bodźce dodatnie skórne puszczając w ruch jakiegokolwiek z wymienionych przyrządków, a potem następował bodziec skórny przeznaczony do badania na danym seansie doświadczalnym. Następnie wprawiano w ruch górny przyrządek, wywołujący hamowanie, a po nim w różnych odstępach czasu, trwających od 0 do 12 — 16 minut, stosowano użyty ostatnio przed różniczkowaniem bodziec skórny i na nim określano wpływ różniczkowania. Wpływ ten obliczano w procentach od normalnej wielkości efektu na bodziec skórny. Jako wielkość normalną przyjmowano wielkość średnią efektów trzech poprzedzających różniczkowanie bodźców skórnych.

Oto liczbowy wynik doświadczeń:

Przerwy	0''	15''	30''	60''	2'	3'	5'	6'	7'	8'	9'	10'
Hamowanie Punkt Nr. 1 .	110	77	90	58	82	62	40	105	93	95	95	100
" " Nr. 2 .	83	62	86	40	—	75	27	89	60	—	—	70
" " Nr. 3 .	68	24	20	0	25	65	40	50	—	55	—	100

Aby w sposób łatwiejszy i szybszy dać wyobrażenie o skomplikowanych stosunkach, występujących w tych doświadczeniach, ten sam wynik przedstawiam w postaci krzywych.



Jak Państwo widzą, pod wpływem procesu hamowania, wywołanego przez drażnienie punktu 0, punkty dodatnie wykazały o wiele więcej różnic, niż podobieństw. Najbardziej ogólne podobieństwo polegało na tym, że hamowanie, wcześniej czy później, osiągało maksimum swego działania, a następnie zniknęło. Prócz tego owo maksimum hamowania przypadało we wszystkich punktach w tym samym czasie i pojawiało się dwukrotnie: po raz pierwszy przy końcu 1-ej minuty po przerwaniu bodźca hamującego, po raz drugi przy końcu 5-ej minuty. Na tym jednak kończyły się podo-

bieństwa, a zaczynały różnice i to znaczne. W punkcie 1-szym, najbliższym hamującego, natychmiast po przerwaniu bodźca hamującego dało się zauważyć niewielkie podwyższenie pobudliwości — indukcja dodatnia. W dwóch pozostałych punktach hamowanie występowało od razu, bez poprzedzającej indukcji. W punkcie 1-ym i 2-im drugie maksimum hamowania było większe od pierwszego, w punkcie 3-im przeciwnie podczas pierwszego maksimum efekt dodatni został zahamowany całkowicie, natomiast drugie zaznaczyło się słabo. Następnie, w punktach 1-ym i 2-im występowało wiele różnorodnych wahań, w punkcie 3-im zaś miało miejsce tylko dość znaczne osłabienie hamowania w 3-ej minucie. Gdyby nie to, przebieg hamowania następczego w tym punkcie byłby tak samo prawidłowy jak w przypadkach opisanych poprzednio, na wykładzie 9-ym i 10-ym. W tym 3-im punkcie podobnie do tego, co widzieliśmy dawniej, okres osiągania maksimum był kilka razy krótszy od okresu całkowitego zanikania hamowania, w punkcie 1-ym i 2-im natomiast okres osiągania najwyższego poziomu hamowania był albo równy, albo cokolwiek mniejszy od okresu całkowitego powrotu do normalnej pobudliwości. W końcu jeżeli wziąć pod uwagę globalną wartość hamowania następczego, tj. jeżeli zsumować wszystkie procenty hamowania oznaczone na tabeli, to okaże się, że hamowanie najbardziej dało się we znaki w punkcie 3-im, mniej w punkcie 2-im i najmniej w punkcie 1-ym.

Te skomplikowane stosunki w rozkładzie pobudliwości w różnych punktach analizatora skór nego, występujące pod wpływem procesu hamowania, byłoby najsluszniej tłumaczyć w ten sposób, że indukowane podwyższenie pobudliwości dało o sobie znać najwięcej w bezpośrednim sąsiedztwie punktu, w którym to hamowanie wywołano przy pomocy bodźca zewnętrznego, i dlatego tutaj najsilniej wystąpiły fale znamionujące walkę dwóch przeciwnych sobie procesów i ustalanie się między nimi wzajemnej równowagi. Że tutaj rzeczywiście indukowany proces pobudzenia był najsilniejszy, dowodzi fakt wyraźnej indukcji dodatniej, którą tylko w tym punkcie można było zaobserwować natychmiast po przerwaniu bodźca hamującego. W punkcie najbardziej oddalonym hamowanie nie napotykało żadnych przeszkód i dlatego mieliśmy tu zwykle stopniowe nasilanie się jego do maksimum i następnie bardziej rozciągnięte w czasie osłabianie, aż do powrotu normalnego efektu.

Należy tu jednak podkreślić, że poszczególne liczby odnoszące się do najbliższego punktu, z których otrzymano przytoczone liczby średnie, różniły się pomiędzy sobą o wiele bardziej, aniżeli liczby odnoszące się do punktu średniego, a zwłaszcza najdalszego. Być

może od tego częściowo zależeć mniej wybitne różnice krzywych poszczególnych punktów. Lecz możliwe jest, że ta niestałość poszczególnych liczb tłumaczy się właśnie większymi wahaniami pobudliwości w najbliższym punkcie, niż w najdalszym.

W końcu przytoczę doświadczenia (d-ra Podkopaiewa), wykonane znów na innym zwierzęciu, które również wyraźnie podkreślają wielką złożoność analizowanych stosunków.

Po jednej stronie ciała psa, wzdłuż jednej linii, rozmieszczono przyrządki do mechanicznego drażnienia skóry: na nadgarstku (Nr. 0), na ramieniu (Nr. 1), na klatce piersiowej (Nr. 2), na brzuchu (Nr. 3) i na udzie (Nr. 4). Na nadgarstku został wyrobiony dodatni pokarmowy odruch warunkowy, pozostałe punkty były hamujące i wyrównane między sobą. Po działaniu każdego z przyrządzków hamujących, bezpośrednio, tj. bez żadnego odstępu czasu, badano przyrządek działający dodatnio. Na początku doświadczenia określano jego efekt normalny. Doświadczenia nad wpływem różnych przyrządzków hamujących na efekt przyrządka działającego dodatnio wykonywano bez określonego porządku, raz z jednym przyrządkiem raz z innym tak, że otrzymanych wyników nie można odnieść na karb zmian fazowych rozwijających się z biegiem czasu.

W załączonej tabeli przytoczone są zarówno poszczególne doświadczenia, jak i wzięte z nich liczby średnie. Efekt przyrządka działającego dodatnio jest obliczony w %% od jego wielkości normalnej.

Po działaniu przyrządka Nr. 1	133%	średnio	129½%
	128%		
Po działaniu przyrządka Nr. 2	127%	średnio	95%
	58%		
Po działaniu przyrządka Nr. 3	100%	średnio	100%
	100%		
Po działaniu przyrządka Nr. 4	140%	średnio	142%
	158%		
	127%		

Z tabeli tej widać wyraźnie, że stan punktu dodatniego jest bardzo różny w zależności od tego, jaki z przyrządzków hamujących był przedtem użyty. Przy drażnieniu najbliższego i najbardziej oddalonego punktu występowała silna indukcja dodatnia: wydziela-

nie zwiększało się znacznie w porównaniu z normą, skracał się okres utajony i często wzmagala się ruchowa reakcja pokarmowa, przy czym działanie indukujące punktu odległego było nieco większe od punktu bliskiego. Punkt 3-ci nie wywierał żadnego działania, a punkt 2-gi — bardzo różne: hamujące, dodatnio indukujące i żadne. Podobieństwo poszczególnych liczb otrzymanych przy powtarzaniu tych samych doświadczeń z przyrządkami Nr. 1, Nr. 3 i Nr. 4 było tak wielkie, że nie ma powodu podejrzewać, iż liczby te są niecisłe. I to właśnie wzbudza zaufanie do liczb odnoszących się do punktu 2-ego, który, należy przypuszczać, stanowił jakąś sferę przejściową.

Jak wytłumaczyć ten wynik? Jeżeli przyjąć, że rozmieszczenie punktów wzdłuż jednej linii na skórze odpowiada takiemuż rozmieszczeniu odpowiednich punktów w korze mózgowej, to przedstawiony wynik należy uznać za jaskrawy dowód falistego układu stanów pobudzenia na obszarze kory. Będziemy musieli przyjąć, że na drodze, po której posuwa się ten lub inny proces nerwowy, występują na przemian obszary ze zwiększoną i z obniżoną pobudliwością, raz z przewagą procesu pobudzenia, innym znów razem z przewagą hamowania. Ze względu na ważne znaczenie tego wniosku byłoby rzeczą konieczną zdobycie specjalnych dowodów stwierdzających, że przyjmowana przez nas odpowiedniość rozmieszczenia punktów na skórze i w korze jest faktem ścisłym.

Cały przytoczony na niniejszym wykładzie materiał mniej więcej zgodnie dowodzi, że zmiany pobudliwości różnych punktów kory pod wpływem bodźców zewnętrznych, a zwłaszcza pod wpływem bodźca hamującego, odbywają się w sposób falisty zarówno w czasie — w jednym i tym samym punkcie, jak i w przestrzeni, w różnych punktach, w jednym i tym samym czasie. Nie powinno się to wydawać nieoczekiwane, skoro posiadamy niewątpliwe fakty, które z jednej strony świadczą o ruchu procesów nerwowych, a z drugiej — o ich wzajemnej indukcji. Pozostaje tylko nierozwiązane ważne zagadnienie dotyczące ogólnego, ścisłego prawa, według którego odbywa się współdziałanie obydwu tych zjawisk: dlaczego raz występuje falistość, a innym razem nie, dlaczego w pewnych wypadkach rozprzestrzeniające się hamowanie jest poprzedzane indukacją dodatnią, a w innych nie można tej ostatniej spostrzec itd.? Obecnie stoimy przed bezładną różnorodnością faktów. Lecz posiadany przez nas materiał pozwala wnioskować, że ta różnorodność jest uzależniona od współdziałania trzech kategorii czynników. Są nimi: specjalne typy układu nerwowego naszych zwierząt doświadczalnych, fazy ustalania się pod wpływem bodźców zewnętrznych nowych stosunków w korze i rodzaje tego ustalania się, ponieważ

np. różne nasze odmiany hamowania wewnętrznego różnią się od siebie znacznie pod względem napięcia i trwałości. Poważnym celem przyszłej całkowitej analizy badanych zjawisk będzie właśnie (przy sprowadzeniu wszystkiego do stosunków zależnych od siły procesów nerwowych) ściśle zbadanie, w jakiej mierze w danej chwili każdy z wyżej wskazanych czynników bierze udział w czynności mózgowej. Stopniowe zbliżanie się do tego celu jest oczywiście możliwe już obecnie. Widzieliśmy stale na ostatnich czterech wykładach, że hamowanie, wywołane przez podrażnienie określonego punktu mózgu, zaczyna (wprost lub po uprzedniej krótkotrwałej indukcji dodatniej) rozprzestrzeniać się po analizatorze dopiero po przerwaniu bodźca hamującego. Dlaczego? W jaki sposób wytwarza się taki stan rzeczy? Aby odpowiedzieć na to pytanie wykonaliśmy doświadczenia, których widocznie brakowało w naszym dotychczasowym planie badań.

Badaliśmy inne punkty analizatora lub inne analizatory nie po przerwaniu bodźca hamującego, jak to czyniliśmy dotychczas, lecz w czasie jego trwania, na jego tle, jak się wyrażał dr. P o d k o p a j e w, który pierwszy pracował nad tym zagadnieniem. Badania zostały przeprowadzone na czterech różnych psach. Najprzód opiszę doświadczenia (d-ra P o d k o p a j e w a) z hamowaniem gaszącym.

Jest to ten sam pies, który służył do przytoczonych na obecnym wykładzie doświadczeń nad promieniowaniem hamowania po jednokrotnym niewzmocnieniu odruchu warunkowego i po ugaszeniu tego odruchu do zera. W opisywanych obecnie doświadczeniach odruch warunkowy na drażnienie mechaniczne określonego miejsca skóry był gaszony całkowicie. Stosowano drażnienie bądź punktu najbliższego od punktu gaszonego (odległość 1 cm), bądź najdalszego (odległość 89 cm). Drażnienie to dołączano na 30-ej sekundzie do trwającego nadal bodźca hamującego, przy czym bodźce te działały jednocześnie również w ciągu 30 sekund. Drażnienie punktu najbliższego dało w tych warunkach $84\frac{1}{2}\%$ efektu normalnego, punktu najdalszego 88% tj. w przybliżeniu jednakowo, podczas gdy natychmiast po przerwaniu bodźca hamującego, jak to widzieliśmy poprzednio, drażnienie punktów najbliższego i najdalszego dało odpowiednio: $44\frac{1}{2}\%$ i $66\frac{1}{2}\%$.

Dla całkowitej oceny tego wyniku należy jeszcze dodać, że okres utajony odruchów przy jednoczesnym drażnieniu punktu ugaszonego z innymi punktami był o wiele krótszy, niż w normie, oraz że ruchowa reakcja pokarmowa była również żywsza niż zazwyczaj. Zarówno jedno, jak i drugie bezsprzecznie wskazuje na wzmożenie pobudliwości, na indukcję dodatnią we wszystkich punktach anali-

zatora, z wyjątkiem punktu specjalnie gaszonego. Nieco mniejszy efekt wydzielnicy, wywoływany przez drażnienie tych punktów, należy oczywiście rozumieć jako wynik algebraicznego sumowania się ich efektów z efektem punktu ugaszonego.

Na specjalną uwagę w tych doświadczeniach zasługuje jeszcze rzecz następująca. Gaszenie do zera w określonym miejscu skóry wykonano przez powtarzanie co 2 minuty niewzmacnianego bodźca warunkowego. Przy nowej modyfikacji doświadczeń po otrzymaniu pierwszego zera gaszenie prowadzono dalej — i dopiero do trzeciego bodźca dającego reakcję zerową dołączano drażnienie innych punktów skóry. Obecnie łączny efekt odruchu na oba bodźce był po większej części taki sam, jak efekt normalny na pojedynczy bodziec dodatni. Oznacza to, że pogłębienie hamowania, wzmocnienie procesu hamującego doprowadziło do silniejszej indukcji dodatniej. Prócz tego w doświadczeniach tych warto zwrócić uwagę na następujące zestawienie faktów. Jak widzieliśmy poprzednio, u psa, o którym mowa, rozprzestrzeniony proces hamowania w 2 minuty po wygaszeniu do zera trzymał się jeszcze w skórnym analizatorze na poziomie nie niższym niż 50% hamowania całkowitego, podczas gdy przy drażnieniu jednoczesnym punktu ugaszonego po raz trzeci do zera (przy stosowaniu bodźca gaszonego co 2 minuty) i punktów pozostałych, nie widać najmniejszej oznaki hamowania. Tak więc, w chwili ponownego zadziałania ugaszonego bodźca proces hamowania musiał się widocznie ponownie skoncentrować w punkcie tego bodźca.

W tej samej pracy (d-ra P o d k o p a j e w a) identyczne wyniki otrzymane były na innym psie, u którego, między innymi, wyrobiono dodatnie pokarmowe odruchy warunkowe na określony ton i na uderzenia metronomu (120 uderzeń na 1'), oraz hamulec (różniczkowanie — 60 uderzeń na 1'). Ton zastosowany 9-krotnie na „tle” wywołanego przez metronom hamowania różniczkowego dał tylko jeden raz efekt nieznacznie zahamowany, w 4 wypadkach efekt był normalny, a w pozostałych 4-ech — wielkość jego znacznie nawet przewyższała normę.

Do następnych doświadczeń, dotyczących tego samego tematu, wzięto dwa psy. U jednego z nich (doświadczenia dr. W. P. G o ł o w i n e j), wśród wielu pokarmowych odruchów warunkowych, wytworzone były: odruchy dodatnie na określony ton, na gwizdek, na mechaniczne drażnienie skóry oraz 3 hamulce różniczkowe: na uderzenia metronomu, na drażnienie innego miejsca skóry i na lampkę zapalającą się w innym miejscu niż lampka dodatnia. Gdy wszystkie te odruchy były dobrze wyrobione, stosowano ten lub inny bodziec dodatni jednocześnie z jakimkolwiek z wyżej wskaza-

nych bodźców hamujących. We wszystkich tych wypadkach otrzymywano efekt zupełnie jednakowy. Bodźce dodatnie w tych połączeniach dawały albo efekt normalny, albo nieco zwiększony i to najczęściej ze skróconym okresem utajonym.

Drugą pies (doświadczenia dr. Pawłowej) pośród wielu odruchów warunkowych miał następujące odruchy dodatnie: na gwizdek, na dźwięk bulgotania i na mechaniczne drażnienie skóry, oraz odruch hamujący — na określoną ilość uderzeń metronomu. W doświadczeniach z tym zwierzęciem każdy ze wskazanych bodźców dodatnich był kilkakrotnie stosowany razem z wymienionym bodźcem hamującym. Tutaj otrzymano nieco inny wynik. Choć okres utajony również po większej części był skrócony, lecz efekt na połączenie obu bodźców był prawie stale mniejszy, i to często znacznie, w porównaniu z wielkością efektu na pojedynczy bodziec dodatni. Widocznie więc u tego psa koncentracja procesów nerwowych była mniej doskonała.

Należy dodać, że dwa ostatnie psy należały wyraźnie do dwóch różnych typów układu nerwowego. Podczas gdy hamulce różniczkowe pierwszego psa były wogóle bardzo trwałe i łączenie ich z innymi bodźcami nie wywierało na nie szkodliwego wpływu, to hamulec różniczkowy drugiego psa sam przez się bywał często niezupełny i po stosowaniu go razem z bodźcami pogarszał się jeszcze bardziej.

Z ostatniej grupy doświadczeń widzimy wyraźnie, jak indukcja dodatnia, pojawiająca się pod wpływem hamowania określonego punktu, ogranicza rozprzestrzenianie się procesu hamowania, poza tym zaś stwierdzamy, że wzajemny wpływ na siebie procesu pobudzenia i hamowania bywa określany albo przez fazę ustalania się nowych stosunków w korze (doświadczenie d-ra Podkopaiewa), albo przez typ układu nerwowego różnych zwierząt (doświadczenia dr dr Gołwinej i Pawłowej).

WYKŁAD TRZYNASTY

Kora mózgowa, jako mozaika: a) przykłady mozaiki korowej i najprostsze sposoby jej powstawania; b) zmienność fizjologicznej roli poszczególnych punktów; c) stałość pewnych punktów. — Kora, jako scalający, złożony układ dynamiczny.

Jak widać ze wszystkiego, co dotychczas zostało powiedziane, wytwarzające się za pośrednictwem aparatu mózgowego zarówno dodatnie, jak i ujemne odruchy warunkowe stale pozostają w zależności od bezmiernej ilości zjawisk przyrody. W ten sposób zjawiska te kierują dokładnie całą działalnością zwierzęcia, całym jego codziennym zachowaniem. Poszczególne odruchy muszą posiadać w korze mózgowej własne punkty uchwytu w postaci odpowiedniej komórki, czy też grupy komórek. Każda taka jednostka korowa związana jest z inną funkcją organizmu; jedne z tych jednostek wywołują jakąś czynność, inne ją powstrzymują, tłumią. Kora mózgowa stanowi przeto olbrzymią mozaikę, olbrzymią tablicę sygnalizacyjną. Tablica ta stale posiada ogromną ilość punktów zapasowych dla wytwarzania nowych sygnalizacyjnych bodźców warunkowych, prócz tego zaś, punkty uprzednio zajęte co pewien czas zmieniają swe znaczenie fizjologiczne łącząc się z innymi czynnościami organizmu.

Mechanizm owej funkcjonalnej mozaiki korowej częściowo zarysowuje się już obecnie zarówno od strony anatomicznej, jak i fizjologicznej. Skomplikowana budowa narządów odbiorczych oraz wielka ilość komórek korowych niezwykle różnorodnych pod względem wielkości, kształtu i umiejscowienia — wszystko to odpowiada wymaganiom tej mozaiki. Zgadza się z nią również nieźle owa, wprawdzie dość prymitywna lokalizacja, która została ustalona przez współczesną fizjologię. Oczywiście jednak całe to zagadnienie, dotyczące rozmieszczenia różnych czynności w korze mózgowej, jest zagadnieniem niezwykle skomplikowanym i wyjątkowo trudnym. Obecnie można stawiać zaledwie pierwsze kroki w eksperymentalnym podejściu do badania najprostszycy stron omawianej sprawy. Jednak i tutaj przedmiot badania jest jeszcze bardzo złożony i jego analiza przedstawia duże trudności. Niechby przynajmniej w niektórych wypadkach podział funkcjonalny kory

mógł być przeprowadzony na zasadach czysto anatomicznych, tj. dzięki istnieniu w mózgu oddzielnych komórek, odpowiadających różnym elementom odbiorczym. Wiemy jednak z faktu pierwotnej generalizacji bodźców warunkowych, że pobudzenie zawsze z początku promieniuje z punktu wyjściowego i obejmuje również komórki należące do innych elementów odbiorczych. W jaki sposób ześrodkowuje się ono znowu w punkcie wyjścia? Przy badaniu mechanizmu odgraniczającego od siebie dwa punkty kory mózgowej o różnym znaczeniu funkcjonalnym musimy uwzględnić dwa wypadki: wypadek, w którym obydwa te punkty są dodatnie, lecz zostały związane z różnymi odruchami bezwarunkowymi i wypadek, w którym jeden z tych punktów jest dodatni, a drugi — ujemny (tj. działający hamująco), lecz obydwa odnoszą się do jednego i tego samego odruchu bezwarunkowego. Pierwszym z tych wypadków, jako trudniejszym, zajęliśmy się dopiero niedawno i dlatego posiadany przez nas obecnie materiał doświadczalny dotyczy prawie wyłącznie drugiego wypadku — do niego też ograniczę się w dalszych moich wywodach. Omówię tu łącznie nasze dane, odnoszące się do tematu mozaiki korowej, które nie były uwzględnione na poprzednich wykładach. Rozpocznę od wypadku najprostszego i najbardziej zrozumiałego.

Oto pies, u którego między innymi pokarmowymi odruchami warunkowymi były też odruchy na mechaniczne drażnienie skóry: dodatni na drażnienie prawego ramienia i ujemny na drażnienie prawego uda. Gdy odruchy te zostały już należycie wytworzone, próbowano, jaki efekt wywoła drażnienie innych, dotychczas nie drażnionych miejsc skóry, mianowicie, na przedniej łapie o 17 cm. poniżej uprzędnio drażnionego miejsca na ramieniu, na boku o 12 cm. ku tyłowi od tegoż miejsca, na boku o 15 cm. ku przodowi od drażnionej poprzednio okolicy uda i wreszcie, na tylnej nodze o 12 cm. poniżej tej okolicy. Określano wydzielanie śliny przez 30 sekund izolowanego działania bodźca warunkowego.

Drażnienie warunkowe skóry	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"
Na przedniej łapie	6
Na ramieniu	8
Na boku bliżej ramienia	7
Na boku bliżej uda	3
Na udzie	0
Na tylnej łapie	0

To samo otrzymano i na innych psach, użytych do tych doświadczeń (doświadczeń d-ra F u r s i k o w a).

Widzimy, że pod wpływem podnieć zewnętrznych, które działały w różnych warunkach (jedna z nich była wzmacniana przez bodziec bezwarunkowy, a druga nie), w analizatorze skórnym powstały dwa odrębne, przestrzennie oddzielone od siebie punkty; punkt pobudzenia i punkt hamowania, przy czym dookoła każdego z nich utworzyła się odpowiednia strefa. Strefy te rozpościerając się jedna w sąsiedztwie drugiej, były przestrzennie rozgraniczone. Nagłe zmniejszenie się dodatniego efektu na boku bliżej uda i efekt zerowy na tylnej nodze należy rozpatrywać jako objaw przewagi procesu hamowania, ponieważ, jak to widzieliśmy na dziesiątym wykładzie, generalizacja mechanicznego podrażnienia skóry obejmuje zazwyczaj cały analizator i zmniejszanie się efektu w miarę oddalania się od miejsca wytworzonego odruchu nie zachodzi raptownie, lecz bardzo stopniowo.

W ten sposób mozaika funkcjonalna kory mózgowej zależy przede wszystkim od bodźców zewnętrznych, wywołujących przeciwne sobie procesy, jak to widzieliśmy już na wykładzie o czynności analitycznej kory.

Następnie, na innych trzech psach wykonaliśmy bardziej skomplikowane doświadczenia. Stosując u dwóch psów rozmaite tony (doświadczenia d-ra W. W. S y r i a t s k i e g o) a u jednego psa drażnienie różnych miejsc skóry (doświadczenia d-ra K u p a ł o w a), uszeregowaliśmy na przemian w sposób regularny kilka punktów dodatnich i ujemnych. Przedsięwzięto to zadanie dla kilku powodów: żeby zobaczyć, w jaki sposób wytwarza się mozaika korowa, jak daleko się ona rozpościera, jak bardzo jest ścisła, jak działają na siebie różne jej punkty, jak zachowują się punkty pośrednie i jak odbija się ta mozaika na ogólnym stanie zwierzęcia.

Niektóre wyniki tych doświadczeń przytoczę teraz, inne będą wykorzystane w innych częściach mych wykładów. Badania dotyczące tego tematu nie są jeszcze ukończone.

U jednego psa z pięciu sąsiednich oktaw fisharmonii od wielkiej oktawy do trzeciej włącznie (od 64 drgań na sek. do 1440) wszystkie tony *do* uczyniono dodatnimi bodźcami warunkowymi reakcji pokarmowej, wszystkie zaś tony *fa* — ujemnymi. W protokołach tony *do* i *fa* opatrzone są numerami porządkowymi, poczynając od tonów niskich.

Oto ostateczny stan rzeczy, jaki się wytworzył u tego psa.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
11 g. 32'	do ₃	9
44'	do ₅	9 ¹ / ₂
53'	fa ₁	0
12 g. 01'	do ₁	10
13'	do ₅	10 ¹ / ₂
22'	fa ₄	0
34'	do ₁	9 ¹ / ₂
47'	fa ₃	0
59'	do ₁	9

U drugiego psa w obrębie jednej oktawy, od *fa* małej oktawy do *fa dies* pierwszej oktawy, również uczyniono tony naprzemian to dodatnimi, to ujemnymi bodźcami warunkowymi. Tym razem odstęp między działającymi tonami były o wiele mniejsze i nie tak regularne, jak u poprzedniego psa, mianowicie: *fa dies* — bodziec dodatni, *mi* — ujemny, *do* — dodatni, *la* — ujemny, *sol* — dodatni i *fa* — ujemny.

Oto ostateczny stan rzeczy, jaki się wytworzył u tego psa.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
2 g. 2'	sol	10
9'	fa dies	8
16 ¹ / ₂ '	mi	0
24'	do	7 ¹ / ₂
34'	la	0
43'	sol	7
51'	fa	0
56 ¹ / ₂ '	sol	6

U trzeciego psa wytworzono odruchy warunkowe na mechaniczne drażnienie skóry. Przyrządy do drażnienia były umieszczone na ściśle określonych miejscach wzdłuż linii idącej od lewego podudzia poprzez cały tułów do lewego przedramienia, przy czym odległości między środkami tych przyrządów były jednakowe i wynosiły 12 cm. Ogółem było dziewięć przyrządów; oznaczaliśmy je kolejnymi numerami poczynając od podudzia. Podniety wywołane przez przyrządy o numerach nieparzystych uczyniono dodatnimi, o numerach parzystych — ujemnymi.

Oto jedno z bardziej wyraźnych doświadczeń.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kropkach przez 30''
12 g. 10'	Nr. 7	9
18'	Nr. 5	10 ^{1/2}
30'	Nr. 4	1 ^{1/2}
34'	Nr. 5	4
43'	Nr. 7	6
49'	Nr. 3	6 ^{1/2}
59'	Nr. 6	0
1 g. 3'	Nr. 7	6
8'	Nr. 7	5 ^{1/2}
16'	Nr. 2	1 ^{1/2}

Przedstawiona tu mozaika funkcjonalna kory mózgowej nie łatwo została osiągnięta, lecz trudności istniały tylko na początku jej wyrabiania. Im bardziej sprawa posuwała się naprzód, tym wytwarzanie stawało się łatwiejsze. Na szczególną uwagę zasługuje fakt, że u pierwszego i trzeciego psa przy końcu wytwarzania mozaiki korowej niektóre nowe odruchy pojawiły się od razu, same przez się. Trzeba przy tym pamiętać, że nowe podniety warunkowe powstawały w sferze wpływów przeciwnego procesu nerwowego.

U pierwszego psa był już wytworzony dość dawno dodatni odruch warunkowy na ton do_4 . W danym doświadczeniu reakcja nań wynosiła 8 kropel przez 30 sekund. Gdy po raz pierwszy zastosowano ton fa_4 , nie dał on żadnego efektu. Nasunęło się przypuszczenie, że stał się od razu hamulcem. Przypuszczenie to potwierdziło się nazajutrz. Dnia tego zaczęto doświadczenie od zastosowania tonu fa_4 , który i tym razem nie dał dodatniego efektu, a następujący po nim bodziec dodatni do_4 okazał się w znacznym stopniu zahamowany. Tak więc ton fa_4 rzeczywiście stał się hamulcem sam przez się, bez wyrabiania, mimo iż znajdował się w strefie dodatniego do_4 . To samo powtórzyło się z tonem do_5 , który zastosowany po raz pierwszy dał efekt dodatni, mimo iż znajdował się w strefie hamującego tonu fa_4 .

U trzeciego psa, u którego stosowano skórne bodźce warunkowe, oba skrajne bodźce dodatnie: Nr. 1 i Nr. 9 również od razu, bez wyrabiania, wywołały pełny efekt, mimo iż znajdowały się w strefach punktów hamujących Nr. 2 i Nr. 8.

Wytlumaczenia powyższych faktów należy się naturalnie doszukiwać w zjawiskach wzajemnej indukcji, pochodzącej od punktów, w których ustaliły się procesy pobudzenia i hamowania i które już

uprzednio regularnie przeplatały się ze sobą. Stąd też staje się rzeczą zrozumiałą, dlaczego wszelka czynność rytmiczna jest szczególnie łatwa i wygodna. U wszystkich dopiero co opisanych psów, przy regularnym występowaniu naprzemian bodźców dodatnich i ujemnych, odruchy wyróżniały się wyjątkową ścisłością. Oto przykład, jak taka kolejność stopniowo coraz bardziej odgranicza punkty dodatnie od ujemnych nawet w ciągu jednego doświadczenia, na początku którego efekty poszczególnych punktów nie wiele się od siebie różniły.

Trzeci pies, u którego stosuje się bodźce skórne.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
1 g. 3'	Nr. 1	17 ¹ / ₂
12'	Nr. 2	8
19'	Nr. 3	14
26'	Nr. 4	4
34'	Nr. 5	10
44'	Nr. 6	¹ / ₂
53'	Nr. 7	7 ¹ / ₂
2 g. 7'	Nr. 8	0
23'	Nr. 9	6

Oto inne przykłady zaczerpnięte z pracy nad pierwszym psem z okresu, gdy odruchy nie były jeszcze regularne.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
10 g. 50'	do ₂	5
59'	do ₂	7
11 g. 16'	do ₃	3
26'	do ₃	7
38'	do ₄	5
50'	do ₂	2
12 g. 1'	do ₂	4

Ten sam pies, po trzech dniach.

11 g. 50'	do ₂	7
59'	fa ₁	0
12 g. 12'	do ₃	6
20'	fa ₂	0
31'	do ₄	6
42'	fa ₃	0
58'	do ₂	6

W ten sposób następną zasadą, na której opiera się funkcjonalna mozaika korowa jest wzajemna indukcja procesów nerwowych.

Poza tym zajmowaliśmy się w tych doświadczeniach określeniem stref (pól) zarówno procesu pobudzenia jak i hamowania, jak również ewentualnych stref obojętnych, przestrzeni pośrednich pomiędzy strefami czynnymi.

Na psach, z wytworzoną mozaiką korową tonów, próbowaliśmy tony zawarte między stosowanymi bodźcami dodatnimi i ujemnymi i obserwowaliśmy ich efekty. Efekty dodatnie w postaci wydzielania śliny były oczywiście widoczne wprost. Co się tyczy efektów zerowych, to należało przy pomocy specjalnych doświadczeń zorientować się, czy mamy do czynienia z brakiem efektu, czy też z efektem hamującym. W tym celu badaliśmy te bodźce bądź na hamowanie następcze, bądź na indukcję dodatnią.

Doświadczenie z dn. 9/X 1925

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
1 g. 22'	do	10
30'	mi	0
40'	do	7
50'	re	0
52 ¹ / ₂ '	Mechan. drażnienie skóry	1

Doświadczenie z dn. 14/X 1925

12 g. 50'	sol	10
56'	fa	9
1 g. 7'	mi	0
15'	do	10
25'	do dièse	3

Doświadczenie z dn. 20/X 1925

2 g. 14'	Mechan. drażnienie skóry	4
20'	fa dièse	13
33'	mi	0
40'	do	10
48'	mi bémol	0
50 ¹ / ₂ '	Mechan. drażnienie skóry	2

Widzimy, że znaczenie tonów pośrednich *re*, *do dièse* i *mi bémol*, rozmieszczonych między dodatnim *do* i ujemnym *mi* okazało się różne. Półton *do dièse* posiadał efekt wprawdzie zmniejszony, ale

dodatni, tj. należał do strefy dodatniego *do*. Ton *re* i półton *mi bémol* miały pozornie jednakowe działanie zerowe. Lecz przy badaniu ich hamowania następczego uwidoczniła się między nimi różnica. W dwie minuty po zastosowaniu półtonu *mi bémol* warunkowe podrażnienie skóry straciło 50% swego zwykłego efektu, tj. zostało zahamowane, zaś po tonie *re* w tych samych warunkach pozostało ono bez zmiany. A zatem półton *mi bémol* bezwzględnie znajdował się w strefie ujemnego *mi*, zaś ton *re* albo był zupełnie obojętny, albo był zahamowany w znacznie mniejszym stopniu. Ostatnią kwestię trzeba było rozwiązać przy pomocy subtelniejszych doświadczeń i dlatego zagadnienie dotyczące istnienia punktów rzeczywiście obojętnych podlega dalszemu badaniu.

W doświadczeniach tych badano również wzajemne oddziaływanie na siebie punktów przy bezpośrednich przejściach od drażnienia jednych punktów dodatnich do innych, od jednych punktów ujemnych do innych, od punktów dodatnich do ujemnych i na odwrót. Lecz otrzymywane wyniki były po większej części tak skomplikowane, że byliśmy zmuszeni rozwiązywać to zagadnienie w warunkach bardziej uproszczonych.

Jak zaznaczyliśmy już na pierwszym wykładzie oraz na początku niniejszego, mozaika funkcjonalna kory nie tylko może się stale uzupełniać, ale często również podlega przeróbkom, tj. te same punkty kory zostają połączone raz z jedną, raz z inną czynnością fizjologiczną organizmu. Rozporządzamy tylko jedną pracą (d-ra S. S. F r i d e m a n a), która dotyczy tej ostatniej kwestii.

Z jednych i tych samych czynników wytwarzano najpierw pokarmowe bodźce warunkowe, a następnie przerabiano je na kwasowe i na odwrót — bodźce, będące poprzednio kwasowymi, przekształcano w pokarmowe. U dwóch psów bodziec warunkowy, pierwotnie pokarmowy, był przerobiony na kwasowy, a u trzeciego psa na odwrót — kwasowy na pokarmowy. Oczywiście wykonywano to w ten sposób, że dany bodziec warunkowy zaczynało wzmocniać przez inny bodziec bezwarunkowy. Ogólny przebieg całej sprawy przedstawia się w sposób następujący. Bodziec warunkowy bardzo szybko — nawet w ciągu jednego doświadczenia — ztraca swój efekt wydzielniczy i staje się na krótszy lub dłuższy czas zerowy, następnie zaś ponownie zaczyna wywoływać wydzielanie śliny, lecz, jak to wykazały wyraźne zmiany w składzie śliny z gruczołu podszczękowego, jest to już odruch drugiego rodzaju. Cały ten proces wymaga około 30 połączeń bodźca warunkowego z nowym bodźcem bezwarunkowym. Gdy następnie u pierwszych dwóch psów po dłuższym okresie, w którym stosowano kwasowy odruch warunkowy, został on przekształcony znów na od-

ruch pokarmowy, przekształcenie to odbyło się bardzo szybko, po niewielu odpowiednich skojarzeniach. Wynika stąd, że pierwsze połączenie do pewnego stopnia ocalało, mimo istnienia drugiego połączenia.

W opisywanych badaniach główną uwagę zwróciliśmy jednak na inną sprawę. Chcieliśmy wiedzieć, czy przy przeróbce bodźca warunkowego jednego odruchu na bodziec innego odruchu zostanie zachowane różniczkowanie. U wszystkich trzech psów otrzymano identyczne wyniki. Jeden z nich opiszę dokładnie. Warunkowym bodźcem pokarmowym był ton *mi* (2600 drgań na 1"). W stosunku do tego bodźca wytworzono należycie skoncentrowane różniczkowanie na sąsiedni niższy ton (2324 drgania na 1"). Następnie pokarmowy bodziec warunkowy przekształcono w kwasowy. Różniczkowanie po raz pierwszy zastosowane w tych nowych warunkach okazało się zupełne i tak samo skoncentrowane, jak poprzednio. Wówczas wytworzono bardziej subtelne różniczkowanie na wyższy półton (2760 drgań na 1"). Gdy ton *mi* przekształcono znowu na bodziec warunkowy pokarmowy, to nowe różniczkowanie zachowało się całkowicie.

W ciągu poprzednich wykładów zaznajomiliśmy się dostatecznie z faktem, że w jednych i tych samych punktach kory mózgowej, w zależności od warunków, powstaje to proces pobudzenia, to hamowania, że raz pojawia się jedna czynność organizmu, raz — inna. Ta zmiana roli fizjologicznej poszczególnych punktów kory odbywa się dość łatwo, t. zn., że mogą one zmieniać dość szybko swój stan (proszę sobie przypomnieć doświadczenia z indukcją ujemną) i swe połączenia (jak na to wskazują doświadczenia dopiero co przytoczone).

Posiadamy jednak również fakty, z których wynika, że określona rola pewnych punktów i części kory, a nawet stosunki czasowe przebiegających w nich procesów mogą się stać niezwykle trwałymi i bądź wcale nie ulegać przemianom, bądź też ulegać im z wielkimi trudnościami. Spotkaliśmy się z tym w pracy dotyczącej dodatnich i ujemnych odruchów warunkowych śladowych (doświadczenia d-ra F r o ł o w a). Niektóre zjawiska miały tu tak wyjątkowe cechy, że uważam za konieczne opisać je szczegółowo.

Wytworzono u psa śladowy odruch warunkowy kwasowy na ton organów 1740 drgań na 1"; ton trwał 15" zaś w 30" po jego przerwaniu wlewano psu do pyska kwas. Odruch ten był stosowany w ciągu roku i 9 miesięcy i powtórzono go 994 razy. Okres utajony wynosił, licząc od początku tonu, około 25 sekund, czyli wydzielanie rozpoczynało się w 10 sekund po przerwaniu bodźca. Gdy jedno doświadczenie z tym odruchem były zakończone, postano-

wiono dla innych doświadczeń przerobić ton z bodźca śladowego na bodziec aktualnie działający, tj. otrzymać efekt nie po przzerwaniu bodźca, lecz podczas jego trwania.

W tym celu zaczęto wzmacniać ton przez wlewanie kwasu już na 15-ej sekundzie jego działania. Po 20 takich połączeniach nie tylko nie pojawił się odruch warunkowy w ciągu owych 15 sekund, lecz wydzielanie śliny rozpoczynało się dopiero po 10 sekundach od wiania kwasu, tj. po tych samych co dawniej 25 sekundach od początku tonu. Zastosowanie zamiast tonu innych bodźców słuchowych nic nie zmieniło. Gdy zaś ton i owe inne bodźce były stosowane oddzielnie bez wlewania kwasu w ciągu 45 sekund, wówczas w 25 sekund od ich rozpoczęcia pojawiało się wydzielanie śliny, które szybko wzrastało, osiągając ok. 10 kropli w ciągu 20 sekund. Następnie zaczęto stosować wlewanie kwasu w 2 sekundy po zadziałaniu tonu. Mimo to jednak, po bardzo wielkiej ilości (kilkudziesięciu) takich połączeń, wydzielanie śliny zarówno przy wlewaniu kwasu, jak i przy stosowaniu tonu bez kwasu występowało nadal dopiero po 20 — 25 sekundach od początku tonu.

Oto doświadczenie ostatnie z tej serii.

Czas	Czas izolowanego działania bodźca warunkowego	Okres utajony wydzielania śliny
—		
1 g. 12'	30"	26"
24'	2"	29"
31'	45"	23"
40'	2"	32"
54'	15" + 30" pauzy	25"

W doświadczeniu podnieta warunkowa za każdym razem była wzmacniana przez kwas.

Wreszcie na ton *fis* tonogeneratorsa wytworzono odruch pokarmowy, lecz i tutaj okres utajony utrzymywał się uporczywie na 24—28 sekundach.

Dopiero gdy wytworzono kwasowy odruch warunkowy na mechaniczne drażnienie skóry, wzmacniane w 2 sekundy po rozpoczęciu bodźca, wówczas przy 24-ej próbie otrzymano wydzielanie warunkowe wynoszące 12 kropeł przez 30" z okresem utajonym — 2".

Podobną trwałość wytworzonego procesu hamowania można było zaobserwować jeszcze u innego psa. Wytworzono u niego hamulec warunkowy (odnoszący się do bodźca warunkowego, którym były uderzenia metronomu 104/1') ze śladów tonu organów o 1740 drganiach na 1". Nawet w 60" po przzerwaniu tego tonu, ślady jego

działały jeszcze jako hamulec warunkowy. Oczywiście tego rodzaju hamowanie trzeba było wytwarzać nadzwyczaj powoli i stopniowo, stosując z początku metronom prawie natychmiast po przerwaniu tonu. Całkowite wytworzenie takiego hamowania warunkowego zajęło przeszło dwa lata. A trzeba jeszcze dodać, że w stosunku do tego hamulca warunkowego było wytworzone różniczkowanie. Tak więc hamowanie było, że się tak wyrażę, bardzo napięte. Następnie pies ten miał służyć do innego tematu i z tego powodu zaczęto wytwarzać dodatni bodziec warunkowy z dźwięku słuchawki telefonicznej, którą wprawiano w drganie przy pomocy zmiennego prądu o częstości prawie równej częstości drgań stosowanego uprzednio tonu. Odruch warunkowy niezwykle długo się nie pojawiał. Wówczas zastosowano ów nowy czynnik przed uderzeniami metronomu i wtedy wystąpiło na jaw jego silne działanie hamujące. Mając przykład trwałości hamowania u poprzedniego psa, tutaj zmieniliśmy nasze postępowanie w ten sposób, że zaczęliśmy wzmacniać przez bodziec bezwarunkowy zespół hamujący, składający się z dźwięku słuchawki telefonicznej i uderzeń metronomu, tj. postępowaliśmy wprost odwrotnie niż przy wytwarzaniu zespołu hamującego ze śladów tonu i uderzeń metronomu. I rzeczywiście, obecnie zespół hamujący stał się stosunkowo prędko bodźcem dodatnim, a wkrótce i dźwięk słuchawki również nabył dodatniego działania warunkowego. Ton organów natomiast nie stał się bodźcem warunkowym i trzeba go było specjalnie pozbawiać działania hamującego w ten sam sposób, jak to uczyniono przedtem z dźwiękiem słuchawki. W tym jednak wypadku cel nie prędko został osiągnięty.

Opisane wypadki trwałości procesu hamowania należy uważać za niezwykle. Być może, niezależnie od napięcia procesu istniały tu jeszcze dla niej specjalne przyczyny w warunkach danych doświadczeń. Możliwe, że do ich objaśnienia przyczynią się nasze doświadczenia, dotyczące hipnotyzmu i snu, o czym będzie mowa dalej.

Obok powyższych wypadków trwałości procesu hamowania w różnych punktach kory, można też postawić wypadek trwałości procesu pobudzenia. Wytworzono u psa (doświadczenie d-ra B. N. B i r m a n a) pokarmowy odruch warunkowy na ton fisharmonii o 256 drganiach na 1". Odróżnicowano od niego 22 tony — wyższe aż do tonu o 768 drganiach na 1" i niższe do tonu 85 drgań na 1", tj. jak zwykle ton 256 drgań był wzmacniany przez pokarm, a wszystkie pozostałe tony nie. Ton dodatni był stosowany w każdym doświadczeniu po kilka razy, a z tonów hamujących stosowano raz jedno, raz inne. W ten sposób punkt dodatni był jakby oto-

czony punktami ujemnymi, lecz to doprowadziło nie do zmniejszenia jego efektu, lecz na odwrót do jego znacznego powiększenia. Następnie psa wprowadzono w głęboki sen fizjologiczny. Wśród tego snu, gdy ani ostry gwizd, ani uderzenie kułakiem we drzwi pokoju doświadczalnego, nie mogły psa obudzić, dodatni ton natychmiast wyprowadzał psa ze snu, przy czym otrzymywano całkowity efekt ślinowy. Ponieważ jak wykazemy w następnych wykładach sen nie jest niczym innym jak hamowaniem, w niniejszym doświadczeniu mamy przykład trwałości procesu pobudzenia w określonym punkcie kory i odporności jego wobec silnego nacisku hamowania.

O ile z jednego punktu widzenia korę mózgową można uważać za mozaikę, składającą się z niezliczonej ilości różnych punktów, spełniających w każdym momencie pewną określoną fizjologiczną rolę, to z drugiego punktu widzenia, stanowi ona dla nas niezwykle złożony układ dynamiczny, skierowany stale ku scalaniu (integracji) różnych funkcji i ku utrzymywaniu pewnego ich stereotypu. Każdy nowy lokalny wpływ daje o sobie znać w większym lub mniejszym stopniu w całym układzie. Wytworzyliśmy pewną ilość odruchów warunkowych. Dodanie nowych odruchów zarówno dodatnich, jak zwłaszcza ujemnych, po większej części odbija się natychmiast na stanie poprzednich (doświadczenia d-ra Anrepa i innych). Mało tego. Jeśli odruchy pozostają te same i zmieniamy jedynie raz ustalony i długo utrzymywany ich porządek, wielkość efektu odruchów warunkowych ulega wyraźnej zmianie w kierunku zmniejszenia, tj. w kierunku przewagi procesu hamowania.

Oto przykład wzięty z pracy d-ra D. I. Sołowiejczyka. Stosujemy u psa co 10 minut w przytoczonym poniżej porządku następujące pokarmowe bodźce warunkowe: uderzenia metronomu, zapalenie lampki elektrycznej, gwizd i mechaniczne drażnienie skóry. W każdym doświadczeniu powtarza się ten szereg dwukrotnie.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 15''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 15''
3 g. 9'	Uderzenia metronomu	4
19'	Zapalenie lampki elektrycznej	4
29'	Gwizd	4
39'	Mechaniczne drażnienie skóry	4
49'	Uderzenie metronomu	5
59'	Zapalenie lampki elektrycznej	3
4 g. 9'	Gwizd	1 ¹ / ₂
19'	Mechaniczne drażnienie skóry	2

W doświadczeniu następnego dnia porządek bodźców zostaje nieco zmieniony.

2 g.	24'	Zapalenie lampki elektrycznej . . .	2 ¹ / ₂
	34'	Gwizd	Ślad
	44'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	2
	54'	Uderzenia metronomu	1
3 g.	4'	Zapalenie lampki elektrycznej . . .	2
	14'	Gwizd	1 ¹ / ₂
	24'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0
	34'	Uderzenia metronomu	Ślad

Takie zmniejszenie efektu odruchów warunkowych przy zmianie ich porządku niekiedy, jak w przytoczonym doświadczeniu, następuje od razu, niekiedy zaś wyraźniej uwidacznia się nazajutrz, już po powrocie do dawnego porządku i może trwać wiele dni, lub też szybko przeminąć.

Zmniejszenie się odruchów w powtórny szereg w pierwszym z przytoczonych doświadczeń jest zjawiskiem dość częstym, o którym będzie mowa na następnym wykładzie.

WYKŁAD CZTERNASTY

Rozwijanie się w komórce korowej stanu hamowania pod wpływem bodźca warunkowego.

Bodziec warunkowy wywołujący pobudzenie określonej komórki korowej winien przede wszystkim dawać nam znać o jej właściwościach. Jedną z charakterystycznych właściwości komórek korowych jest rozwijanie się w nich prędzej czy później pod wpływem działania bodźców warunkowych stanu hamowania. Z wykładów dotyczących hamowania wewnętrznego wiemy, że gdy tylko dodatni bodziec warunkowy pozostaje bez wzmocnienia, tj. gdy nie towarzyszy mu bodziec bezwarunkowy, staje się on hamulcem, czyli komórka pod jego wpływem przechodzi w stan hamowania. Jak należy rozumieć ten fakt? Jaka jest jego najbliższa przyczyna? Czy przejście to ma miejsce tylko przy wymienionym warunku? Jakie znaczenie ma przy tym odruch bezwarunkowy? Na niniejszym wykładzie postaram się na pytania te odpowiedzieć.

Fakt rozwijania się stanu hamowania w komórkach korowych jest w rzeczywistości znacznie ogólniejszy, niż by to można było przypuszczać na zasadzie tego, co dotychczas mówiłem o powstawaniu hamowania wewnętrznego. Powstawanie procesu hamującego pod wpływem niewzmacniania stanowi tylko poszczególny wypadek bardziej ogólnych zależności. Gdy odruch jest wzmacniany, komórki również przechodzą w stan hamowania, choć przejście to odbywa się wtedy znacznie powolniej. Bodziec bezwarunkowy nie zapobiega rozwijaniu się hamowania, a tylko je opóźnia.

Oto zwykły, stale powtarzający się fakt. Mamy powiedzmy odruch warunkowy odsunięty w czasie na 30", tj. bodziec warunkowy trwa 30" do chwili przyłączenia bodźca bezwarunkowego. Przypuśćmy, że gdy odruch jest już zupełnie wytworzony, tzw. przez nas okres utajony, tj. odstęp czasu między początkiem działania bodźca warunkowego i początkiem wydzielania śliny, wynosi 5". Okres ten w ciągu pewnego czasu (który dla rozmaitych psów jest bardzo różny) prawie nie ulega zmianie, po czym zaczyna stopniowo wzrastać. Wreszcie dochodzi do tego, że przez całe 30" izolowanego działania bodźca warunkowego ślina nie wydziela się

wcale. Gdy spróbujemy odsunąć chwilę dołączenia bodźca bezwarunkowego o dalsze 5—10", wydzielanie warunkowe pojawi się na nowo, kiedy jednak po pewnym czasie zastosujemy takie przedłużenie bodźca warunkowego po raz wtóry, efektu wydzielniczego więcej już nie otrzymamy. W ten sposób, aby uzyskać efekt warunkowy, musimy coraz bardziej i bardziej opóźniać dołączenie bodźca bezwarunkowego, aż wreszcie i to nie pomaga i efekt warunkowy znika ostatecznie. Cały ten proces zanikania wydzielania warunkowego trwa rozmaicie długo u różnych psów: u jednych odbywa się w ciągu kilku tygodni, a nawet dni, u innych w ciągu wielu lat. W zwykłych naszych warunkach doświadczalnych zanikanie to szczególnie szybko występuje przy bodźcach cieplnych (zarówno na ochładzanie jak i na ogrzewanie skóry), nieco powolniej przy bodźcach dotykowych, a niekiedy i wzrokowych. Najpóźniej pojawia się ono pod wpływem bodźców słuchowych, zwłaszcza nie ciągłych, a przerywanych.

Oto przykład wykazujący, jak bardzo poszczególne czynniki występujące w roli bodźców warunkowych różnią się od siebie pod względem wpływu, jaki wywierają na odpowiednie komórki korowe. Wytworzono u psa (doświadczenia d-ra Sziszło) pierwszy bodziec warunkowy na mechaniczne drażnienie skóry. Pokarm przyłączano po 10 sekundach od początku bodźca i tylko niekiedy podawano go dopiero w 30 sekundzie. Odruch pojawił się za 27-ym razem. Począwszy od 179-go razu (w ciągu 5 tygodni) ustalił się on na wysokości 8 kropel na minutę. Potem przystąpiono do wyrabiania drugiego odruchu, również pokarmowego, na ogrzewanie danego miejsca skóry do temperatury 45° C. Odruch wytworzył się szybciej. Za 12-ym razem przy odsunięciu na 30 sekund otrzymano 4 krople śliny. Mimo iż bodziec ten był również stale wzmacniany po 10 sekundach od jego zadziałania, odruch warunkowy szybko zaniknął i za 33-im razem przy odsunięciu na minutę dał zaledwie jedną kroplę śliny.

Fakt, że zanikanie odruchu warunkowego, mimo iż jest on wzmacniany, jest wyrazem narastającego stanu hamowania komórki pod wpływem powtarzającego się bodźca warunkowego, może być dowiedziony w sposób następujący. Gdy w związku z opisanym dopiero co różnym zachowaniem się bodźców, na jeden z nich nie otrzymujemy więcej wydzielania śliny, wówczas zastosowanie natychmiast po nim innych bodźców, czynnych, powoduje ich chwilowe osłabienie. Podobnie też gdy zaprzestaniemy stosować bodziec, który utracił swój dodatni efekt, otrzymamy powiększenie działania bodźców pozostałych. Wynika stąd, że bodziec

ten rzeczywiście nabył działanie hamujące. Nie należy mieszać opisanego tutaj zjawiska z tym, cośmy w części dotyczącej hamowania wewnętrznego określili jako opóźnienie. Zjawiskiem opóźnienia będzie ów „okres utajony”, który ustala się wkrótce po wytworzeniu każdego odruchu warunkowego i utrzymuje się następnie bez zmian dłuższy lub krótszy przeciąg czasu. Dane zjawisko natomiast cechuje bezwzględny charakter postępujący.

Stan hamowania w komórce pod wpływem bodźca warunkowego następuje tym szybciej, im odruch bardziej jest odsunięty, tj. czym dłuższe jest izolowane pobudzenie warunkowe.

Tak na przykład odruch odsunięty na 10 sekund może się utrzymywać u danego psa w ciągu dłuższego czasu bez zmian i służyć dla wielu doświadczeń; po odsunięciu tego odruchu na 30 sekund wkrótce staje się on niezdatnym, gdyż przekształca się w odruch hamujący.

Pies posiada (doświadczenia d-ra M. K. Pietrowej) między innymi pokarmowymi odruchami warunkowymi odruch na uderzenia metronomu. Póki działanie izolowane bodźca warunkowego trwało 10 sekund, był on stały.

Oto przykład:

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 10''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 10''
3 g. 0'	Uderzenia metronomu	0
35'	To samo	1
47'	To samo	2
4 g. 2'	To samo	2
9'	To samo	3
20'	To samo	2

Jak tylko izolowane działanie bodźca przedłużono do 30'', efekt odruchu stał się zmienny i przy powtarzaniu w ciągu doświadczenia zaczął zmniejszać się do zera.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
2 g. 55'	Uderzenia metronomu	6
3 g. 5'	To samo	17
20'	To samo	4
30'	To samo	4
35'	To samo	2
45'	To samo	0

Przytoczone tu przykłady dzieli jednodniowa przerwa.

Ze względu na różnice, jakie pod tym względem spotykamy u poszczególnych psów, wskazane jest, a często nawet konieczne posługiwanie się w rozmaitych wypadkach różnie odsuniętymi odruchami. Jest też rzeczą zrozumiałą, że odruchy silnie odsunięte w czasie, opóźnione, wytwarzają się z trudnością i wcale nie u wszystkich psów dają się otrzymać.

Również do codziennych zjawisk należy, że bodźce warunkowe przy powtórzeniach w ciągu jednego doświadczenia szybko tracą na sile, często nawet po jednorazowym zastosowaniu. Fakt ten wystąpił wyraźnie w ostatnim doświadczeniu przytoczonym na zeszłym wykładzie. Ze w tym wypadku decydujące znaczenie ma właśnie powtarzanie, a nie jakaś inna okoliczność (jak na przykład wzrastające nasycenie zwierzęcia w ciągu doświadczenia przy pokarmowych bodźcach warunkowych), na to wskazuje fakt, iż przy powtarzaniu tylko jednego z bodźców warunkowych efekt jego silnie obniża się, podczas gdy inne bodźce mogą zachować swe zwykłe działanie do końca doświadczenia. Odpowiedni przykład będzie przytoczony później.

Ponieważ stała wielkość odruchu warunkowego stanowi w wielu wypadkach warunek konieczny dla rozwiązania danego zagadnienia, przeto eksperymentator musi nieraz zwalczać ową tendencję do rozwijania się procesu hamowania wszelkimi możliwymi środkami. Środków takich poznaliśmy kilka, z początku na drodze czysto empirycznej, a potem wychodząc z założeń teoretycznych. Oczywiście najskuteczniejsze środki polegały na stwarzaniu warunków wprost odwrotnych do tych, które przyczyniły się do zahamowania bodźców warunkowych.

Przede wszystkim więc wchodzi tu w rachubę skrócenie izolowanego okresu bodźca warunkowego. Jeżeli na przykład, jak to często bywa, bodziec warunkowy był przed tym wzmacniany dopiero na 30 sekundzie, teraz zaczynamy go wzmacniać już po upływie 3 — 5 sekund. Oczywiście bodziec staje się wówczas „nieużyteczny” dla jakiegokolwiek pracy, gdyż w czasie 3 — 5 sekund tym bardziej nie możemy zaobserwować żadnego wydzielania. Trzeba jednak pamiętać, że jest to okres przejściowy, specjalnie przeznaczony dla odnowy, lub, że się tak wyrażę, dla uzdrowienia bodźca warunkowego. Gdy po tym okresie powracamy do zwykłych warunków doświadczalnych (odsunięcia na 30 sekund) uleczony odruch znów daje stały i znaczny efekt. Należy przy tym przestrzegać następującą zasadę: od odruchu wzmacnianego prawie natychmiast do odruchu normalnie odsuniętego poleca się przechodzić nie od razu, lecz stopniowo, powoli powiększając odstęp czasu mię-

dzy początkiem bodźca warunkowego i bezwarunkowego. Powyższy sposób jest tym skuteczniejszy, t. j. efekt jego jest tym trwalszy, im mniej osłabiony był dany odruch poprzednio i im dłużej odruch ten był „leczony“. Gdy jednak osłabienie odruchu było zbyt znaczne i zadawnione, wtedy opisany tu środek może zawieść zupełnie. Odpowiedni przykład za chwilę przytoczę.

Prócz powyższego sposobu dodatnio wpływa na osłabiony odruch, jeżeli stosujemy go jednorazowo w każdym doświadczeniu lub przynajmniej możliwie ograniczamy ilość jego powtórzeń.

Podobnie w wielu wypadkach przerwa w doświadczeniach, choćby nawet kilkudniowa, daje pożądane rezultaty.

Poza tym zaś istnieje wiele pośrednich sposobów „leczenia“ osłabionych odruchów warunkowych. Do takich należą: stosowanie w postaci bodźców warunkowych czynników silnych, powiększenie ilości bodźców warunkowych, wpływ indukcji dodatniej, wreszcie wzmożenie siły bodźców bezwarunkowych. Obecnie jednak interesują nas głównie opisane wyżej sposoby bezpośrednie.

Istnieją jednak wypadki, gdy żaden z wymienionych tu sposobów nie daje wyników.

Dodatnie odruchy warunkowe stopniowo zanikają. Zwierzę staje się w czasie doświadczenia coraz bardziej apatyczne i nie je nawet podawanego mu na bodźce warunkowe pokarmu. Często dzieje się to z psami które w ciągu szeregu lat służyły do wielu nader ścisłych doświadczeń.

Co to wszystko znaczy? Cóż należy z takim psem uczynić? Dawniej po prostu odrzucilibyśmy go, uważając, iż jest do doświadczeń zupełnie niezdatny. Obecnie jednak stanowi on dla nas zagadnienie, które wymaga rozwiązania. Rozwiązanie to okazało się zresztą bardzo proste. Gdy tylko zaprzestano stosować dawne bodźce warunkowe i zastąpiono je przez nowe, trudność, która wydawała się nie do przezwyciężenia, natychmiast znikła. Ponieważ różne odruchy uboczne, które w początkowym okresie wytwarzania odruchów warunkowych stanowią znaczną przeszkodę w pracy, już dawno u takiego psa odpadły, przeto nowe odruchy wyrabiają się nadzwyczaj szybko i wkrótce osiągają swe maksymalne wartości. Pies powraca do swego dawnego stanu i staje się całkowicie zdalny do doświadczeń. Ze względu na ważne znaczenie tego faktu, przytoczę dokładną historię jednego z takich psów. (doświadczenia d-ra P o d k o p a j e w a).

Doświadczenia z tym psem zaczęto w czerwcu 1921 roku. Stopniowo wytworzono u niego najrozmaitsze dodatnie i ujemne pokarmowe odruchy warunkowe. Odruchów skórnych (dotyko-

wych) było kilka (na rozmaite miejsca skóry), oznaczano je różnymi numerami. Wszystkie odruchy odznaczały się stałością efektów i jednakowym trwaniem okresów utajonych. Pies ten w ciągu szeregu lat służył do opracowania wielu tematów.

Oto doświadczenie z 1922 roku (30.VIII) z dodatnimi odruchami:

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Okres utajony wydzielania śliny
12 g. 3'	Mechan. drażnienie skóry	Nr 1 . . . 14	2''
10'	To samo	Nr 2 . . . 14½	3''
20'	To samo	Nr 3 . . . 14	3''
25'	Uderzenia metronomu	14½	3''
33'	Mechan. drażnienie skóry	Nr 4 . . . 13½	6''
39'	To samo	Nr 4 . . . 13	3''

Doświadczenie z 1923 roku (6.VIII): dodatnie odruchy i ujemny (hamowanie warunkowe).

10 g. 20'	Mechan. drażnienie skóry	Nr. 4 . . . 11	2''
28'	To samo	Nr. 8+ton 0	
33'	To samo	Nr. 5 . . . 11½	5''
40'	To samo	Nr. 5 . . . 10	5''

Doświadczenie z 1924 roku (12.VI): dodatnie odruchy i ujemny (hamulec warunkowy z innym składnikiem):

10 g. 37'	Mechan. drażnienie skóry	Nr. 1 . . . 3½	7''
42'	Mechan. drażnienie skóry	Nr. 8	
	+ zapalenie lampki	0	10''
43½'	Mechan. drażnienie skóry	Nr. 1 . . . 3	
49'	Uderzenia metronomu	5½	7''
56'	Mechan. drażnienie skóry	Nr. 8 . . . 2	12''
11 g. 8'	To samo	Nr. 8 . . . 1	23''

W końcu tego roku odruchy często dawały efekt zerowy i pies nie odrazu zabierał się do jedzenia podawanego mu wraz z podniętą warunkową pokarmu. Zastosowaliśmy niemal wszystkie znane nam metody dla usunięcia narastającego hamowania: zamiast skórnych bodźców dawaliśmy przeważnie słuchowe, odruchy wzmacnialiśmy prawie natychmiast po zadziałaniu bodźca, przerywaliśmy doświadczenia, niekiedy nawet na dłuższy czas (1½ miesiąca), wzmocniliśmy siłę odruchu bezwarunkowego, wreszcie prowadziliśmy doświadczenia nie w stojaku, lecz na podłodze.

Wszystkie te metody dawały jednak tylko przemijające wyniki. Pies stawał się na stojaku coraz bardziej apatyczny i często nie jadł zupełnie podanego mu na bodziec warunkowy pokarmu. W ten sposób przeszedł cały 1925 rok. Przy końcu tego roku wszystkie istniejące dotychczas bodźce warunkowe zostały odstawione i zaczęto wytwarzać odruchy na nowe czynniki. Stan rzeczy odrazu uległ zmianie. Pies na stojaku znów ożywił się, chwycił pokarm natychmiast po podaniu go. Odruchy warunkowe wzrosły i wyrównały się. Okres utajony powrócił do swej dawnej wielkości.

Oto jedno z wczesnych doświadczeń (21/I 1926 r.) w tej nowej fazie pracy nad psem. Odruchy są narazie odsunięte na 15". Między nowe bodźce spróbowano wstawić jeden z dawnych — uderzenia metronomu.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 15"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 15"	Okres utajony
9 g. 43'	Przerywane zapalanie się lampki .	3	3"
55'	Bulgotanie	6	2"
10 g. 4'	Trzask	2½	6"
10'	Uderzenia metronomu	4	2"
15'	Bulgotanie	3	4"
22'	Przerywane zapalanie się lampki .	3	3"

Różne wielkości odruchów warunkowych zależą tu częściowo od rozmaitych stadiów ich wytwarzania. Osiągnięte wyniki pozostają trwałe i nadal.

Ogólny sens przytoczonych faktów jest jasny. Podnieta warunkowa, działając w ciągu swego izolowanego okresu na komórkę korową, choć wzmacniana następnie przez bodziec bezwarunkowy, koniec końcem wywołuje w tej komórce stan hamowania. Stan ten następuje tym prędzej, im dłużej podnieta za każdym razem działa na komórkę i im częściej i w ciągu dłuższego okresu czasu powtarza się to działanie.

W ten sposób nie ma zasadniczej różnicy między rozwijaniem się procesu hamowania takiego, jaki rozpatrywaliśmy na pierwszych wykładach, gdy mówiliśmy o różnych rodzajach hamowania wewnętrznego, i takiego, jaki wystąpił w opisanych dopiero co warunkach. Różnica jest tu oczywiście tylko ilościowa, nie mniej jednak bardzo znaczna. W wypadkach, gdy bodziec warunkowy nie jest wzmacniany, proces hamowania pojawia się bardzo szybko; tutaj zaś, przy wzmacnianiu, występowanie procesu hamowania znacznie opóźnia się, nieraz nawet tak dalece, że trudno podejrzewać jego istnienie. W niektórych jednak wypadkach szybkość roz-

wijania się procesu hamowania bywa w obydwóch serjach doświadczeń niemal zupełnie jednakowa. Dzieje się to wtedy, gdy jakiś dodatni bodziec warunkowy wykazujący już skłonność do hamowania zostaje zastosowany po niewielkiej przerwie w pracy, lub po prostu na początku doświadczenia. Bodziec ten wywołuje wówczas znaczny efekt, lecz przy powtarzaniu szybko go zatracą i w końcu staje się całkowitym (lub prawie całkowitym) hamulcem, mimo iż jest wzmacniany za każdym razem.

Stajemy teraz w obliczu ciekawego zagadnienia: w jaki sposób bodziec bezwarunkowy, przyłączany do warunkowego opóźnia zazwyczaj rozwijanie się procesu hamowania? Na wykładzie o warunkach wytwarzania się odruchów warunkowych wspominałem, że odruch nie tworzy się, gdy bodziec bezwarunkowy poprzedza czynnik obojętny, z którego pragniemy uczynić bodziec warunkowy. Fakt ten najnaturalniej można pojmować, jako skutek hamowania zewnętrznego, tj. uważać, że silny punkt bodźca bezwarunkowego wywołuje hamowanie w słabszym punkcie bodźca obojętnego. Wówczas jednak nasuwa się pytanie: a cóż dzieje się z punktem wytworzonego bodźca warunkowego, gdy dołącza się do niego bodziec bezwarunkowy? Czyż i wtedy nie zachodzi to samo? Biorąc to przypuszczenie pod uwagę, wytworzony bodziec warunkowy „pokrywaliśmy” (jak się wyrażamy) bodźcem bezwarunkowym, t. zn. stosowaliśmy najpierw bodziec bezwarunkowy i dopiero po jego zadziałaniu przyłączaliśmy doń bodziec warunkowy. Takie odwrócone skojarzenia bodźców stosowaliśmy w ciągu wielu tygodni, a czasem nawet miesięcy. Doświadczenia wykonano na wielu psach. Otrzymane wyniki były wyraźne. Bodźce warunkowe stosowane w ten sposób traciły na sile, a niekiedy przestawały zupełnie dawać efekt dodatni. Im bodźce warunkowe były silniejsze i lepiej wyrobione, tym wolniej następowała utrata ich działania. Słabe lub niedawno wytworzone odruchy traciły swe działanie szybko.

Oto jedno z takich doświadczeń.

Pies posiada (doświadczenie d-ra Sołowiejczyka) wiele pokarmowych bodźców warunkowych o znacznej sile, których efekt dochodzi do 20 kropel przez 30". Na szum zostaje wytworzony nowy odruch. Powstał on bardzo szybko, połączeń z bodźcem bezwarunkowym było zaledwie 11. Począwszy od szóstego połączenia odruch przedstawiał mniej więcej stałe wartości, które wynosiły kolejno: 10, 8, 13, 9, 9 i 10¹/₂ kropel przez 30 sekund. Następnie odruch ten w ciągu 32 dni „pokrywano” przez odruch bezwarunkowy, ogółem 54 razy.

Oto przebieg doświadczenia, w którym po raz pierwszy po tych „pokryciach” wypróbowano działanie warunkowe szumu.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"	Reakcja ruchowa
2 g. 28'	Dzwonek	20	Pokarmowa
35'	Zapalenie lampki	9	Pokarmowa
44'	Szum po rozpoczęciu jedzenia	—	
53'	Szum przed jedzeniem	0	Tylko orientacyjna
4 g. 2'	Uderzenia metronomu	16	Pokarmowa
10'	Gwizd	11	Pokarmowa

W ten sposób przyłączenie do wytworzonego już bodźca warunkowego czynnika bezwarunkowego usuwa chwilowo z odpowiedniej komórki korowej stan czynny (stan pobudzenia) i komórka ta staje się czasowo niewrażliwą na własny bodziec. To jednak nie wyjaśnia jeszcze szczegółów zagadnienia: w jaki sposób powstaje ilościowa różnica między rozwijaniem się hamowania przy stosowaniu bodźca warunkowego ze wzmocnieniem i bez wzmocnienia. Jeśli zsumować wszystkie okresy izolowane jakiegoś dodatniego — stale wzmacnianego — bodźca warunkowego aż do momentu przekształcenia się jego w bodziec hamujący i porównać je z sumą wszystkich okresów działania podobnego bodźca stosowanego bez wzmocnienia (na przykład przy wytwarzaniu różniczkowania), również do chwili otrzymania pełnego hamowania, to okaże się, że w ogromnej większości wypadków druga suma jest bez porównania mniejsza, niż pierwsza. Wynika stąd, że decydującym czynnikiem nie jest tutaj poprostu skrócenie całkowitego trwania stanu pobudzenia komórki, lecz coś innego. Być może, chodzi tu o to, że komórka, pobudzona bez następnego wzmocnienia, pozostaje w tym stanie dłużej czas, gdyż proces pobudzenia trwa jeszcze dalej po ustaniu działania bodźca, podczas gdy w przeciwnym wypadku proces ten urywa się z chwilą wzmocnienia. Być może, szczególnie ważnym jest także i to, że w jednym z tych wypadków proces pobudzenia kończy się nagle, w drugim zaś gaśnie stopniowo. Nasuwają się i inne przypuszczenia. Tak więc niebędzie są tu dalsze badania.

A zatem zasadniczy fakt, z którym stale mamy do czynienia, polega na tym, że w komórkach korowych pod wpływem bodźca warunkowego, prędzej czy później, rozwija się stan hamowania. Powstanie tego stanu można najprościej traktować jako wynik funkcjonalnego zużywania się komórki będącego skutkiem ciągłych jej pobudzeń. Zużywanie to byłoby więc na ogół zależne od tego,

jak długo dana komórka pracowała. Z drugiej strony jednak jest jasne, że samo hamowanie nie jest identyczne z zużyciem komórek, gdyż powstając w komórce pracującej, rozprzestrzenia się ono na komórki nieczynne, czyli funkcjonalnie nie zużyte. Wielka szybkość, z jaką komórka korowa przy niewzmacnianiu przechodzi w stan hamowania, pozostaje w zgodzie zarówno z jej wybitną reaktywnością jak i z jej, że tak powiem, wymaganiami w zakresie odżywiania. Wiadomo oddawna, że wstrzymanie dopływu krwi do kory mózgowej szybciej, niż w innych tkankach organizmu, prowadzi do ostatecznego i nieodwracalnego zakłócenia jej funkcji. Zgadza się to w zupełności z rolą fizjologiczną kory, jako aparatu sygnalizacyjnego. Za wzór doskonałości należy uważać opisany przed chwilą mechanizm, w którym sygnalizowany bodziec bezwarunkowy na czas jego działania czyni komórkę korową niepodobliwą. Pozwalam sobie powtórzyć zdanie, które wypowiedziałem już przedtem. Wzorowo czujny sygnalista wypełnił swe odpowiedzialne zadanie i odpoczynek, restytucja, winny mu być natychmiast dostarczone, aby mógł nadal sprawnie wykonywać powierzoną mu pracę.

Pozostaje jeszcze pytanie: czy istnieje taki minimalny okres izolowanego działania bodźca warunkowego, który by nie pociągał za sobą narastającej tendencji komórki do przechodzenia w stan hamowania? Badaniem tej sprawy zajmujemy się obecnie i posiadamy już pewne doświadczenia, które jej dotyczą. Wzięliśmy psy, u których istniały już od dawna odruchy warunkowe odsunięte na 30 sekund, znajdujące się jeszcze w dobrym stanie. Odruchy te zaczęliśmy wzmacniać niemal natychmiast, po 1 — 2 sekundach od zadziałania bodźca warunkowego. Ta zdawałoby się nieznaczna zmiana w sposobie stosowania wytworzonych już odruchów wpłynęła natychmiast zarówno na ich efekt wydzielniczy i ruchowy, jak i na istniejącą dotychczas równowagę między dodatnimi i ujemnymi bodźcami warunkowymi. Dodatnie bodźce warunkowe znacznie się wzmożyły, bodźce ujemne zaś uległy zakłóceniu (doświadczenia d-rów Pietrowej i Krepśa).

Przytoczę tu doświadczenia wykonane na jednym psie (doświadczenia d-ra Krepśa). Ze względu na skłonność zwierzęcia do hamowania, doświadczenia prowadzono nie na stojaku, lecz na podłodze. Między innymi odruchami warunkowymi pies ten miał dodatni odruch pokarmowy na uderzenia metronomu (120 na 1') i ujemny odruch na 144 uderzenia na 1'. Różniczkowanie było zupełne i trwałe. Poprzednio wytworzono też hamulec warunkowy w stosunku do metronomu — zapalenie lampki,

lecz bodziec ten długo nie był stosowany. Hamowanie warunkowe również było zupełne. Odruchy, które dotychczas były odsunięte na 30 sekund, zaczęto wzmacniać natychmiast, podając pokarm w jedną sekundę po zadziałaniu bodźca warunkowego. Skutek był taki, że hamulec warunkowy został rozhamowany i nie udało go się przywrócić do dawnego stanu w przeciągu 36 dni, przy zastosowaniu 100 powtórzeń zespołu hamującego. Podobnie rozhamował się też hamulec różniczkowy (który przed stosowaniem odruchów natychmiast wzmacnianych był zupełny) wywołując w ciągu 13 dni (przy zastosowaniu 33 powtórzeń) przeciętnie 3 krople śliny, gdy bodziec dodatni dawał w ciągu tego samego okresu 6 — 7 kropel. Postanowiono wówczas powrócić do odruchów odsuniętych na 30 sekund. Już pierwszego dnia różniczkowanie znów okazało się zupełne, a hamulec warunkowy również szybko zaczął się poprawiać i na 4-ty dzień był absolutny. Przytaczam przykład doświadczenia z hamulcem warunkowym.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
1 g. 6'	Uderzenia metronomu 120' na 1' .	7
10'	To samo	5
20'	To samo	6
26'	Zapalenie lampki + metronom 120 na 1'	0
33'	Uderzenia metronomu 120 na 1' .	6
38'	To samo	6
45'	Zapalenie lampki + metronom 120 na 1'	0

Gdy po raz drugi przeszliśmy do odruchów natychmiast wzmacnianych, to już po trzykrotnym ich zastosowaniu hamulec warunkowy znów uległ rozhamowaniu.

Czy opisany tutaj fakt świadczy o tym, że wzmacniając bodziec warunkowy natychmiast po jego zadziałaniu i czyniąc to stale, wogóle usuwamy możliwość przejścia danej komórki do stanu hamowania, czy też mamy tu tylko opóźnienie w rozwoju hamowania, które i w tym wypadku będzie się musiało nieuchronnie zjawiać, tego obecnie rozstrzygnąć nie jesteśmy w stanie.

Obok zużywania funkcjonalnego komórek korowych istnieje, oczywiście, drugi proces, odwrotny, polegający na ich odnawianiu się. Jeżeli między hamowaniem i wyczerpywaniem się komórek istnieje jakiś związek, to odnawianiu winno towarzyszyć znikanie hamowania. Tak właśnie należy pojmować fakt, że po ugaszeniu

odruch warunkowy powraca po pewnym czasie samoistnie do swej normalnej wielkości. Z tego też punktu widzenia łatwo daje się wyjaśnić inny fakt, że hamowanie, narastające powoli pod wpływem powtarzanych wielokrotnie, choć stale wzmacnianych, bodźców warunkowych, zostaje usunięte, gdy bodziec warunkowy zaczniemy wzmacniać natychmiast po jego zadziałaniu, albo też na pewien czas przerwiemy doświadczenia. Skracając okres izolowanego działania pobudzenia warunkowego w pierwszym wypadku, a w drugim — nie wywołując wogóle w ciągu pewnego czasu pobudzenia danych komórek, ograniczamy w nich proces rozpadu i sprzyjamy odbudowie.

Obecnie przystąpiliśmy do specjalnych badań dotyczących odnawiania się odruchów warunkowych po wygasaniu oraz przy hamowaniu, zachodzącym mimo wzmacniania.

Oto jedno z doświadczeń, dotyczących tego tematu (d-ra A. D. S p e r a Ń s k i e g o). Pies pośród wielu dodatnich i ujemnych pokarmowych odruchów warunkowych miał wytworzone odruchy: na uderzenia metronomu, na wzmocnienie oświetlenia pokoju, na gwizdek i na pojawiający się przed oczyma psa obraz koła. Na bodźce dźwiękowe odruchy stale były większe (10 — 12 kropeł przez 30"), niż na wzrokowe (6 — 8 kropeł). Bodźce były stosowane w przytoczonym wyżej porządku i w jednakowych odstępach czasu, wynoszących 10 minut. Na każdym seansie doświadczalnym powyższy szereg bodźców powtarzał się jedno- lub dwukrotnie. W pewnym doświadczeniu, zamiast wszystkich tych bodźców zastosowano jedynie metronom, powtarzając go z przerwami dziesięciominutowymi, ogółem dwanaście razy, i za każdym razem wzmacniając przez pokarm. Za pierwszym i drugim razem metronom dał efekt wynoszący 12 i 11 kropeł śliny, ostatnie dwa razy po 9 kropeł. Tak więc powtarzanie tego samego bodźca doprowadziło do zmniejszenia się jego efektu o 25%. Następnego dnia doświadczenie prowadzono podobnie, lecz odstępy między bodźcami skrócono do 1½ minuty. Ze względu na to, że wydzielanie śliny po jedzeniu miało u tego psa wyjątkowo szybko, można było mieć pewność, że w chwili podania następnego bodźca warunkowego było ono już zakończone. Tym razem przebieg doświadczenia okazał się zupełnie inny. Odruch, który na początku wynosił 11 kropeł, przy trzecim powtórzeniu bodźca zmalał do 4½ kropeł (obniżenie o 60%), a przy ósmym powtórzeniu do 2 kropeł (zmniejszenie o 88%). Dalsze zmniejszanie efektu miało przebieg falisty, wahania wynosiły od 2 do 5 i 7 kropeł. Przy 22-im powtórzeniu wydzielila się tylko 1 kropla, a następnie efekt spadł

do zera, przy czym ostatnie 3 razy pies nie zjadł podanego mu pokarmu. Gdy po przerwie półtoryminutowej od ostatniego powtórzenia metronomu zastosowano bodziec świetlny, pies wydzielił $2\frac{1}{2}$ kropli śliny i podany pokarm zjadł. Następnie podano zwierzęciu bez żadnego bodźca warunkowego wielką porcję tego samego pokarmu; pies zjadł ją żarłocznie. Nazajutrz, gdy przywrócono zarówno pierwotny porządek bodźców, jak i dziesięciominutowe odstępy między nimi, metronom na pierwszym miejscu dał $6\frac{1}{2}$ kropel śliny, na 5-tym miejscu (po innych bodźcach) — tylko $1\frac{1}{2}$ kropli i wreszcie na 9-tym miejscu (znów po innych bodźcach) efekt zerowy. Reakcje na inne bodźce były co prawda zmniejszone w porównaniu z normą, lecz przy powtarzaniu nie wykazywały zupełnie tak silnego spadku. Wreszcie jeszcze następnego dnia działanie metronomu osiągnęło wielkość normalną i przy powtarzaniu nie wykazywało skłonności do obniżania się.

Doświadczenie to jest nadzwyczaj pouczające. Widzimy, że dany bodziec warunkowy stosowany wielokrotnie, w znacznych odstępach czasu, i stale wzmacniany, traci bardzo mało ze swego efektu. Natomiast, przy krótkich odstępach czasu efekt tego bodźca najpierw gwałtownie się zmniejsza, następnie waha się, to rosnąc to malejąc, wreszcie spada do zera zarówno jeśli chodzi o reakcję wydzielniczą, jak i ruchową (pies nie je podanego mu na bodziec warunkowy pokarmu). Inny bodziec, choć słabszy od tamtego, natychmiast wywołuje i jedną i drugą reakcję, co wskazuje, że moment nasycenia nie grał tu roli. Możliwość nasycenia odpada zresztą wobec faktu, że pozostając na stojaku pies zjadł żarłocznie wielką porcję pokarmu, gdy nie poprzedzono jej bodźcem warunkowym. Tak więc, zanik odruchu warunkowego pod wpływem metronomu musimy przypisać zmianie stanu odpowiednich komórek korowych. Komórki te na skutek częstego ich pobudzania nie dążą powracać do normalnego stanu i popadają w stan hamowania, będącego wyrazem ich całkowitego wyczerpania funkcjonalnego. Stan ten jest poprzedzony wahaniami wielkości odruchu warunkowego, będącymi przejawem walki procesu pobudzenia i hamowania. Na początku tego wykładu wykazałem, że mamy tu do czynienia ze zwykłym hamowaniem. Obecnie mogę to potwierdzić. Po zupełnym zaprzestaniu działania metronomu, bodziec świetlny wywołał coprawda efekt warunkowy, lecz efekt ten był zmniejszony. Nazajutrz, komórki odpowiadające działaniu metronomu są jeszcze nadal osłabione i po niewielu powtórzeniach pobudzenia ulegają zahamowaniu. Stan hamowania, jak to zwykle bywa, promieniuje na inne komórki, będące punktami uchwytu innych bodźców

warunkowych, wskutek czego efekt ich jest osłabiony. Ze względu jednak na to, że hamowanie w tych komórkach jest wtórne i jak gdyby tylko zapożyczone, nie jest zaś spowodowane własną pracą i własnym wyczerpaniem, przeto powtórne ich pobudzenia nie wykazują tak silnego obniżania się efektu warunkowego, jak to miało miejsce przy metronomie. Po upływie jeszcze jednego dnia również i komórki metronomu powracają prawie zupełnie do normalnego stanu.

Powstają zagadnienia: po jakim czasie, w zależności od rozmaitych bodźców, komórki powracają do normalnego stanu; kiedy właściwie odbywa się ich odbudowa, czy w zupełnym spoczynku, czy także podczas pracy; w jakim stopniu na odbudowę tę wpływa wzmacnianie przez bodziec bezwarunkowy i wiele innych. Prócz tego stajemy też w obliczu znacznie trudniejszych i bardziej zasadniczych zagadnień. Opierając się na wyczerpywaniu i odbudowie komórek potrafimy wyjaśnić tylko niektóre wypadki hamowania. W jaki sposób jednak dadzą się ująć z tego punktu widzenia stany hamowania, występujące stale lub w ciągu długiego czasu, które spotykamy na każdym kroku w działalności kory? Dlaczego wytworzony ujemny bodziec warunkowy wywołuje w komórce od razu proces hamowania bez uprzedniego procesu pobudzenia? Cemu komórka, będąca punktem uchwytu takiego bodźca, nie podlegając pobudzeniu w ciągu wielu tygodni i miesięcy, mimo to nie odzyskuje na nowo swego dodatniego działania?

WYKŁAD PIĘTNASTY

Hamowanie wewnętrzne i sen są pod względem swej istoty fizyko-chemicznej jednym i tym samym procesem.

Na zeszłym wykładzie doszliśmy do stwierdzenia ważnego faktu, że w komórce korowej pod wpływem bodźców warunkowych rozwija się, prędzej czy później, — w wypadku częstego stosowania bodźców bardzo szybko — stan hamowania. Fakt ten najśluszniej byłoby wytłumaczyć w ten sposób, że komórka korowa, stanowiąc, że tak powiem, wartowniczy punkt organizmu, jest elementem niezmiernie czułym i skutkiem tego łatwo się wyczerpuje pod względem czynnościowym, szybko ulega zmęczeniu. Występujące więc hamowanie, nie będąc samo zmęčeniem, odgrywa rolę ochraniaacza, który zapobiega dalszemu zbyt wielkiemu i niebezpiecznemu zużywaniu się tej wyjątkowej komórki. W okresie hamowania komórka korowa uwolniona od pracy powraca do normalnego stanu. To samo, co obserwowaliśmy w wypadku, gdy poszczególne komórki znajdowały się w stanie czynnym, dzieje się również wtedy, kiedy pobudzeniu ulega wiele tych komórek jednocześnie. Wówczas jednak proces hamowania nie jest już ograniczony, lecz obejmuje całą korę mózgową. W ten sposób dochodzimy do zjawiska właściwego zarówno nam, jak i innym zwierzętom, do zjawiska snu.

Fakt, że sen jest zjawiskiem identycznym z rozlanym hamowaniem, znajduje swoje potwierdzenie w ciągu całej naszej 25-cio letniej pracy nad fizjologią mózgu. Obecnie uważamy go za jeden z najlepiej ugruntowanych faktów w naszej dziedzinie wiedzy. W naszej pracy badawczej od samego jej początku stale mamy do czynienia z sennością i snem zwierząt doświadczalnych. W ten sposób zebraliśmy ogromny materiał faktów, który w rozmaitych okresach naszych badań dawał oczywiście powód do wielu, różniących się nieco od siebie przypuszczeń. Lecz już przed kilku laty wszystkie te przypuszczenia zlały się w ostateczne twierdzenie, pozostające w zgodzie z wszystkimi bez wyjątku otrzymanymi przez nas faktami, że sen i to, co nazywamy hamowaniem wewnętrznym, stanowią jeden i ten sam proces.

Zasadniczy warunek powstawania i rozwoju zarówno hamowania, jak i snu jest jeden i ten sam. Polega on na długotrwałym lub wielokrotnym stosowaniu izolowanej podnieży warunkowej, tj. pobudzenia komórki korowej. We wszystkich wypadkach hamowania wewnętrznego, z którymi zaznajomiliśmy się na 4-ym, 5-ym, 6-ym i 7-ym wykładzie, spotykaliśmy się stale z sennością i snem naszych zwierząt. U niektórych z nich już pierwsza próba wygasania charakteryzuje się nie tylko zniknięciem warunkowego wydzielania śliny i odpowiedniej reakcji ruchowej, ale również większą w porównaniu ze stanem poprzednim apatią zwierzęcia. Jeżeli wygasanie powtarzać w ciągu szeregu dni, przeplatając je nawet wzmacnianymi bodźcami warunkowymi, prawie zawsze sprawa kończy się wyraźną sennością lub snem zwierzęcia na stojaku, choć przedtem nigdy się to nie zdarzało. To samo wyraźniej jeszcze występuje przy wytwarzaniu różniczkowania. Mamy na przykład u zwierzęcia szereg bodźców warunkowych, między innymi określony ton. Zwierzę cały czas pozostaje na stojaku rzeźkie. Przystępujemy do odróżnicowania jakiegoś pobliskiego tonu. Wraz z rozwijaniem się hamowania różniczkowego powstaje wciąż wzmagająca się senność, która kończy się często głębokim snem połączonym z całkowitym rozluźnieniem mięśni szkieletowych i chrapaniem. Dochodzi do tego, że stosując następnie dodatnie bodźce warunkowe i podając psu pokarm, trzeba go budzić, lub nawet wkładać mu pożywienie do pyska w celu sprowokowania aktu jedzenia. Z tym samym mamy również do czynienia przy wytwarzaniu odruchu opóźnionego, znacznie odsuniętego w czasie (np. na 3 minuty), tak, że dawniej, gdyśmy jeszcze nie posiadali należytego doświadczenia, u niektórych zwierząt nie mogliśmy w ogóle doprowadzić do wytworzenia się pożądanego odruchu ze względu na rozwijający się przy tym sen. Wreszcie, to samo ma miejsce i przy wytwarzaniu hamowania warunkowego. Trzeba zauważyć, że w zależności od rodzaju hamowania wewnętrznego sen daje o sobie znać w rozmaitym stopniu. Najmniejszą rolę odgrywa on właśnie przy hamowaniu warunkowym.

To samo dotyczy nie tylko wyżej wymienionych wypadków, w których na skutek niewzmacniania bodźca warunkowego przez bezwarunkowy hamowanie rozwija się szybko, lecz także i tych wypadków, gdzie przy stałym wzmacnianiu często stosowanych bodźców, jak o tym była mowa na poprzednim wykładzie, hamowanie narasta powoli i stopniowo. I tu również po wielu miesiącach lub latach sprawa kończy się różnymi przejściowymi stanami mię-

dzy snem a jawą (o czym będzie mowa na następnym wykładzie), lub też zupełnym snem. Szybkość, z jaką to następuje, zależy od typu zwierzęcia. Pod tym względem zwierzęta różnią się między sobą podobnie, jak pod względem szybkości narastania hamowania.

Wypadków przechodzenia hamowania w sen spotyka się w naszej pracy tyle, że wydaje się rzeczą zbędną przytaczać oddzielne przykłady. W ten sposób hamowanie rzeczywiście jest ściśle związane ze snem, po prostu przechodzi w sen, jeżeli nie przedsięwzięte są odpowiednich środków zapobiegawczych.

Jest rzeczą ciekawą, że podobnie jak nie istnieją niemal bodźce, które by w określonych warunkach nie podlegały hamowaniu wewnętrznemu, nie ma też niemal bodźców, które by nie mogły wywołać snu. Bardzo silny prąd elektryczny działający na skórę w roli pokarmowego bodźca warunkowego w doświadczeniach dr. Jerofiejewoj zaczął wywoływać po wielu miesiącach hamowanie, które narastało pomimo wzmacniania odruchu; w doświadczeniach dr. Pietrowej podobny bodziec wywoływał w sposób demonstracyjny sen. Jeżeli różne czynniki zewnętrzne występujące w roli bodźców warunkowych uszeregujemy zależnie od szybkości, z jaką wywołują hamowanie, przekonamy się, że ten sam szereg obowiązuje również dla szybkości rozwijania się snu. Na poprzednim wykładzie była mowa o tym, że najłatwiej powstaje hamowanie pod wpływem podnieć cieplnych, a najtrudniej pod wpływem dźwiękowych. Równoległe do tego sen szybko występuje przy cieplnych bodźcach warunkowych, o wiele później zaś i rzadziej przy dźwiękowych. W wypadku cieplnych bodźców warunkowych występowanie snu jest tak uporczywe i do tego stopnia zakłóca pracę, że na początku naszych badań trudno było znaleźć pracowników, którzy zgodziliby się stosować te bodźce.

Wreszcie, jak zaznaczono wyżej, trwanie podnieć warunkowej ma decydujące znaczenie dla powstawania zarówno hamowania, jak i snu. U wielu psów, póki bodziec warunkowy jest odsunięty na 10 — 15 sekund, przez długi czas zachowuje się stan zupełnej rzeźkości. Gdy tylko odruch odsuwamy do 30 sekund, natychmiast pojawia się senność i sen. Ta postać doświadczeń jest niekiedy naprawdę uderzająca. Ów szybki przeskok od stanu zupełnej jawy do rzeczywistego snu pod wpływem tak na pozór nieznacznych zmian w warunkach doświadczenia wydaje się czymś nieoczekiwanym. W pracy naszej spotykamy bardzo wiele przykładów, w których objawy senności występują mniej lub bardziej wyraźnie

w zależności od odstępu czasu oddzielającego początek bodźca warunkowego od wzmocnienia.

Wszystkie przytoczone na poprzednim wykładzie sposoby służące do zatrzymywania narastającego hamowania od dawna stosowanych, choć stale wzmacnianych odruchów warunkowych, względnie do usuwania tego hamowania, służą również do walki ze snem.

Po tym wszystkim, co zostało tu powiedziane, nasuwa się następujące pytanie. Jeżeli sen zarówno w swym pojawianiu się, jak i zanikaniu odpowiada do tego stopnia wewnętrznemu hamowaniu, w jaki sposób to ostatnie może być jednym z najważniejszych czynników stanu jawy, podstawą najsubtelniejszej równowagi organizmu ze światem otaczającym? Fakty podane na poprzednich wykładach winny, moim zdaniem, całkowicie usunąć pozorną w pierwszej chwili trudność odpowiedzi. Hamowanie wewnętrzne w czasie czuwania jest rozdrobnionym snem, snem oddzielnych grup komórek, podczas gdy prawdziwy sen jest to hamowanie wewnętrzne w stanie promieniowania, rozprzestrzeniające się na całą korę mózgową i na leżące poniżej części mózgu. Tak więc cała sprawa polega na ograniczaniu przestrzennym hamowania, na ujęciu go w określone ramy. To zaś dzieje się, oczywiście, dzięki przeciwnemu procesowi nerwowemu, jak widzieliśmy na wykładach o mozaice korowej i o działalności analizującej.

Aby niedopuszczyć do występowania snu przy wygasaniu, należy po osiągnięciu ugaszenia systematycznie stosować wzmacniane bodźce warunkowe i nie powtarzać hamowania zbyt często. Hamowanie występujące przy różniczkowaniu, którego rozwojowi towarzyszy zazwyczaj z początku pewna senność, w dalszym ciągu utrzymuje się jako hamowanie, że tak powiem, rzeczowe, nie skomplikowane przez niepożądany sen tylko wówczas, gdy na przemian z czynnikiem niewzmacnianym i częściej od niego stosuje się bodziec warunkowy, tj. czynnik działający dodatnio, innymi słowy, gdy proces pobudzenia stale przeciwdziała rozszerzaniu się procesu hamowania. To samo dzieje się przy hamowaniu warunkowym i opóźnieniu. We wszystkich tych wypadkach, jeżeli tylko celowo przeprowadza się doświadczenie, senność i sen występują jedynie jako zjawiska przejściowe w okresie, gdy nie nastąpiło jeszcze ściśle rozgraniczenie między strefami procesów pobudzenia i hamowania. Jak tylko warunki doświadczenia dają przewagę hamowaniu, następuje sen. Oto jaskrawy przykład. Na wykładzie o mozaice korowej wspominałem o psie, u którego na określony ton wytworzono dodatni odruch warunkowy, zaś 20 tonów sąsiednich (wyższych i niższych) odróżnicowano, tj. uczyniono z nich bodźce wa-

runkowe ujemne. Jeżeli zachowywano odpowiednią proporcję między stosowaniem bodźców dodatnich i ujemnych, pies był rzeźki i dawał pełne efekty ślinowe na wszystkie bodźce dodatnie. Gdy jednak kilka razy z rzędu dawano tony odróżnicowane pies szybko wpadał w tak głęboki sen, że nie budziły go nawet bardzo silne bodźce zewnętrzne. Na odwrót, sen nie występował mimo częstego nawet powtarzania ujemnych bodźców warunkowych, gdy były one stosowane na przemian z bodźcami dodatnimi. Pod tym względem bardzo pouczające są również opisane poprzednio doświadczenia dotyczące mozaiki korowej, zwłaszcza mozaiki analizatora skór nego. Mimo, iż mechaniczne drażnienie skóry, jako bodziec warunkowy, skłania w silnym stopniu do senności i do snu, pies d-ra Kupałowa, u którego od dwóch lat praktykuje się wyłącznie mozaikę skórną, nie zdradza najmniejszej tendencji do snu. Dzieje się to niewątpliwie dlatego, iż proces hamowania jest tu stale ograniczany i trzymany w ryzach przez proces pobudzenia. Szeroko promieniujące hamowanie zwalczamy także przez zwiększenie ilości dodatnich bodźców warunkowych, które ograniczają rozprzestrzenianie się hamowania z jego punktów wyjściowych. Przytoczę bardziej skomplikowany przykład, częściowo odnoszący się do tego tematu, z pracy d-r Pietrowej. Przystąpiono od razu do wytwarzania u psa znacznie odsuniętego (na 3 minuty) odruchu pokarmowego na uderzenia metronomu. Pies bardzo prędko zaczął wpadać w stan senny, a w końcu zupełnie zasypiał. Oczywiście hamowanie, które na skutek wielkiego opóźnienia w stosowaniu bodźca bezwarunkowego rozwijało się w pierwszym okresie działania metronomu, zyskało przewagę nie spotykając należytego przeciwdziałania ze strony niedostatecznie jeszcze rozwiniętego procesu pobudzenia, powstającego w drugim okresie działania metronomu, bezpośrednio poprzedzającym bodziec bezwarunkowy. Wprowadzono wówczas pięć nowych czynników, wytwarzając z nich bodźce warunkowe, przy czym przyłączano pokarm już po 5-ciu sekundach od chwili ich zastosowania. Stan senności szybko zniknął i wszystkie odruchy z łatwością zostały wytworzone. Następnie zaczęto stopniowo, codziennie o 5 sekund odsuwać akt jedzenia od początku bodźców warunkowych. Odpowiednio wydłużał się również okres utajony odruchów i w końcu, nie mając zupełnie do czynienia ze snem, otrzymano 6 odruchów z okresem utajonym, wynoszącym 1 — 1½ minuty, t. j. poprzedzanych procesem hamowania. W ten sposób proces pobudzenia, powstając jednocześnie w 6-ciu punktach kory i stopniowo tylko ustępując miejsca procesowi hamowania, ograniczył ten ostatni proces zarówno w czasie, jak i w przestrzeni nie dopuszczając do pojawienia się snu.

Tutaj należy też zaliczyć wpływ ograniczenia ruchów w stojaku na niektóre, nieliczne zresztą psy, szczególnie skłonne do hamowania i senności. W takich wypadkach celowo jest prowadzić choćby przez pewien czas doświadczenia na podłodze, na wolności. Należy przypuszczać, że podniety, powstające w aparacie ruchowym i skórze pod wpływem poruszania się, tworzą w korze wciąż nowe ogniska pobudzenia, które również do pewnego stopnia przeciwdziałają rozszerzaniu się hamowania. Odgrywa tu jeszcze rolę inna, prawdopodobnie ważniejsza kwestia, o której będzie mowa później.

To samo, co się dzieje z komórką korową, przechodzącą w stan hamowania pod wpływem podnięt warunkowych, ma również miejsce, gdy pobudzamy tę komórkę jakimkolwiek czynnikiem, nie mającym określonego warunkowego znaczenia fizjologicznego. Jak wspomniano poprzednio istnieje t. zw. odruch badawczy, którego punktami uchwytu są zarówno komórki kory mózgowej, jak i niżej położonych części mózgu. Przy nienaruszonej korze odruch ten zachodzi niewątpliwie z udziałem komórek korowych. Wskazuje na to jego niezmierna subtelność: pojawia się on przy najmniejszych zmianach w świecie otaczającym, co byłoby zupełnie niemożliwe, gdyby odruchem tym kierowały wyłącznie niższe ośrodki nerwowe bez udziału najwyższej funkcji analizującej kory mózgowej. Odruch badawczy, jak to wszyscy wiemy, przy powtórzeniach zawsze słabnie i wreszcie znika zupełnie, mimo iż czynnik, który go wywoływał, trwa nadal. Specjalne doświadczenia wykonane w naszej pracowni przez prof. N. A. P o p o w a wykazały, że znikanie odruchu badawczego oparte jest na rozwijaniu się hamowania i, jeśli chodzi o szczegóły, jest zupełnie analogiczne do wygasania odruchów warunkowych.

Jeżeli dany czynnik, wywołujący odruch badawczy, wskutek wielokrotnego powtarzania go w krótkich odstępach czasu przestanie wywoływać odpowiednią ruchową reakcję, to przy zastosowaniu dłuższego odstępu w tym samym doświadczeniu, reakcja ta pojawi się na nowo tak samo, jak to się dzieje z wygasłym odruchem warunkowym. Podobnie, zanikły wskutek powtarzania odruch badawczy pojawi się znów na pewien czas, jeżeli natychmiast po jego zniknięciu zastosujemy nowy bodziec uboczny, tj. wywołamy inny odruch badawczy. Jednym słowem odruch ten tak samo ulega rozhamowaniu, jak powstrzymany odruch warunkowy. Jeżeli odruch badawczy na określony czynnik powtarzać przez szereg dni, wówczas znika on na stałe tak, jak systematycznie niewzmacniany odruch warunkowy. Wreszcie zanikły odruch badawczy podobnie do tego, co obserwujemy np. przy odróżnicowanych czynnikach wa-

runkowych, odzyskuje chwilowo swe działanie pod wpływem środków pobudzających (kofeina). Hamowanie odruchu badawczego prowadzi w sposób nieunikniony, i to nawet łatwiej, niż hamowanie odruchu warunkowego, do senności i snu. Przyłączam doświadczenia z pracy d-ra S. I. Czeczulińska, w której hamowanie i sen przy odruchu badawczym kombinowano ze stosowaniem bodźców warunkowych.

Wytworzono u psa pokarmowy odruch warunkowy na gwizd. Dla wywołania odruchu badawczego używano czynniki, które stosowano po raz pierwszy: szum, bulgotanie, mechaniczne drażnienie skóry i inne.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kropłach przez 30"	Okres utajony	Uwagi
4 g. 7'	Gwizd	3	3"	Wzmocniono
15'	To samo	4	3"	To samo

Następnie, poczynając od 21 minuty, zaczęto stosować co 2 minuty przez 30 sekund dźwięk bulgotania. Przy pierwszych trzech powtórzeniach dają się zauważyć ruchy zwierzęcia w kierunku źródła dźwięku, które stopniowo słabną. Począwszy od czwartego powtórzenia zaznacza się senność. Z początku sen w różnych chwilach działania bodźca przerywa się. Przy ósmym i dziewiątym zastosowaniu dźwięku widzimy już sen ciągły — nie ma więcej żadnych reakcji na bodziec. Po 43 minutach zastosowano w ciągu 10 sekund samo bulgotanie, zaś w ciągu następnych 30 sekund dołączono gwizd. Sen trwa dalej, nie widać ani reakcji wydzielniczej, ani ruchowej. Podanie pokarmu budzi psa, który zaczyna jeść, lecz i po jedzeniu pozostaje senny. Doświadczenie z bodźcem warunkowym daje w dalszym ciągu obraz następujący.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kropłach przez 30"	Okres utajony	Uwagi
4 g. 53'	Gwizd	2 $\frac{1}{2}$	8"	Wzmocniono
5 g. 2'	To samo	3	7"	

Przed tym doświadczeniem pies nigdy na stojaku nie spał. W następnych doświadczeniach stosowano inne bodźce, wywołujące odruch badawczy. Powtarzano je bądź do chwili wystąpienia snu, bądź dopóty, dopóki znikła na nie reakcja ruchowa, lecz senność jeszcze nie nastąpiła. W 21 dni po przytoczonym wyżej doświadczeniu przeprowadzono doświadczenie z mechanicznym drażnieniem skóry. Ma ono przebieg następujący.

Czas	Bodźce warunkowe o różnym trwaniu	Wydzielanie śliny w kroplach	Okres utajony	Uwagi
2 g. 5'	Gwizd 5''	—	—	} Wzmocniono
12'	To samo 30''	6	5''	
21'	To samo 5''	—	—	

Od 25 minuty rozpoczyna się mechaniczne drażnienie skóry, trwające za każdym razem 30 sekund i powtarzane co minutę. Przy pierwszych trzech powtórzeniach można zauważyć ruchy głowy w kierunku drażnionego miejsca. Przy czwartym i piątym powtórzeniu ruchy te więcej nie występują. W 32½ minucie zastosowano w ciągu 10'' oddzielnie mechaniczne drażnienie skóry, potem zaś do niego przyłączono w ciągu 30'' gwizd. W 15-ej sekundzie działania gwizdu zaczyna się wydzielać ślina, a w ciągu 30 sekund jego trwania wydzielają się ogółem 2 krople. Dalszy przebieg do wielkość jego efektu do końca doświadczenia.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Okres utajony	Uwagi
2 g. 45'	Gwizd	5	7''	Wzmocniono

Na początku doświadczenia bodziec warunkowy jest wzmacniany to po 30 sekundach, to po 5 sekundach, ażeby zachować normalną wielkość jego efektu do końca doświadczenia.

Widzimy, że przy powtarzaniu czynnika, wywołującego odruch badawczy, jego efekt wciąż słabnie, a potem przy dalszych powtórzeniach albo wprost następuje senność i coraz głębszy sen, albo też, nieco wcześniej, czynnik ten pozornie przestaje zupełnie działać. Jednak, gdy przyłączyć doń w tym okresie bodziec warunkowy (w drugim z przytoczonych tu doświadczeń), okazuje się, że czynnik ów wywiera na ten bodziec działanie hamujące. Że działanie to nie jest tu oparte na mechanizmie tak zwanego przez nas hamowania zewnętrznego, wskazuje fakt, iż (jak to widzieliśmy na szóstym wykładzie przy opisywaniu wpływu odruchu badawczego na opóźniony odruch warunkowy) odruch badawczy, będąc osłabionym, nie hamuje odruchu warunkowego, lecz wywołuje rozhamowanie. Tak więc, tutaj działa już hamowanie, rozwijające się przy powtórzeniach odruchu badawczego i przechodzące potem w sen, w czasie którego odruch warunkowy znika zupełnie (w pierwszym z przytoczonych tu doświadczeń).

Podobne zjawiska w jaskrawej formie występują u szczeniąt (doświadczenia I. S. Rozentala). Przy jednostajnym powtarzaniu jakiegokolwiek bodźca, lub wogóle przy braku wahań w otaczającym środowisku, szczenięta nadzwyczaj szybko i z zadziwia-

jąca ściślością wpadają w sen. Czyż nie jest to zresztą fakt ogólnie znany, choć pozostający dotychczas bez naukowego oświetlenia, że wszystkich ludzi, a zwłaszcza tych, co nie posiadają silnego życia wewnętrznego, wobec jednostajnych podnieć opanowuje senność i w końcu morzy sen, choćby to było zupełnie nie na miejscu i nie na czasie? A więc, określone komórki korowe, reagujące na jakiś bardzo długotrwały czynnik zewnętrzny, wyczerpując się przechodzą w stan hamowania, który w braku przeciwdziałania ze strony innych punktów czynnych kory rozprzestrzenia się i warunkuje sen. Nadzwyczaj szybkie wyczerpywanie się komórki korowej i związane z tym przejście jej do stanu zahamowania stanowi wyraźny kontrast z wytrzymałością komórek niższych odcinków mózgu w tych samych warunkach. Doświadczenia wykonane w naszej pracowni przez d-ra Zjelonęgo wykazały, że o ile u normalnego psa odruch badawczy na określony dźwięk szybko zanika, o tyle ten sam dźwięk w tych samych okolicznościach u psa pozbawionego półkul mózgowych wywołuje ów odruch stereotypowo ogromną ilość razy.

Wracam do odruchów warunkowych.

Ze podłożem dla rozwoju hamowania, a co za tym idzie i dla występowania snu jest wyczerpanie i wogóle osłabienie komórki korowej, dowodzą tego następujące, stale powtarzające się fakty. Jeżeli uszkodzaliśmy jakiś analizator na drodze chirurgicznej, przez zoperowanie kory, wtedy bodźce warunkowe nie wzmacniane natychmiast przez bodziec bezwarunkowy, bądź od razu traciły swe działanie dodatnie, bądź też stawały się ujemnymi po kilku zaledwie powtórzeniach. Fakt ten występował szczególnie często i wyraźnie przy uszkodzeniach analizatora skórniego.

Jeżeli usunąć u psa *gyri coronarius* i *ectosylvius*, wtedy na długi czas (często na całe tygodnie) znikają u niego dodatnie skórne odruchy warunkowe z kończyn i tułowia w okolicy pasa barkowego i biodrowego; na ich miejsce pojawiają się odruchy ujemne, hamujące. Można to wykazać w ten sposób, że dodatnie bodźce warunkowe innych analizatorów działają dobrze do chwili zastosowania podnieć skórnej, potem zaś tracą swe działanie. Poza tym wymienione podnieć skórne nadzwyczaj szybko i łatwo wywołują sen nawet u takich psów, które dotychczas przy tych bodźcach nigdy nie okazywały senności. Fakt ten przybiera często następującą charakterystyczną postać. Bodziec warunkowy w postaci mechanicznego drażnienia tej części powierzchni skóry, której odpowiadający odcinek mózgu uległ operacyjnemu uszkodzeniu, wywołuje hamowanie i sen, podczas gdy taki sam bodziec dotyczący

miejsc nieuszkodzonych wywołuje efekt dodatni, a zwierzę pozostaje w zupełności rześkie (doświadczenia d-rów Krasnogorskiego, I. P. Razjenkowa i W. M. Archangielskiego).

Tutaj też słusznym byłoby zaliczyć fakt, który obserwowano w laboratorium w okresie panującego głodu przed kilku laty. Na wyniszczonych psach nie można było prowadzić badań nad odruchami warunkowymi, gdyż wszystkie dodatnie bodźce warunkowe bardzo prędko stawały się ujemnymi, a jednocześnie psy zasypiały właśnie w związku ze stosowaniem bodźców warunkowych. Niewątpliwie, ogólne wyniszczenie zwierzęcia przede wszystkim odbijało się na pracy komórek korowych (doświadczenia d-rów Frowa, Rozentala i innych).

W wyliczonych dotychczas wypadkach widzieliśmy stale, że hamowanie przechodzi w sen. Można też obserwować odwrotne zjawisko — przechodzenie snu w hamowanie. Przypuśćmy, że wytworzyliśmy odsunięty na 3 minuty odruch warunkowy. Niektóre doświadczenia przebiegają wówczas często w następujący sposób. Stawiamy zwierzę na stojak — jest ono rześkie. Gdy jednak zastosujemy bodziec warunkowy, zwierzę staje się senne, efekt wydzielnicy nie pojawia się w ciągu całych 3-ch minut, a gdy po tym podajemy pokarm, zwierzę zabiera się do jedzenia nie od razu i spożywa pokarm ospale. W dalszym ciągu stosujemy kilkakrotnie w zwykłych odstępach czasu bodziec warunkowy. Senność psa za każdym bodźcem coraz bardziej się rozprasza, przy końcu 3-minutowej podniety pojawia się wydzielanie śliny. Przy powtórzeniach wydzielanie śliny rośnie. Wreszcie 3-minutowy okres trwania podniety dzieli się mniej więcej na dwie połowy: w pierwszej nie ma wydzielania, choć zwierzę pozostaje najzupełniej rześkie, w drugiej występuje obfite wydzielanie śliny, a pies po podaniu pokarmu zjada go łapczywie i żarłocznie. Tutaj rozprzestrzenione hamowanie, jakim jest sen, które początkowo nastąpiło wskutek przewagi procesu hamowania w pierwszej połowie działania bodźca warunkowego, stopniowo przechodzi w hamowanie ograniczone i skoncentrowane pod naciskiem coraz bardziej wzmagającego się procesu pobudzenia, związanego z drugą połową działania tegoż bodźca warunkowego. W podobnych wypadkach widuje się też często po prostu występowanie snu na miejscu hamowania. Mianowicie, zarówno przy długotrwałym odsunięciu — na 3 minuty, jak i przy bardziej krótkotrwałym — na 30 sekund, spotykamy niekiedy następujące stosunki. Zwierzę, które podczas doświadczenia nigdy nie jest senne, za każdym razem, na początku działania po-

wtarzającego się bodźca warunkowego zasypia: oczy zamykają się, głowa opada, ciało zwiotczałe zwisa na lejcach, czasem słychać nawet chrapanie. Lecz gdy upływa określony czas — przy dłuższym odsunięciu $1\frac{1}{2}$ — 2 minut, przy krótszym 25 sekund, zwierzę szybko samo się budzi, pojawia się wydzielanie śliny i występuje wybitna ruchowa reakcja pokarmowa. Jasne jest, że w tym wypadku zamiast skoncentrowanego hamowania stale mamy do czynienia z rozlanym snem. Wreszcie widzimy nieraz, jak sumacja dwóch procesów hamowania daje stan senności.

Pies (doświadczenie d-ra Fursikowa) miał dobrze wytworzony odruch warunkowy odsunięty na 3 minuty. Przez pierwsze dwie minuty nie było wydzielania, następnie zaczynało się ono i osiągało *maximum* w końcu trzeciej minuty. W danym doświadczeniu wraz z bodźcem warunkowym zastosowano czynnik uboczny — słaby szum. Pierwsza połowa odruchu uległa pod jego wpływem rozhamowaniu, przy czym na szum dała się zauważyć nieznaczna reakcja ruchowa — odruch badawczy. Bodziec warunkowy wzmocniono. Przy powtórnym zastosowaniu tego zespołu, reakcja orientacyjna na szum nie pojawiła się, odruch warunkowy natomiast znikł zupełnie, a zwierzę zaczęło wykazywać objawy wybitnej senności. Odruch znów został wzmocniony. Wynik ten należy oczywiście wytłumaczyć sobie w sposób następujący. Odruch badawczy na szum począwszy od drugiego razu gaśnie, tj. (jak o tym mówiono na początku tego wykładu) na bodziec ten rozwija się hamowanie. Hamowanie to, dodając się do hamowania pierwszej fazy odruchu opóźnionego, wzmagają je na tyle, że faza czynna odruchu odpada, ustępując miejsca senności zwierzęcia. Dalszy ciąg doświadczenia dowodzi, że takie wyjaśnienie jest prawidłowe. Przy następnym powtórzeniu podniety warunkowej bez dołączenia do niej szumu otrzymano normalny odruch opóźniony z dwiema fazami. Powtórzone jeszcze raz połączenie metronomu z szumem znów wywołało senność i zanik odruchu warunkowego.

Oto dane cyfrowe tego doświadczenia.

Czas	Bodźce w ciągu 3'	Wydzielanie śliny w kroplach co 30''	Uwagi
4 g. 52'	Uderzenia metronomu + szum	0 3 3½ 1 0 3½	Nieznaczny ruch w kierunku szumu
5 g. 3'	To samo	0 0 0 0 0 0	Ruch nie występuje, senność
15'	Uderzenia metronomu	0 0 0 0 1 9	
28'	Uderzenia metronomu + szum	0 0 0 0 0 0	Senność

Wykłady 15

Przy tej okazji nie zawadzi dla uniknięcia nieporozumień zwrócić umyślnie uwagę Państwa na następującą okoliczność. Oczywiście doświadczenie to wraz z przytoczonymi wyżej doświadczeniami d-ra Czeczulina dodaje nową fazę w działaniu czynników ubocznych na odruch warunkowy. Jeżeli weźmiemy silny czynnik zewnętrzny, to jak Państwo pamiętają z 6-go wykładu, dotyczącego odruchów opóźnionych, wywiera on z początku działanie hamujące na cały odruch opóźniony (wskutek wywoływanego przez odruch badawczego), następnie, gdy odruch badawczy przy powtórzeniach słabnie, wywołuje rozhamowanie tylko pierwszej fazy odruchu opóźnionego i wreszcie, jak Państwo widzą teraz, powtórnie hamuje ten odruch, lecz już na innych zasadach, stając się obecnie pierwotnym źródłem procesu hamowania w korze mózgowej. Słaby czynnik zewnętrzny, jak to pokazało doświadczenie d-ra Fursikowa, powodując od samego początku słaby i krótkotrwały odruch badawczy, rozpoczyna swe działanie od razu od rozhamowania odruchu opóźnionego, kończy zaś na owym powtórnym zahamowaniu.

Za tożsamością hamowania i snu przemawiają też ogólne właściwości obu procesów. Na poprzednich wykładach widzieliśmy nazbyt wiele faktów, wskazujących w sposób niezbity na wędrowanie procesu hamowania po powierzchni półkul mózgowych, przy czym wędrowanie to okazało się bardzo powolne, trwało niekiedy wiele minut, a prócz tego szybkość jego była bardzo rozmaita u różnych zwierząt i w różnych warunkach. Oczywiście, sen też jest procesem wędrującym. Wiemy wszyscy, jak stopniowo opanowuje nas senność i sen i jak często powoli i z trudnością ustępują one, ulegają rozproszeniu. Istnieją też dane naukowe o stopniowym zanikaniu przy zasypianiu działalności różnych narządów zmysłowych i innych bardziej złożonych funkcji umysłowych. Z drugiej strony wiadomo, że jeżeli chodzi o szybkość zasypiania i budzenia się, istnieją ogromne różnice zarówno między poszczególnymi ludźmi, jak i u tych samych ludzi w różnych warunkach. To samo obserwowaliśmy u psów.

Dalej widzieliśmy stale podczas naszej pracy, że o ile hamowanie z początku rozwija się z trudnością, o tyle dzięki praktyce, w związku z powtórzeniami i stosowaniem różnych rodzajów hamowania, staje się ono coraz łatwiejsze. Tak samo, gdy w odpowiednich warunkach bodźce warunkowe, względnie bodźce obojętne powodują sen, czynią to one tym szybciej, im częściej są powtarzane.

Szczególnie interesująca jest następująca okoliczność. Jak mówiliśmy poprzednio hamowanie indukuje pobudzenie. U niektórych psów, u których, jak o tym wspomniano przedtem, bodziec warunkowy w początkowej fazie odruchu opóźnionego zamiast hamowania wywołuje sen, bezpośrednio przed zaśnięciem daje się zauważyć niewielkie pobudzenie ogólne zwierzęcia. Jeszcze bardziej wyraziście i stale występuje to zjawisko przy zasypianiu zwierzęcia pod wpływem długotrwałego lub powtarzającego się bodźca obojętnego. Można było to obserwować w opisanych wyżej doświadczeniach *Rozentala*. Gdy pod wpływem bodźca obojętnego szenie staje się wyraźnie sennie, wówczas na pewien czas przed zupełnym zaśnięciem zjawia się u niego stan pobudzenia: zaczyna się niepokoić, drapać i szczekać bez powodu. To samo zdarzało mi się widzieć u zasypiających dzieci. Jest to obraz zupełnie swoisty i nieoczekiwany; mamy prawo go traktować jako przejaw indukcji. Tak samo też można pojmować znane pobudzenie na początku narkozy.

Wydaje mi się, że zbiór przytoczonych faktów należy uważać za dostateczny dla całkowitego dowodu słuszności naszego twierdzenia, iż sen i hamowanie wewnętrzne stanowią ten sam proces. Osobiście, nie widzę w naszej pracy ani jednego faktu, któryby był wyraźnie sprzeczny z tym wnioskiem. Należy żałować, że nie posiadamy dotychczas należytego graficznego sposobu dla przedstawienia snu. Czasem posługiwaliśmy się w tym celu zapisywaniem położenia głowy zwierzęcia. Oczywiście, opisanie naszych doświadczeń, dotyczących snu, przy pomocy takiego albo innego pogładowego przedstawienia tego procesu uczyniłoby nasze wywody w oczach Państwa bardziej jeszcze przekonywującymi.

Z wnioskiem naszym pozostają całkowicie w zgodzie wszystkie szczegóły zwykłego, normalnego snu. Nasza dzienna praca, u jednych nader różnorodna, u innych, przeciwnie, nader monotonna, musi w końcu powodować nastąpienie snu. Długotrwałe pobudzenie jednych i tych samych punktów kory prowadzi do bardzo głębokiego ich hamowania, które silnie promieniując obejmuje korę mózgową i opuszcza się na niżej leżące części mózgu. Z drugiej strony, przy różnorodnej działalności, aczkolwiek poszczególne punkty kory nie dochodzą w tak silnym stopniu do stanu zahamowania, to jednak wielka ich ilość powoduje rozprzestrzenienie się tego procesu i bez większego promieniowania. Oczywiście wielka ilość szybko zmieniających się pobudzeń może w ciągu długiego czasu przeciwstawiać się rozlewaniu się na korę procesu hamowania i opóź-

nić nadejście snu. Odwrotnie też, ściśle ustalona kolejność czuwania i snu, niezmienny rytm tych stanów, może w odpowiednim momencie wzmóc natarczywość snu również bez odpowiedniego zmęczenia komórek korowych. Wszystkie powyższe stosunki uwidoczniły się wyraźnie w naszych doświadczeniach.

WYKŁAD SZESNASTY

Stadia przejściowe między stanem czuwania i zupełnym snem
(stany hipnotyczne).

Zeszyłem razem przytoczyłem znaczną ilość faktów, wskazujących na to, że sen jest to hamowanie wewnętrzne ciągłe (a nie rozdrobione i rozdzielone przeplatającymi się z nim procesami pobudzenia), które rozprzestrzeniło się po całej korze mózgowej a także opuściło się na leżące niżej odcinki mózgu. Ponieważ rozprzestrzenianie się hamowania odbywa się nie nagle, lecz stopniowo, należało oczekiwać, że sen również będzie mógł obejmować bądź całą korę mózgową, bądź też mniejsze lub większe jej obszary, innymi słowy, należało się liczyć z możliwością istnienia faz przejściowych między stanem czuwania a zupełnym snem. Fazy te były przez nas rzeczywiście nie tylko obserwowane, ale i specjalnie wywoływane. W doświadczeniach mieliśmy do czynienia nie tylko ze zwykłą postacią snu, charakteryzującą się, przy braku normalnej działalności kory, zwolnieniem mięśni szkieletowych (oczy zamknięte, głowa nisko opuszczona, kończyny na wpół zgięte, a tułów biernie zwisający na lejcach - pętłach dla nóg), ale także z taką postacią, w której stan wymienionych mięśni był zupełnie inny. W tym wypadku kora mózgowa również była nieczynna, wszystkie bodźce warunkowe pozostawały nieskuteczne, a czynniki uboczne, jeżeli tylko nie osiągały zbyt wielkiej siły, nie wywoływały żadnej reakcji, zwierzę jednak zachowywało nadal całkowicie czynną postawę. Stało z nieruchomo otwartymi oczami, z podniesioną głową, na wyprostowanych nogach, nie opierając się zupełnie na lejcach, stało tak w ciągu wielu minut, a nawet godzin. Przy zmianie położenia jakiejś kończyny utrzymywało się to położenie, które zostało nadane. Drażnienie stopy od strony podeszwowej powodowało kurczowe cofnięcie łapy. Na podanie pokarmu zwierzę nie reagowało — pozostawało nieruchome i jedzenia nie brało. Podobną postać hamowania spotyka się dość rzadko i nie wiemy dotychczas z jakimi specjalnymi warunkami doświadczalnymi lub z jaką szczególną właściwością układu nerwowego jest ona związana. Współpracownik nasz

dr. N. A. Rożański, który badał dokładnie stany przejściowe między jawą i snem u psów, doszedł do wniosku, że opisany wyżej stan występuje stale, lecz jest zjawiskiem krótkotrwałym i przemijającym. Zrozumienie tego stanu z punktu widzenia fizjologii nie przedstawia, jak mi się zdaje, większych trudności. Mamy przed sobą zahamowanie czynności wyłącznie kory mózgowej, zahamowanie, które nie opuściło się niżej na ośrodki, kierujące równowagą, położeniem ciała w przestrzeni (ośrodki Magnusa i Kleina), tj. mamy przed sobą stan katalепtyczny. Wynika stąd, że w tej postaci snu linia graniczna między zahamowanym i wolnym od hamowania odcinkiem mózgu leży bezpośrednio pod korą mózgową. Lecz może się też zdarzyć, że linia ta rozdziela wielkie połacie samej kory mózgowej. Z takim wypadkiem spotykamy się częściej i możemy go nawet umyślnie wywoływać. Po raz pierwszy obserwowaliśmy ten wypadek w następujących warunkach (doświadczenia d-ra L. N. Woѕkriesjenskiegо). Jeden z psów, który poprzednio nie wykazywał podczas doświadczenia żadnych skłonności do snu, zaczął wpadać w stan senny wskutek tego, że był pozostawiany w ciągu długich godzin sam w pokoju doświadczalnym. Niewątpliwie, monotonia bodźców otoczenia, jak o tym była mowa na poprzednim wykładzie, uwarunkowała silne, rozlane hamowanie mózgu. Wpływ hamujący otoczenia stał się tak silny, że samo wprowadzenie psa do pokoju doświadczalnego, a tym bardziej postawienie go na stojaku wywoływało widoczną zmianę w jego zachowaniu. Trzeba było umyślnie pobudzać zwierzę we wszelaki sposób, aby nie zasnęło przed ukończeniem przygotowań do doświadczenia. Gdy następnie eksperymentator wychodził z pokoju aby z poza drzwi prowadzić doświadczenie i natychmiast, nie tracąc ani minuty, zaczynał stosować pokarmowe bodźce warunkowe, otrzymano prawidłowy odruch warunkowy: ślina wydzielala się i pies natychmiast, gdy podano pokarm, zabierał się do jedzenia. Kiedy jednak po wyjściu eksperymentatora z pokoju upływało 4—5 minut, wynik był zupełnie szczególny: efekt wydzielniczy na bodziec warunkowy był widoczny, reakcja ślinowa przy podaniu pokarmu zwiększała się, lecz pies nie brał pożywienia i trzeba mu je było siłą wprowadzać do pyska. W tym okresie mięśnie szkieletowe nie wykazywały jeszcze rozluźnienia. Gdy zaś od wyjścia eksperymentatora z pokoju do zastosowania bodźca warunkowego upłynęło 10 minut, wówczas bodziec ten nie wywoływał już żadnej reakcji, a zwierzę znajdowało się w stanie typowego snu z chrapaniem i rozluźnieniem mięśni. Jakież może być inne objaśnienie tego faktu niż to, że przy początkowym rozprzestrzenieniu się hamowania

ogarnęło ono tylko sferę ruchową, a pozostałe okolice kory pozostały jeszcze niezahamowane i były w stanie przekazywać podniety warunkowe do narządu (gruczołu) nie związanego ze sferą ruchową. Dopiero nieco później hamowanie objęło całą przestrzeń kory mózgowej i opuściło się na leżące niżej odcinki, a wraz z tym nastąpił zupełny sen. W danym przypadku opisane stadium rozwijającego się stanu sennego zostało wywołane przez bodźce objętne, działające w ciągu długiego czasu na zwierzę. Zazwyczaj powstaje ono pod wpływem częstego stosowania w jednym i tym samym doświadczeniu zarówno ujemnych bodźców warunkowych, jak i bodźców dodatnich, zwłaszcza słabych. Przytaczam dwa przykłady.

Pierwszy dotyczy psa, o którym wspomiano już na poprzednich wykładach. Ton 256 drgań na 1" był pokarmowym bodźcem warunkowym, od którego odróżnicowano 10 tonów wyższych i tyleż niższych (doświadczenia d-ra Birmana).

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"	U w a g i
3 g. 50'	Ton 256 drgań na 1" 13	Zjada podany pokarm
4 g.	Ton 426 drgań na 1" 0	Stopniowo staje się senny.
5'	Ton 160 drgań na 1" 0	
10'	Ton 640 drgań na 1" 0	
13'	Ton 256 drgań na 1" 9	Nie je podanego po- karmu

Drugi przykład biorę z pracy (d-ra Rozentala) nad psem, który miał wiele stałych pokarmowych odruchów warunkowych. Gdy jednak wyrobiono jeszcze jeden odruch na pojawianie się przed oczami psa ekranu z szarego papieru i bodziec ten stosowano bardzo często, zazwyczaj — szereg razy pod rząd, wówczas rozwinął się następujący stan rzeczy: często na bodźce warunkowe pojawiała się nawet znaczna reakcja ślinowa, lecz podanego pokarmu pies nie ruszał. Oto przykład.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"	U w a g i
3 g. 15'	Uderzenia metronomu	5	} Nie je podanego pokarmu
18'	Zapalenie lampki	7	
21'	Dźwięk bulgotania	7	
24'	Dzwonek	7	

Pies był przy tym mało ruchliwy, lecz wyraźnego snu nie można było zauważyć. Gdy nie poprzedzano pokarmu przez bodziec warunkowy, wówczas pies żarłocznie brał się do jedzenia.

Tutaj należy też zaliczyć następujący fakt zaobserwowany przypadkowo. Jeden z psów, który od dawna służył do doświadczeń nad odruchami warunkowymi i który nigdy nie wykazywał rozszczepienia między reakcją ślinową i ruchową i nigdy na stojaku nie spał, był dla celów pokazowych po raz pierwszy postawiony wobec licznego audytorium. Od razu można było zauważyć, że niezwykle i bardzo złożone otoczenie wywarło silny wpływ na zwierzę: znieruchomiało ono i cokolwiek drżało. Na bodziec warunkowy pojawił się zwykły efekt wydzielniczy, lecz podanego pokarmu pies nie zjadł, a po chwili — w tymże audytorium i na stojaku — zasnął, wykazując całkowite rozluźnienie mięśni szkieletowych. Tym razem, niewątpliwie, silny i niezwykły dla psa bodziec po prostu wywołał hamowanie kory mózgowej — z początku częściowe, tylko w obrębie sfery ruchowej, a następnie i ogólne, przechodzące na niższe odcinki mózgu. Wypadek ten należy uważać za zupełnie identyczny ze zwykłą postacią tak zwanej hipnozy zwierząt, gdy gwałtowne unieruchomienie zwierzęcia i ułożenie go na grzbiecie prowadzi do rozmaitego stopnia zahamowań — bądź do katalepsji całkowitej lub częściowej (nieruchomość tułowia przy ruchach oczu lub całej głowy), bądź do zupełnego snu. Podobny wypadek zaszedł w naszej pracowni: mieliśmy do czynienia z bardzo niesfornym zwierzęciem, które gwałtownie bronilo się przed przywiązaniem go na doświadczeniu; gdy silnym chwytem rąk nagle ograniczaliśmy ruchy psa, natychmiast występował u niego sen.

W ten sposób sen czy to częściowy, czy też całkowity można spowodować zarówno przez bodźce słabe i długotrwałe, jak i przez krótkie lecz silne, zarówno przez bodźce warunkowe hamujące, jak i dodatnie. Do niektórych szczegółów dotyczących opisanych tu faktów powrócę jeszcze wielokrotnie na następnych wykładach.

Obok różnej ekstensywności rozlanego hamowania i snu, otrzymane fakty zaznajomiły nas także z różnymi odmianami, z różnymi etapami samego procesu hamowania, z różną — jeśli wolno tak powiedzieć — jego intensywnością.

Zanim jednak przejdę do tego tematu, winienem uprzednio poruszyć sprawę, która posiada istotne znaczenie w wielu naszych doświadczeniach, odnoszących się do odmian rozlanego procesu hamowania. Na ósmym wykładzie postawiłem zagadnienie: na czym polega maskowanie bodźca jednego analizatora przez bodziec innego analizatora w kompleksie jednoczesnych bodźców,

i wypowiedziałem przypuszczenie, że być może, jest ono związane z różną siłą używanych przez nas czynników. Projektowane tam doświadczenia zostały przez czas, który upłynął od tego wykładu, wykonane i całkowicie potwierdziły to przypuszczenie. Gdy umyślnie zmieniliśmy bardzo wybitnie stosunek sił stosowanych przez nas bodźców, osłabiając znacznie bodźce słuchowe i wzmagając lub pozostawiając bez zmiany inne bodźce, wówczas okazało się, że w efekcie bodźców zespołowych składniki słuchowe uczestniczą w mniejszym stopniu, niż inne składniki, tj. przy próbach stosowania każdego bodźca oddzielnie, działanie warunkowe bodźców słuchowych znacznie ustępuje działaniu innych bodźców.

Oto są te doświadczenia. Zespół bodźców jednoczesnych składał się u danego psa ze zwykle używanego przez nas mechanicznego drażnienia skóry i z bardzo osłabionego bodźca słuchowego (doświadczenia W. W. R i k m a n a). Odruch warunkowy na ten zespół wynosił 4—4 $\frac{1}{2}$ kropli śliny przez 30" izolowanego jego działania i był bardzo trwały. Zastosowany oddzielnie składnik słuchowy dawał $\frac{1}{2}$ do 1 $\frac{1}{2}$ kropli, zaś składnik skórny od 2 $\frac{1}{2}$ do 5 kropel. U innego psa w skład zespołu bodźców jednoczesnych wchodziły: rytmiczne zapalanie się lamki o sile 400 świec i dźwięczenie bardzo zagłuszonego tonu. Wytworzony na ten zespół odruch wynosił 7—8 kropel śliny przez 30". Zastosowany oddzielnie bodziec wzrokowy dawał efekt 5 kropel, a słuchowy — 2 $\frac{1}{2}$. Podobnie przy jednoczesnym stosowaniu ochładzania skóry do temperatury 0° oraz słabego dźwięku, po rozłożeniu tego zespołu na składniki okazało się, że ochładzanie daje efekt znacznie większy, niż dźwięk (doświadczenia d-rów W. Horsleya Gannta i Kupałowa).

W ten sposób różne wielkości efektów używanych przez nas bodźców warunkowych, należących do różnych analizatorów, zależą od różnej siły tych bodźców, a nie są związane z własnościami komórek danych analizatorów.

Mając ten fakt na uwadze, możemy przystąpić do właściwego tematu, dotyczącego etapów rozlanego procesu hamowania. Na myśl o istnieniu tych etapów naprowadził nas wypadek patologicznego stanu układu nerwowego psa powstały pod wpływem pewnego naszego zabiegu o charakterze nie operacyjnym lecz funkcjonalnym. Wywoływane przez nas doświadczalnie zmiany patologiczne układu nerwowego zajmą oddzielnie naszą uwagę na następnym wykładzie. Tutaj opiszę jedynie doświadczenie wyjściowe, z którego wynikły dalsze badania na zdrowych zwierzętach.

Wytworzono u psa (doświadczenie d-ra R o z j e n k o w a) dodatnie pokarmowe odruchy warunkowe na: gwizdek, uderzenia

metronomu, rytmiczne podrażnienia mechaniczne skóry (24 dotknięcia na 1') i zapalenie lampki elektrycznej, oraz kilka odruchów różniczkowych. Między innymi, bodźcem różniczkowym była inna częstość podrażnień (12 na minutę) tego samego miejsca skóry.

Oto normalne działanie dodatnich bodźców warunkowych.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
2 g. 3'	Mechan. drażnienie skóry	3
10'	Gwizdek	5
21'	Zapalenie lampki	2
32'	Uderzenia metronomu	3½

Tak więc, zgodnie z tym co powiedziałem, wielkość efektu poszczególnych bodźców zależy od ich siły, przy czym bodźce układają się w następujący szereg, licząc od silnych do słabych: gwizdek, uderzenia metronomu, mechaniczne drażnienie skóry i zapalenie lampki.

W pewnym doświadczeniu wśród innych bodźców zastosowano przez 30'' odróżnicowane drażnienie skóry (12 dotknięć na 1'), po którym n a t y c h m i a s t nastąpiło (trwające również 30'') drażnienie dodatnie (24 dotknięcia na 1').

Nazajutrz po tym doświadczeniu i w ciągu następnych 9-ciu dni wszystkie odruchy warunkowe znikły, pojawiając się tylko czasem, w minimalnych wielkościach. Po tym okresie następuje inny, zupełnie szczególny. Oto on.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
11 g. 10'	Gwizdek	0
19'	To samo	1/3
32'	Zapalenie lampki	3
48'	Uderzenia metronomu	1
12 g. 6'	Mechaniczne drażnienie skóry (24 dotknięcia)	5½

Jak widać, otrzymano coś zupełnie odwrotnego, niż dawniej — w stanie normalnym: silne bodźce nie wykazują żadnego działania lub tylko znikome, natomiast słabe wywołują efekt większy nawet, niż w normie. Ten stan kory mózgowej nazwalismy, wzorując się na M. E. W w i e d e n s k i m, fazą paradoksalną. Faza paradoksalna utrzymywała się w ciągu 14 dni i przeszła w fazę następną o takiej postaci.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
10 g. 40'	Mechaniczne drażnienie skóry (24 dotknięcia)	4
48'	Uderzenia metronomu	4 ¹ / ₂
58'	Gwizdek	4
11 g. 10'	Zapalenie lampki	4

Fazę tę nazwaliśmy wyrównawczą, ponieważ wszystkie bodźce miały w niej jednakowy efekt. Faza wyrównawcza trwała 7 dni, po czym nastąpiła nowa faza, w której średnie bodźce wzmogły się bardzo, silny nieco zmalał, a słaby stał się zupełnie bezskuteczny. Po dalszych 7-iu dniach nastąpił powrót do normy. Ponieważ zarówno w tej pracy, jak i w następnych, dla usunięcia możliwych wątpliwości stosowano wciąż jedne i te same bodźce, lecz o różnym nasileniu, przeto otrzymane wyniki mogą zależeć jedynie od różnej siły pobudzenia komórek korowych.

W ten sposób po raz pierwszy wykazaliśmy w naszych doświadczeniach, że w komórkach korowych między stanem zupełnego zahamowania a stanem normalnej pobudliwości może istnieć szereg stanów przejściowych, charakteryzujących się niezwyklejmi stosunkami tych komórek do rozmaitej siły bodźców.

Zaznajomiwszy się z tymi stanami przejściowymi w wypadku wyraźnie patologicznym, postawiliśmy sobie następujące pytanie: czy stany te nie zdarzają się również w normie przy przechodzeniu od stanu jawy do snu i odwrotnie? Wydawało się prawdopodobne, że w opisanym tu przypadku stan patologiczny polegał jedynie na utrwaleniu stanów przejściowych w ciągu długiego czasu, podczas gdy w normie mogły one szybko mijać i wskutek tego, w przeciwieństwie do katalepsji, ująć naszej uwadze. Badania poświęcone temu zagadnieniu dały odpowiedź twierdzącą. Oto odpowiednie doświadczenia.

Mamy psa, który, jak wspominaliśmy wyżej, miał z danego tonu wytworzony bodziec warunkowy, a z innych 20 tonów hamulce różniczkowe. Pies ten posiadał też inne dodatnie odruchy warunkowe a wśród nich odruchy na głośny i cichy trzask. Różnica między efektami obu tych odruchów była znaczna. Oto ich normalne stosunki.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
2 g. 10'	Głośny trzask	12 ¹ / ₂
20'	Cichy trzask	4 ¹ / ₂
30'	Głośny trzask	11

Dalszy przebieg tych doświadczeń jest następujący. Powtarzając raz po raz odróżnicowane tony doprowadzamy psa do wyraźnego stanu sennaści i wówczas stosujemy słaby trzask. Efektu wydzielniczego nie ma. Pod wpływem podania pokarmu pies się budzi i zaczyna jeść. Po pewnym czasie powtarzamy słaby trzask. Działanie jego jest tym razem widoczne, ale słabe. Pies znów dostaje pokarm. Za trzecim razem słaby trzask wywołuje już zazwyczaj efekt normalny, a niekiedy nieco zwiększony. Znowu następuje wzmocnienie. Następnie stosujemy silny trzask; efekt jego okazuje się obecnie mniejszy, niż efekt działającego poprzednio słabego trzasku. Dopiero nieco później, po zupełnym obudzeniu się psa, silny trzask osiąga swój całkowity efekt, a jednocześnie pojawiają się normalne stosunki ilościowe między obydwojema tymi bodźcami. Oto dane liczbowe jednego z takich doświadczeń.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
2 g. 48'	Głośny trzask	13

Następnie pies zostaje uśpiony przez stosowanie odróżnicowanych tonów.

3 g. 17'	Cichy trzask	$\frac{1}{2}$
22'	To samo	$3\frac{1}{2}$
26'	To samo	7
32'	Głośny trzask	6
40'	Cichy trzask	5
50'	Głośny trzask	10

Niekiedy w doświadczeniach tych obserwujemy zamiast przewagi efektu słabego trzasku nad silnym ich wyrównanie. Tak więc, podczas rozpraszania się (na skutek powtarzającego się aktu jedzenia) stanu sennego, w komórkach korowych przed powrotem do normalnego stanu pojawia się faza paradoksalna i wyrównawcza. Mamy tu więc taki sam przebieg zjawisk jak w wypadku patologicznym z tą różnicą, że tam odbywał on się w ciągu wielu dni, tu zaś w ciągu kilku minut (doświadczenia d-ra B i r m a n a).

Inny pies wskutek prowadzonej z nim od dawna pracy zaczął podczas doświadczeń wpadać w stan senny. Na odruchach warunkowych odbiło się to w ten sposób, że o ile przedtem rozmaite bodźce pod względem efektów bardzo się od siebie różniły, obecnie zaczęły dawać reakcje jednakowe. Dzięki zastrzykom odpowiednich dawek kofeiny pies stawał się na nowo rześki, a wraz z tym po-

wracały również normalne stosunki między bodźcami warunkowymi (doświadczenia N. W. Zimkina).

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
12 g. 50'	Silne uderzenia metronomu	8
57'	Zapalenie lampki	7 $\frac{1}{3}$
1 g. 4'	Głośny dzwonek	8
11'	Cichy dzwonek	8

Następnego dnia na 18 minut przed doświadczeniem zastrzyknięto psu pod skórę 8 cm³ 2% roztworu Coffeini puri; pies jest zupełnie rześki.

12 g. 18'	Zapalenie lampki	7
25'	Silne uderzenia metronomu	10
32'	Cichy dzwonek	6
39'	Przygłuszone uderz. metronomu	7 $\frac{1}{2}$
46'	Głośny dzwonek	8 $\frac{1}{2}$

U innego psa, o którym wspomniałem już na tym wykładzie w związku z omawianiem rozszczepienia reakcji wydzielniczej i ruchowej, często w okresie takiego rozszczepienia można było zaobserwować, że ze wszystkich bodźców tylko najslabszy (zapalenie lampki) działał dodatnio, wywołując całkowity, normalny odruch: ślina wydzielala się i pies jadł podawany mu pokarm. Tak więc w tym wypadku obok określonego stopnia rozprzestrzenienia się rozlanego hamowania istniała faza paradoksalna (doświadczenia d - r a R o z e n t a l a).

W stanach wyraźnie zaznaczonej senności, lecz przed nastąpieniem zupełnego snu często można było dostrzec jeszcze jedno szczególne zjawisko. Gdy dodatni bodziec warunkowy tracił zupełnie lub prawie zupełnie swoje działanie, dobrze wytworzony bodziec ujemny, na odwrót, uzyskiwał działanie dodatnie. Oto przykład (doświadczenia d - r a S z i s z ł o).

Wytworzono u psa dodatnie pokarmowe odruchy warunkowe na mechaniczne drażnienie skóry ramienia i uda i na skórny bodziec ciepły — 45° C, oraz ujemny odruch na mechaniczne drażnienie skóry na grzbiecie. Efekt dodatniego drażnienia skóry wynosił zazwyczaj 15—18 kropeł na minutę. Bodziec warunkowy ciepły zaczął wywoływać dość szybko stan senności i sen. W podanym niżej doświadczeniu stosujemy na początku bodziec ciepły. Powstaje senność. W dalszym ciągu doświadczenie przebiega jak następuje.

Czas	Bodziec warunkowy w czasie 1''	Wydzielanie śliny kroplach 1''	Uwagi
12 g. 29'	Mechan. drażnienie ramienia . . .	1	} Pomimo wzma- cniania pies cały czas jest senny
39'	Mechan. drażnienie uda . . .	2	
50'	Mechan. drażnienie grzbietu . . .	12	

Podobne zjawiska obserwowaliśmy nie raz w pewnych stanach patologicznych kory mózgowej. Stan ten nazwaliśmy fazą ultra-paradoksalną.

Obserwując przy przejściu od jawy do snu tak wiele rozmaitych stanów komórek korowych i wiedząc, że sen jest to rozlane hamowanie wewnętrzne, powinniśmy byli oczekiwać, że niektóre z tych stanów spotkamy również w tak zwanym przez nas hamowaniu następczym, z którym zapoznaliśmy się gruntownie w pierwszych wykładach o hamowaniu wewnętrznym. Jak się zdaje, miało to miejsce dotychczas w jedynym wypadku, któryśmy zdążyli zbadać, mianowicie przy hamowaniu warunkowym (doświadczenie d - r a B y k o w a).

Pies miał pięć dodatknych odruchów warunkowych: na uderzenia metronomu, na głośny ton, na ton znacznie przygłuszony, na pojawianie się koła z tektury przed oczami psa, oraz na mechaniczne drażnienie skóry. Hamowanie warunkowe było wytworzone na zespół mechanicznego drażnienia skóry z dźwiękiem bulgotania. Co się tyczy wielkości efektu ślinowego wziętej jako średnia z wielu doświadczeń, to bodźce warunkowe układały się w szeregu wyżej podanym i dawały następujące reakcje: 22 krople, 18^{1/2}, 16^{1/2}, 13^{1/2} i 10 przez 30 sekund. Gdy tylko hamowanie warunkowe było ostatecznie wyrobione, uczyniono ze wszystkimi bodźcami warunkowymi próby polegające na zastosowaniu ich w 10 minut po zespole hamującym. Uderzenia metronomu dały wówczas 16^{1/2} kropeł, silny ton 16, przygłuszony — 20, a koło — 18. Ponieważ w opisanym zjawisku mogło również odgrywać rolę promieniowanie hamowania oraz indukcja, dla rozpatrywanego tu zagadnienia ma znaczenie tylko to, że przygłuszony ton dawał efekt większy od normalnego, a silny ton — mniejszy. Ponieważ oba te bodźce działały na jeden punkt kory, można było uważać ten fakt za przejaw fazy paradoksalnej. Obecnie badania te prowadzimy dalej na innych rodzajach hamowania wewnętrznego.

Z kolei zatrzymamy się na następującym temacie. Mówiąc o wzajemnej indukcji uczyniliśmy przypuszczenie: czy tak zwane przez nas hamowanie zewnętrzne nie jest objawem indukcji ujemnej, tj. hamowaniem indukowanym na obwodzie obszaru, znajdującego

się w stanie pobudzenia, lub, innymi słowy, czy hamowanie wewnętrzne i zewnętrzne nie jest w swej fizyko-chemicznej istocie jednym i tym samym procesem? Sądziliśmy, że otrzymamy, być może, potwierdzenie tego przypuszczenia, badając zagadnienie: czy hamowanie zewnętrzne nie powoduje tych samych stanów komórek korowych, z którymi dopiero co zaznajomiliśmy się w wypadkach hamowania wewnętrznego? Ponieważ w badaniach tych było konieczne, aby hamowanie zewnętrzne trwało dłuższy okres czasu, wywoływaliśmy je przez wprowadzanie do pyska psa różnych substancji niejadalnych, po których hamowanie zewnętrzne daje o sobie znać bardzo długo.

Przeprowadzono doświadczenia z dwoma psami na odruchach pokarmowych.

Jednemu psu (doświadczenia Prorokowa) wprowadzano do pyska roztwór sody i po ustaniu wywołanego wskutek tego wydzielania śliny próbowano natychmiast zarówno silne, jak i słabe bodźce warunkowe. I te i tamte okazały się zahamowane w jednakowym stopniu. Później jednak, w ciągu najbliższych 15—20 minut słabe bodźce działały normalnie, lub dawały efekt większy, silne zaś były osłabione i dawały efekt równy poprzednim, albo nawet znacznie mniejszy. Oto przykład. O godz. 9 min. 41 wiano roztwór sody.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
9 g. 46'	Zapalenie lampki	0,4
51'	Mechan. drażnienie skóry	6,2
56'	Silny dzwonek	3

Zwykły efekt dzwonka elektrycznego wynosi ok. 8 kropeł przez 30'', efekt mechanicznego drażnienia skóry — 4 krople.

Wyniki doświadczeń przeprowadzonych na innym psie (P. K. Anochina) częściowo zgadzały się z poprzednimi, częściowo zaś wykazywały pewne cechy odmienne. Psu temu również wprowadzano do pyska substancję niejadalną i gdy okres wydzielania śliny skończył się, stosowano bodźce różnej siły — od najslabszej lampki do dzwonka, dającego efekt największy. Obecnie wszystkie bodźce wywoływały reakcje jednakowe, lecz prócz tego — w ciągu dalszego trwania doświadczenia — dawało się zauważyć stopniowe obniżanie się odruchów warunkowych. Oto przebieg jednego z doświadczeń.

Do pyska psa wprowadzono roztwór sody. Wydzielanie śliny trwało 10 minut.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
11 g. 10'	Zapalenie lampki	12,5
15'	To samo	10,5
20'	Silny dzwonek	10,5
25'	Uderzenia metronomu	6,3
30'	Słaby dzwonek	6,8

Aczkolwiek wynik otrzymany na obydwóch psach na ogół jest zgodny z przypuszczeniem, że hamowanie wewnętrzne i zewnętrzne w istocie swej stanowią jeden i ten sam proces, jednak wskutek złożoności zjawisk należy doświadczenia te powtarzać i modyfikować, uwzględniając przy tym możliwość innego wyjaśnienia otrzymanych faktów.

Wreszcie postawiliśmy sobie za cel zbadać: jakie zmiany zachodzą w odruchach warunkowych, gdy zwierzę pod wpływem środków narkotycznych pogrąża się w stan senny i gdy się budzi. Stosowaliśmy w tym celu uretan i chloral. Okazało się, że w tym wypadku przebieg zjawisk różni się od poprzednio opisanego, gdyż wszystkie odruchy obniżały się równolegle, przy czym najpierw przestawały działać słabe bodźce, potem silne. Odpowiedni stan komórek nazwaliśmy fazą narkotyczną. Przytaczam jedno z takich doświadczeń (d-r. S. I. Lebedinskiej).

Pies miał następujące dodatnie bodźce warunkowe: silny dzwonek, uderzenia metronomu, cichy dzwonek, mechaniczne drażnienie skóry oraz przerywane światło lampki elektrycznej. Bodźce te według wielkości efektu układały się w wyżej wymienionej kolejności. O godz. 10 min. 9 wprowadzono psu do odbytnicy 2,0 gr chloralu w 150 cm³ wody. Pies stoi na stojaku. Doświadczenie przebiega dalej w sposób następujący.

Czas	Bodziec warunkowy przez 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	U w a g i
10 g. 14'	Uderzenia metronomu	11	Je
21'	Zapalenie się lampki	3 ¹ / ₂	} Ziewa i chwije się. Je
29'	Silny dzwonek	7	} Zwisa na lejcach Je
38'	Mechan. drażnienie skóry	0	Je
45'	Cichy dzwonek	2	} Powoli po dnosi się i je
53'	Silny dzwonek	0	Śpi, nie je
11 g. 6'	Uderzenia metronomu	0	Śpi, nie je
13'	Cichy dzwonek	0	Śpi, nie je

Czas	Bodziec warunkowy przez 30''	Wydzielanie śliny w kropkach przez 30''	U w a g i
19'	Silny dzwonek	5 $\frac{1}{2}$	Budzi się, je
26'	Mechan. drażnienie skóry	0	Je
35'	Zapalenie się lampki	0	Je
45'	Uderzenia metronomu	5	Je
53'	Cichy dzwonek	9 $\frac{1}{2}$	Je
12 g. 0'	Mechan. drażnienie skóry	4	Je
7'	Silny dzwonek	8 $\frac{1}{2}$	Je
15'	Zapalenie się lampki	6	Je
24'	Uderzenia metronomu	9 $\frac{1}{2}$	Je
34'	Silny dzwonek	13	Je
42'	Cichy dzwonek	10	Je
1 g. 3'	Mechan. drażnienie skóry	5 $\frac{1}{2}$	Je

Widzimy, że wraz ze wzmagającym się działaniem środka nasennego wszystkie bodźce stopniowo wywoływały coraz mniejsze reakcje, a przy budzeniu się reakcje te stopniowo ulegały zwiększeniu. Jedynym wyjątkiem z 20 bodźców był cichy dzwonek, który o godz. 11 min. 53 wywołał niezwykle wysoką reakcję.

W ten sposób, na różnych zdrowych zwierzętach i w różnych warunkach otrzymaliśmy wiele rozmaitych stanów czynnościowych kory mózgowej. Powstawało zagadnienie: do jakiego stopnia wszystkie te stany, z fazą narkotyczną włącznie, właściwe są każdemu zwierzęciu w zwykłych warunkach życiowych. Przy rozwiązywaniu tego zagadnienia znaleźliśmy się w szczęśliwym położeniu. Wśród naszych psów był jeden (wykonano na nim doświadczenia przytoczone w końcu 14-go wykładu), należący do ściśle określonego typu nerwowego, o czym będzie mowa na następnym wykładzie. Pies ten odznaczał się często, w określonych warunkach, wprost zdumiewającą stereotypowością w zakresie działalności warunkowo-odruchowej. Zasługiwał na nazwę żywego instrumentu. Miał on, jak wyżej wspomniano, 10 odruchów warunkowych: 6 dodatnich — na dzwonek, uderzenia metronomu, gwizdek, wzmożone oświetlenie pokoju, pojawianie się przed oczami figury koła i konika dzieciennego, oraz 4 ujemne: na inną częstość uderzeń metronomu, na ściemnienie oświetlenia pokoju, na pojawianie się figury kwadratu i dzieciennego zajęczka tej samej wielkości, co konik. W ostatnich czasach z pewnych powodów nie stosowano dzwonka, a z bodźców ujemnych używano prawie wyłącznie odróżnionowanego metronomu. Bodźce dźwiękowe wywoływały stale (szczególnie w dawnych doświadczeniach) o wiele większą reakcję ślinową (o 30—50%), niż świetlne. Po długiej służbie laboratoryjnej psa (przeszło 2 lata) do-

datnie odruchy warunkowe zaczęły okazywać tendencję do zmniejszania się, oraz do zmian we wzajemnych stosunkach ilościowych. Zjawiska te zdarzają się u naszych psów często, gdy długi czas stosuje się jedne i te same bodźce warunkowe. I teraz właśnie wystąpiły u tego psa w sposób jaskrawy wszystkie stany półkul mózgowych, które opisałem poprzednio, jako przejawy rozwijającego się rozlanego procesu hamowania. Każdy taki stan bądź występował wyraźnie w ciągu całego doświadczenia, bądź sam przez się lub pod wpływem naszych środków przechodził w stan inny (doświadczenia d - r a S p e r a ń s k i e g o). Jedynie nie zaobserwowano tutaj nigdy fazy ultraparadoksalnej, nie było jednak do tego okazji, gdyż pies nigdy nie był wyraźnie senny. Oto doświadczenia z różnych dni i różnych okresów czasu.

Normalne doświadczenie.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 15''	Wydzielanie śliny w kropkach przez 15''
10 g. 30'	Uderzenia metronomu	8
40'	Wzmózone oświetlenie pokoju	5
50'	Gwizdek	8
11 g. 0'	Koło	5
10'	Uderzenia metronomu	9
20'	Wzmózone oświetlenie pokoju	5
30'	Gwizdek	8
40'	Koło	6

Doświadczenie z fazą wyrównawczą.

9 g. 0'	Uderzenia metronomu	7
10'	Wzmózone oświetlenie pokoju	5
20'	Gwizdek	5
30'	Koło	4 ^{1/2}
40'	Uderzenia metronomu	5
50'	Wzmózone oświetlenie pokoju	5
10 g. 0'	Gwizdek	5
10'	Koło	4

Doświadczenie z fazą paradoksalną zmieniającą się w normalną.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny przez 30''
10 g. 0'	Uderzenia metronomu	4
11'	Wzmózone oświetlenie pokoju	6
22'	Gwizdek	4
33'	Koło	7

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny przez 30''
43'	Uderzenia metronomu	4
54'	Wzmózone oświetlenie pokoju	2 $\frac{1}{2}$
11 g. 3'	Gwizdek	9
12'	Koło	4 $\frac{1}{2}$
22'	Uderzenia metronomu	9 $\frac{1}{2}$
33'	Wzmózone oświetlenie pokoju	5

Doświadczenie z zupełnym hamowaniem,
przechodzącym w fazę narkotyczną.

10 g. 0'	Uderzenia metronomu	0
9'	Wzmózone oświetlenie pokoju	0
19'	Gwizdek	3
31'	Koło	0
42'	Uderzenia metronomu	3
52'	Wzmózone oświetlenie pokoju	0
11 g. 3'	Gwizdek	3 $\frac{1}{2}$
12'	Koło	0

Gdy odruchy bardzo obniżały się i psuły, wzmagaliśmy je i poprawialiśmy, jak o tym była mowa na 14-ym wykładzie, przez skracanie izolowanego okresu bodźca warunkowego. Dlatego też w przytoczonych przykładach okres ten jest w różnych doświadczeniach różny. Przejście z jednej fazy w drugą w dwóch ostatnich doświadczeniach zachodzi zapewne pod wpływem powtarzającego się aktu jedzenia. Dysponowaliśmy również sami dwoma środkami, które mogły natychmiast zmieniać fazy. Było to — zastosowanie bodźca różniczkowego (inna częstość uderzeń metronomu), jako czynnika koncentrującego hamowanie i indukującego proces pobudzenia, a także zastosowanie bodźca socjalnego, którym była obecność w pokoju doświadczalnym eksperymentatora. Oto przykłady:

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	U w a g i
9 g. 30'	Uderzenia metronomu	0	Nie je
37'	Dziecinny konik	0	Nie je
45'	Bodziec różniczkowy	0	Nie je
52'	Uderzenia metronomu	4	Je
59'	Wzmózone oświetlenie pokoju	9	Je
10 g. 10'	Gwizdek	6 $\frac{1}{2}$	Je
18'	Dziecinny konik	11	Je
30'	Uderzenia metronomu	12 $\frac{1}{2}$	Je
38'	Koło	8 $\frac{1}{2}$	Je

Faza całkowitego zahamowania (nie ma ani reakcji wydzielczej, ani ruchowej) przechodzi po zastosowaniu bodźca różniczkowego najpierw w fazę paradoksalną, a potem w normalną.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	U w a g i
10 g. 0'	Uderzenia metronomu Eksperymentator wchodzi i pozostaje w pokoju razem z psem.	0	Nie je
9'	To samo	9	Je
18'	Wzmoczone oświetlenie pokoju .	3 $\frac{1}{2}$	Je

Obecność w pokoju doświadczalnym eksperymentatora powoduje natychmiast zmianę fazy zahamowania w normalną.

Pytanie: czy można wyliczone tu fazy przejściowe stanów kory mózgowej ustawić w jeden szereg, a jeżeli tak, to w jaki — pozostaje dla nas tymczasem całkowicie nierozwiązane. Jak widzieliśmy w przytoczonych przykładach, rozmaite fazy przeplatają się ze sobą w sposób dość różnorodny. Czy mają one swą ściśle określoną kolejność, czy też istnieją stany równoległe? Również nie potrafimy wyjaśnić, dlaczego dana faza przechodzi raz w tę, drugi raz w inną fazę. Potrzebne są zatem dalsze badania.

Nie można niemal wątpić, że opisane tu stany półkul mózgowych odpowiadają temu, co nazywa się hipnozą w jej najróżnorodniejszych stadiach i przejawach. O zjawiskach hipnozy u człowieka w związku z otrzymanymi przez nas faktami będzie mowa szczegółowo na ostatnim wykładzie.

WYKŁAD SIEDEMNASTY

Różne typy układu nerwowego. Stany patologiczne kory mózgowej, powstające skutkiem wpływów czynnościowych.

Dotychczas zajmowaliśmy się normalną działalnością kory mózgowej. Lecz doświadczenia, którym poddawaliśmy nasze zwierzęta, innymi słowy, zadania, które stawialiśmy ich układowi nerwowemu, nie mając z początku, oczywiście, żadnego pojęcia o możliwych granicach, że tak powiem, wydolności ich mózgu, wywoływały u tych zwierząt zakłócenia normalnej działalności kory mózgowej. Mówię tu wyłącznie o zakłóceniach czynnościowych, wywoływanych nie na drodze operacyjnej, lecz jedynie czynnościowej. Zakłócenia te w jednych wypadkach wyrównywały się same przez się, pod wpływem samego tylko odpoczynku, wskutek przerwania odpowiednich doświadczeń, w innych — okazywały się na tyle uporczywe, że wymagały specjalnych zabiegów leczniczych. W ten sposób na naszych oczach fizjologia kory mózgowej przekształcała się w jej patologię i terapię. Stany patologiczne kory, powstałe u różnych naszych zwierząt pod wpływem jednych i tych samych szkodliwych czynników, przejawiały się w sposób różnorodny. Jedne zwierzęta chorowały poważnie i długo, inne — lekko i przez czas krótki, inne znów znosiły te same wpływy prawie bez śladu. U jednych psów odchylenia od normy szły w jednym kierunku, u innych — w innym. Ponieważ ta różnorodność związana była oczywiście z różnicą charakterów różnych zwierząt, przeto, zanim zajmiemy się stanami patologicznymi kory mózgowej, musimy się zatrzymać na typach układu nerwowego naszych psów. W obecnym czasie, w naszych badaniach nad korą mózgową zarysowują się już do pewnego stopnia dokładne kryteria, przy pomocy których można będzie ustalać ściśle naukową charakterystykę układu nerwowego tego lub innego z naszych zwierząt. Wówczas powstaną, między innymi, bardzo ważne możliwości ściśle naukowego, doświadczalnego badania na zwierzętach zagadnienia dziedzicznego przekazywania różnych cech działalności nerwowej. Obecnie jednak opiszę te typy tak, jak się one przedstawiają przy zwykłej obserwacji. Szczególnie wyróżniły się przez swój określony i wyrazisty charakter dwa typy, jak należy przypuszczać — dwa typy krańcowe.

Z jednym z tych typów zaznajomiliśmy się już dawno. Wspominałem o nim niejednokrotnie w swoich dawnych artykułach i referatach, jako o typie, którego wartość dla naszych doświadczeń ocenialiśmy z początku błędnie. Gdy w pracy naszej, ze względu na nieznamość sprawy, mieliśmy porządne trudności z powodu senności zwierząt, występującej przy niektórych bodźcach warunkowych i przy pewnych zabiegach, przypuszczaliśmy, że uda nam się uwolnić od tych trudności przez dobór psów specjalnie ruchliwych. Mam tu na myśli zwierzęta żywe, wszystko obwąchujące, oglądające, szybko reagujące na najmniejsze dźwięki, natrętne w stosunku do ludzi znajomych (a zaznajamiają się bardzo szybko), których ani przy pomocy okrzyków, ani lekkich uderzeń nie udaje się łatwo uspokoić. Otóż te właśnie zwierzęta, postawione na stojaku, ograniczone w ruchach, a zwłaszcza pozostawione same w pokoju doświadczalnym, pomimo stosowania bodźców warunkowych wraz z pokarmem lub wlewaniem kwasu, bardzo szybko stają się senne i odruchy warunkowe ich znacznie się zmniejszają, albo też całkowicie znikają. Jeżeli na początku doświadczenia pies był jeszcze rześki, to powtarzające się bodźce (szczególnie takie, na które nie zdążyły się jeszcze wytworzyć odruchy warunkowe) wywołują natychmiast, w sposób demonstracyjny senność. Nawet w doświadczeniach prowadzonych nie na stojaku, lecz z pozostawieniem zwierzęciu swobody ruchów, niektóre z tych psów, jeżeli eksperymentator pozostaje w stosunku do nich obojętny, nie „zabawia” ich, również szybko zaczynają zamykać oczy, zataczają się i w końcu kładą się na podłodze. Często następuje to bezpośrednio po zjedzeniu pokarmu, podanego po bodźcu warunkowym. Z początku musieliśmy zrezygnować z pracy nad takimi zwierzętami, lecz potem, stopniowo znaleźliśmy na nie sposoby. Jeżeli u takich psów wyrobić od razu odruchy warunkowe na wiele różnych czynników, nie powtarzać jednych i tych samych bodźców w ciągu danego seansu, nie czynić długich pauz pomiędzy poszczególnymi bodźcami, stosować nie tylko bodźce dodatnie, ale i hamujące, jednym słowem jak najbardziej urozmaicać przebieg doświadczenia, to stają się one zupełnie możliwymi obiektami doświadczalnymi. Pozostaje zagadnieniem (które obecnie rozwiązujemy), czy zwierzęta takie reprezentują silny, czy też słaby typ układu nerwowego.

Dawniej, przed wyrobieniem sobie bardziej naukowo uzasadnionej systematyzacji, wydawało mi się, że typy psów takie, jakie miałem sposobność oglądać na doświadczeniach w pracowni, w pewnym stopniu odpowiadają starożytnej klasyfikacji tak zwanych temperamentów. Dopiero co opisane psy powinny być wówczas uznane za prawdziwych sangwiników. Przy szybkiej zmianie bodź-

ców są one energiczne i aktywne, przy bardziej jednostajnym otoczeniu stają się ospałe, senne i, co za tym idzie, beczynne.

Inny typ psów, również bardzo wyraźnie zarysowany, powinien być postawiony na przeciwległym krańcu klasycznej serii temperamentów. We wszelkim nowym, a tym bardziej w nieco wyjątkowym otoczeniu zwierzęta te są w najwyższym stopniu opływane w ruchach, stale je hamują; powoli posuwają się wzdłuż ściany na niezupełnie wyprostowanych nogach, często przy najmniejszym ubocznym ruchu lub dźwięku przyciskają się całym ciałem do podłogi. Wystarczy, aby człowiek krzyknął lub pogroził, a unieruchamia je to natychmiast w biernie rozpostartej pozycji. Każdy, kto je zobaczy, od razu uważa je za zwierzęta bardzo tchórzliwe. Do okoliczności, w których odbywają się doświadczenia, oraz do różnych wykonywanych na nich manipulacji przyzwyczajają się, oczywiście, powoli. Gdy jednak to wszystko zaczyna być dla nich czymś zwykłym, stają się wzorowymi obiektami dla naszego badania. Do tego typu należy zwierzę, które chwalałem przy końcu zeszłego wykładu. Psy tego typu na stojaku zazwyczaj nie śpią. Jeżeli otoczenie w czasie doświadczeń pozostaje mniej więcej jednakowe, to wszystkie ich odruchy warunkowe, zwłaszcza zaś hamujące, okazują się w wysokim stopniu trwałe i regularne. Posiadamy teraz w pracowni i badamy jednego ze skrajnych przedstawicieli tego typu. Pies ten (samica) urodził się u nas i od nikogo nigdy nie doznał żadnych przykrości. Gdy miał koło roku, zaczęto go przyprowadzać do pracowni, gdzie w stojaku w ciągu doświadczenia karmiono go kilkakrotnie podczas wytwarzania odruchów warunkowych. Takim, jakim się okazał, gdy po raz pierwszy pojawił się w pracowni, pozostaje również i obecnie, po 5 latach. Prowadzony przez swego pana - eksperymentatora do pokoju doświadczalnego, idzie zazwyczaj na nieco przykurczonych nogach z podwiniętym ogonem, przy spotkaniu z innymi członkami pracowni (niektórzy z nich często go pieścili) nagłym ruchem usuwa się na bok, albo cofa ku tyłowi i przywiera do podłogi. Tak samo reaguje na każdy nieco żywszy ruch lub każde głośniejsze wypowiedziane słowo swego pana. Zachowuje się wobec nas tak, jak byśmy byli jego najniebezpieczniejszymi wrogami, którzy mu stale zadają bolesne cierpienia. Niezależnie od tego jednak, gdy się oswoił z otoczeniem w pokoju doświadczalnym, udało się u niego wytworzyć wiele ścisłych odruchów zarówno dodatnich, jak i ujemnych. Był to dla nas tak nieoczekiwane, że nazwaliśmy go chwalebny przydomkiem „mądrali”. Do zwierzęcia tego powrócę jeszcze później.

Nie byłoby przesadą odnieść te zwierzęta do typu melancholii

ków. Jak nie uważać ich życia za smutne, jeżeli stale i bez potrzeby hamują one najważniejszy przejaw życia - ruch.

Oba opisane typy są oczywiście typami krańcowymi; u jednego nadmiernie przeważa proces pobudzenia, u drugiego — proces hamowania. Dlatego też są to typy ograniczone, ze zwięzonym, że tak powiem, zakresem życiowym. Jednemu z nich potrzeba stałej zmiany bodźców z zawartym w nich elementem nowości, którego często może brakować w otaczającej rzeczywistości. Drugi, na odwrót, wymaga bardzo jednostajnych warunków życia, a przecież warunki te nigdy nie są pozbawione takich lub innych zmian i zakłóceń.

W opisanych przed chwilą właściwościach obydwu typów psów mógłby się ktoś dopatrzeć pewnego argumentu, przemawiającego przeciwko twierdzeniu o identyczności snu i hamowania wewnętrznego, ponieważ typ z przewagą procesu pobudzenia jest w warunkach naszych doświadczeń bardzo skłonny do snu, a typ, tak łatwo ulegający hamowaniu, wprost przeciwnie, w tych samych warunkach pozostaje rześki. Lecz są to, jak już mówiliśmy, typy krańcowe o szczególnych właściwościach układu nerwowego, wymagające wobec tego specjalnych warunków dla swego istnienia. Jeżeli przyjąć — a mamy do tego prawo, że uleganie szkodliwym wpływom czynnościowym przez komórki korowe sprzyja powstawaniu w nich procesu hamowania, to stanie się zrozumiałe, że nadmiernie pobudliwe komórki korowe, tj. komórki ulegające szybciej wpływom szkodliwym będą właśnie specjalnie skłonne do wytwarzania w sobie procesu hamowania i do jego szerokiego rozprzestrzeniania pod wpływem działających na nie długotrwałych jednostajnych bodźców. Jedynie szybka zmiana bodźców, wywołując pobudzenie coraz to innych komórek, może zubożnić naturalny, choć, być może, niewygodny pod względem biologicznym skutek powyższej właściwości komórek nerwowych. Podobnie ma się sprawa z drugim typem; gdyby owo tak łatwo występujące hamowanie okolicy ruchowej kory, ów bierny odruch obronny, prowadził do rozprzestrzeniania się hamowania na całą korę mózgową i następnie na niżej położone części mózgu, to typ taki z punktu widzenia biologicznego, nie posiadałby żadnych szans trwałego istnienia. Musi istnieć możliwość wznowienia aktywnej działalności organizmu gdy tylko minie przyczyna, wywołująca hamowanie. Wznowienie to jest właśnie możliwe dzięki komórkom korowym, które pozostają niezahamowane. Tak więc w danym wypadku, ograniczenie rozprzestrzeniania się hamowania jest specjalną, biologicznie wyrobioną właściwością na ogół niepełnowartościowego układu nerwowego, jest to pewne przystosowanie się

do warunków takie, jak u człowieka, który może się nauczyć spać nawet podczas chodzenia, tj. ograniczać hamowanie tylko do kory, nie pozwalając mu opuścić się niżej.

Przechodzę do opisanja innych typów układu nerwowego, pośrednich między wzmiankowanymi typami krańcowymi. Cechują się one mniejszą lub większą równowagą między procesami pobudzenia i hamowania, przy czym niektóre z nich zbliżają się bardziej do jednego z typów krańcowych, inne do drugiego. Na ogół jednak są one bardziej wszechstronnie przystosowane do życia i jako takie należą do silnych typów układu nerwowego. Jedne z tych zwierząt są ruchliwe, czynne i po większej części agresywne. Inne — bardziej spokojne, solidne, opanowane. Pamiętam jednego psa z tej ostatniej grupy, którego zachowanie było wprost uderzające. Nie widziałem nigdy, aby pies ten przyprawiony z psiarni do pracowni, w oczekiwaniu na doświadczenie, kładł się na podłogę; jednocześnie jednak odnosił się on jak gdyby obojętnie do wszystkiego, co się naokoło niego działo, nie przyjaźnił się z nikim z nas, nie wyłączając własnego eksperymentatora, ale i nie odnosił się też do nikogo wrogo. W stojaku nie przejawiał żadnej senności i zawsze dawał ściśle, zarówno dodatnie, jak zwłaszcza ujemne, odruchy warunkowe. Trzeba było uznać, że posiada przynajmniej silny proces hamowania, jednakowoż był on zdolny również do silnego pobudzenia. Pewnego razu udało się wytrącić go z równowagi pod wpływem niezwykłych i głośnych dźwięków trąbki, oraz na widok człowieka w masce zwierzęcej na twarzy. Dopiero teraz stracił całe swoje opanowanie, zaczął głośno szczekać i wrywać się w kierunku tych niezwykłych bodźców. Prawdziwy flegmatyk — lecz silna natura.

Inna grupa należy oczywiście do typu bardziej pobudliwego, odpowiadając może, według klasyfikacji starożytnej, temperamentowi cholerycznemu. Ujemne odruchy warunkowe u tych psów często ulegają naruszeniu. Niewątpliwie istnieje wiele zwierząt, których typ nie daje się tak ściśle określić. Na ogół jednak wszystkie nasze zwierzęta dzielą się na dwie kategorie: o znacznej lub umiarkowanej przewodzie procesu pobudzenia i o znacznej lub umiarkowanej przewodzie procesu hamowania.

Obecnie mogę przejść do stanów patologicznych kory mózgowej, któreśmy albo przypadkowo obserwowali, albo też wywoływali umyślnie.

Pierwszy wypadek tego rodzaju obserwowano w warunkach następujących. Jak już wspominałem na trzecim wykładzie, udało nam się wyrobić pokarmowy odruch warunkowy na bardzo silny prąd elektryczny, działający na skórę psa. Zamiast wrodzonej

reakcji obronnej, zwierzę dawało nań reakcję pokarmową: odwracało się w kierunku skąd podawano jedzenie, oblizywało się i obficie wydzielalo ślinę (doświadczenia dr Jerofiejewoj). Wyrabianie odruchu zaczynano od stosowania bardzo słabego prądu, który następnie stopniowo ulegał zwiększeniu aż do znacznej siły. W ten sposób wytworzony odruch istniał wiele miesięcy, przy czym zamiast prądu elektrycznego niekiedy stosowano przypalanie lub mechaniczne uszkodzanie skóry, które to bodźce dawały zawsze ten sam rezultat. Pies przez cały czas pozostawał zupełnie normalny i po kilku miesiącach ów niezwykle bodziec warunkowy, podobnie do innych bodźców warunkowych, zaczął powoli przechodzić w hamulec, tj. początek efektu wydzielniczego zaczął się coraz bardziej odsuwać od chwili rozpoczęcia drażnienia. Poprzednio jeszcze próbowaliśmy drażnić nie tylko to miejsce skóry, z którego pierwotnie wyrobiono odruch, ale i inne miejsca; z początku czyniliśmy to rzadko, potem jednak zaczęliśmy systematycznie przykładać elektrody do coraz to innych miejsc skóry. Przez pewien czas odruch pokarmowy był zachowany jak dawniej i nie wykazywał najmniejszego śladu reakcji obronnej. Lecz pewnego razu, przy przejściu do drażnienia następnego miejsca, wszystko się nagle wyraźnie zmieniło. Reakcja pokarmowa znikła całkowicie, a wystąpiła na jaw jedynie niezmiernie silna reakcja obronna. Nawet prąd bardzo osłabiony, który przed wyrobieniem odruchu warunkowego był nieczynny, zastosowany obecnie i to w miejscu pierwotnie drażnionym, dawał tę samą niezwykle silną reakcję obronną. Doświadczenie to powtórzono jeszcze na dwóch psach. U jednego z nich ten wybuch pobudzenia wystąpił przy drażnieniu 9-tego miejsca, u drugiego przy drażnieniu 13-tego jeszcze go nie było. Lecz gdy drażnienie elektryczne powtórzono w jednym i tym samym doświadczeniu na wielu miejscach, a nie jak dotychczas na jednym, to pojawiło się to samo. Bezpośrednio po tym wszelkie zabiegi, zmierzające do odnowienia odruchu pokarmowego na prąd elektryczny, pozostały bez rezultatu. Zwierzęta stały się w najwyższym stopniu pobudliwe, niespokojne, jakimi nie były dotychczas nigdy. U jednego psa po trzymiesięcznej przerwie w doświadczeniach, można było znów rozpocząć wyrabianie tego odruchu i postępując ostrożniej, niż za pierwszym razem, w końcu wytworzyć go ponownie. U innych psów nie pomogła również i przerwa. Widocznie przytoczone doświadczenia spowodowały u nich chroniczny stan patologiczny układu nerwowego. Niestety, nie zostało od tego czasu wskazówek, odnoszących się do typu układu nerwowego tych psów.

Wskutek tego zapewne, że opisany fakt zaszedł w warunkach

wyjątkowych, nie wzbudził on w nas żadnego żywszego zainteresowania. Po pewnym czasie jednak mieliśmy możliwość zaobserwować podobne zjawiska również i w zwykłych warunkach doświadczalnych. Oto są te obserwacje.

Przy badaniu czynności analizującej kory mózgowej poszukiwaliśmy m. in. granicy, do jakiej pies już zdolny rozróżniać okiem kształty przedmiotów (doświadczenia dr Szenger - Krestownikowej). Rzucano na ekran przed zwierzęciem świetlny obraz koła i podawano potem jedzenie. Gdy odruch wytworzył się, przystąpiono do odróżnicowania koła od elipsy o tym samym oświetleniu i o tej samej powierzchni, której stosunek osi wynosił $2 : 1$; po pojawieniu się koła następowało karmienie, a po pojawieniu się elipsy pokarmu nie dawano. Różniczkowanie całkowite i trwałe otrzymano dość szybko. Następnie, etapami, zaczęto upodabniać elipsę do koła (stosunek $3 : 2$, $4 : 3$ itd.), wytwarzając w dalszym ciągu z kolejnych elips hamulce różniczkowe. Wytwarzanie to przebiegało na ogół gładko (z początku prędeży, a potem znów nieco wolniej) aż do elipsy o stosunku osi $9 : 8$. Wprawdzie i tu nastąpiło rozróżnienie dość znaczne, lecz nie całkowite. Po 3-tygodniowym stosowaniu tego różniczkowania stan sprawy nie tylko się nie polepszył, lecz wyraźnie pogorszył: rozróżnianie koła od elipsy całkowicie znikło. Jednocześnie wystąpiła raptowna zmiana w zachowaniu się psa. Poprzednio spokojny, obecnie pisał na stojaku, kręcił się, zrywał przymocowane doń urządzenia, lub przegryzał gumowe rurki, idące od tych urządzeń do eksperymentatora, co się nigdy przedtem nie zdarzało. Przy wprowadzaniu go do pokoju doświadczalnego czekał, co również było niezgodne z jego zwyczajem. Przy próbie łatwiejszych różniczkowań okazało się, że wszystkie one ucierpiały, nie wyłączając najprostszego — na elipsę o stosunku osi $2 : 1$. Doprowadzenie tego ostatniego do poprzedniej ścisłości trwało o wiele dłużej (przeszło dwa razy), niż pierwotne jego wyrobienie. W czasie powtórnego wyrabiania łatwego różniczkowania zwierzę stopniowo stawało się coraz spokojniejsze i w końcu całkowicie wróciło do stanu normalnego. Przejście do różniczkowań bardziej subtelnych zachodziło nawet szybciej, niż za pierwszym razem. Przy pierwszym zastosowaniu elipsy o stosunku osi $9 : 8$ otrzymano całkowite odróżnienie jej od koła, lecz już za drugim razem nie pozostało nawet śladu od tego odróżnienia i pies wpadł ponownie w stan wybitnego pobudzenia ze wszystkimi poprzednimi objawami. Na tym doświadczenia z tym psem zakończono.

Oto kilka doświadczeń z opisanej pracy.

Doświadczenie z dn. 4/VIII 1914.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
4 g. 10'	Koło	4
22'	To samo	6
37'	Elipsa (stosunek osi 4:3)	0
55'	Koło	4

Doświadczenie z dn. 2/IX 1914.

1 g. 10'	Koło	2
27'	To samo	8
2 g. 6'	To samo	10
16'	Elipsa (stosunek osi 9:8)	1
30'	Koło	6
48'	To samo	8

Doświadczenie z dn. 17/IX 1914.

3 g. 20'	Koło	4
31'	To samo	7
54'	Elipsa (stosunek osi 9:8)	8
4 g. 9'	Koło	9

Doświadczenie z dn. 25/IX 1914.

2 g. 17'	Koło	9
47'	Elipsa (stosunek osi 2:1)	3
3 g. 8'	Koło	8
22'	To samo	8
46'	Elipsa (stosunek osi 2:1)	3

Doświadczenie z dn. 13/XI 1914.

10 g. 55'	Koło	10
11 " 5'	To samo	7
30'	Elipsa (stosunek osi 2:1)	0
44'	Koło	5

W pierwszym z przytoczonych doświadczeń elipsa o stosunku osi 4:3 dała efekt zerowy. W drugim doświadczeniu elipsa o stosunku osi 9:8 (w pierwszym okresie wytwarzania z niej bodźca różniczkowego) posiadała efekt wynoszący tylko jedną kroplę, natomiast po dwóch tygodniach, w ciągu których była ona stoso-

wana, efekt jej wzrósł i zrównał się z efektem koła (trzecie doświadczenie). Następnie zaś nawet elipsa o stosunku 2:1 nie była już całkowicie odróżnicowana (czwarte doświadczenie) i dopiero po stałym stosowaniu jej w ciągu półtora miesiąca ponownie zaczęła dawać efekt zerowy (piąte doświadczenie).

Po tej pracy przytoczony fakt zwrócił na siebie naszą uwagę i przystąpiliśmy umyślnie do jego opracowania. Było rzeczą jasną, że w pewnych warunkach zderzenie się procesu pobudzenia z procesem hamowania prowadzi do zakłócenia zwykłej równowagi pomiędzy nimi i wytwarza różnego stopnia stany nienormalne układu nerwowego, trwające czas krótszy lub dłuższy. W pierwszym z przytoczonych wypadków, przy wytwarzaniu się bodźca warunkowego z silnego prądu elektrycznego, powinien ulec zahamowaniu wrodzony odruch obronny, w drugim wypadku, przy różniczkowaniu, jak to już wiemy z 7-go wykładu, wchodzi również w grę hamowanie wewnętrzne. Procesy pobudzenia i hamowania zrównoważyły się tu do pewnego stopnia w sposób prawidłowy, lecz w określonych warunkach, zależnie od stosunkowej siły tych procesów lub też od przestrzennego ich rozgraniczenia, równowaga ta stawała się niemożliwa do utrzymania i wszystko kończyło się tym, że jeden z tych procesów zaczynał dominować (jak to zobaczymy dalej), tj. pojawiał się stan patologiczny.

Do dalszych doświadczeń umyślnie wybieraliśmy psy o różnych typach układu nerwowego, aby zobaczyć, jak na każdym z nich odbija się stan patologiczny działalności nerwowej, wywołany przez nasze zabiegi natury czynnościowej (nie operacyjnej). Pierwsze takie doświadczenia (dr Pietrowej) wykonano na dwóch psach, które, sądząc z ogólnego ich zachowania się, posiadały wręcz przeciwne właściwości układu nerwowego. Są to te same psy, o których już wspominaliśmy na wykładzie o śnie i u których wywołany z początku stan senności był następnie usunięty przez zastosowanie bardzo szybko po sobie wielu (6) odruchów warunkowych i to z 5-sekundowym odstępem pomiędzy początkiem bodźca warunkowego, a chwilą przyłączenia doń bodźca bezwarunkowego. W doświadczeniach tych otrzymano poza tym wyraźny i ścisły dowód, świadczący o dużej różnicy w charakterach układu nerwowego obu psów i potwierdzający całkowicie pierwotną diagnozę tych charakterów, postawioną na zasadzie zwykłej obserwacji. Dowodu tego dostarczył nam proces przekształcania się u tych psów prawie natychmiast wzmacnianych odruchów na odruchy znacznie opóźnione, w których bodziec bezwarunkowy przyłączano do warunkowego dopiero w 3 minuty po rozpoczęciu się tego ostatniego. Przekształcenie zachodziło

stopniowo: izolowany okres działania bodźca warunkowego wydłużano codziennie o 5 sekund. Oczywiście, odpowiednio do tego ulegał również wydłużeniu tak zwany przez nas okres utajony, tj. odstęp czasu upływający od początku bodźca warunkowego do chwili pojawienia się reakcji wydzielniczej. Opóźnianie wytwarzano na wszystkich bodźcach od razu. Podczas gdy jeden pies, u którego według naszej wstępnej diagnozy przeważał proces hamowania, poradził sobie z tym zadaniem opóźniania bez trudności zachowując się mniej więcej spokojnie, to drugi, u którego przeważał proces pobudzenia, odniósł się do tego samego zadania w sposób zupełnie inny. Gdy odsunięcie w czasie dochodziło do 2 minut, pies zaczął okazywać podniecenie, a przy dalszym odsuwaniu do granicznej wielkości — 3 minut — po prostu wpadł we wściekłość: bez przestanku poruszał wszystkimi kończynami, niezdolnie skomlał i szczekał, wydzielanie śliny stało się ciągłe, wzmagając się niezwykle w czasie działania bodźców warunkowych, z opóźnienia nie pozostało nawet śladu. Widocznie, wymagane przez warunki doświadczenia wstępne hamowanie wielu bodźców warunkowych było zbyt trudnym zadaniem, przekraczającym możliwości pobudliwego układu nerwowego tego psa, co wyraziło się w naturalnej walce z tą męczarnią. Trzeba dodać, że te trudności przy wytwarzaniu równowagi pomiędzy dwoma przeciwnymi procesami obserwowaliśmy u wielu psów pod postacią ogólnego podniecenia, lecz nigdy jeszcze nie dochodziło ono do takiego nasilenia. Wprawdzie zadanie było tym razem poważniejsze, gdyż należało zrównoważyć oba procesy od razu w wielu punktach kory mózgowej. Nie pozostało nam nic innego, jak tylko przerwać doświadczenie w tej postaci. Ciekawe, że zadanie, które z początku było dla psa niemożliwe do rozwiązania, zostało jednak potem w sposób wystarczający pokonane. Aby to osiągnąć, należało z początku ograniczyć się tylko do działania jednego bodźca warunkowego. Pies uspokoił się, a nawet zaczął spać w czasie doświadczeń i to nie tylko na stojaku, lecz i na podłodze, przy zachowanej swobodzie ruchów. Zastosowano wówczas ponownie wszystkie bodźce warunkowe, lecz już po 5 sekundach dołączano do nich bodziec bezwarunkowy. Następnie ten 5-sekundowy okres działania bodźca warunkowego znowu stopniowo wydłużono do 3 minut. Tym razem bez przeszkód wytworzył się dobry bodziec opóźniony w postaci, o jakiej wspominałem na wykładzie o śnie. Przez pierwsze $1\frac{1}{2}$ — 2 minut działania bodźca warunkowego pies był senny, lecz przy końcu drugiej minuty lub na samym początku trzeciej jego bierna, senna postawa ulegała szybko zmianie i pojawiała się wybitna reakcja pokarmowa

zarówno ruchowa, jak i wydzielnicza. W ten sposób przez odpoczynek, stopniowanie i powtórzenie została osiągnięta równowaga obu procesów, która nie mogła się urzeczywistnić za pierwszym razem.

Ponieważ różnice układu nerwowego tych psów zostały ściśle określone, przeto zwróciliśmy się do głównego zadania naszych doświadczeń, lecz postanowiliśmy rozwiązywać je w sposób nieco odmienny, niż to miało miejsce w wyżej opisanych obserwacjach przypadkowych. Pracując z odruchami znacznie opóźnionymi, tj. posiadającymi długi wstępny proces hamujący, stosowaliśmy inne postacie hamowania: różniczkowe, warunkowe i gaszące. Liczyliśmy, że może przy tak skomplikowanym systemie hamulców pojawiają się te same zakłócenia normalnej równowagi pomiędzy obu procesami nerwowymi, które wystąpiły w poprzednich obserwacjach. Obliczenia nasze się nie sprawdziły, zaburzenia nie pojawiły się. Jednak we wszystkich tych wypadkach hamowania stale uwydatniała się różnica pomiędzy obu naszymi psami. U psa pobudliwego wytwarzaniu każdego nowego hamowania towarzyszyło przez pewien czas silne pobudzenie, drugi zaś pies nie przejawiał w tym wypadku żadnych oznak trudności. W tym stanie rzeczy skorzystaliśmy ze środka wypróbowanego. Przystąpiono do wyrobienia pokarmowego odruchu warunkowego na prąd elektryczny, działający na skórę. Odruch wytworzył się i był stosowany z pewnymi przerwami w ciągu dłuższego czasu. Obecnie, nawet bez przenoszenia elektrod co raz to na nowe miejsca, jak to robiono w doświadczeniach dr Jerofiejewej, wystąpiły chroniczne zmiany w układzie nerwowym obu psów. Należy przypuszczać, że odegrało tutaj rolę to, iż uprzednio skomplikowaliśmy czynność hamującą. Ważnym zaś i nowym był fakt, że zaburzenie pracy układu nerwowego wyraziło się u obu psów w sposób wręcz odwrotny: u jednego z nich ucierpiały chronicznie odruchy ujemne, hamujące, a u drugiego dodatnie i dopiero później, następczo — hamujące.

Oto dokładny przebieg doświadczeń:

Pies pobudliwy posiadał bodźce warunkowe w postaci uderzeń metronomu, dzwonka, bulgotania i mechanicznego drażnienia skóry na udzie oraz bodziec hamujący w postaci szumu połączonego z uderzeniami metronomu (szum o 5 sekund poprzedzał uderzenia metronomu) i mechanicznego drażnienia skóry na ramieniu. Wszystkie bodźce warunkowe trwały 3 minuty do chwili nakarmienia.

Doświadczenie z dn. 15/III 1923.

(Przed wytworzeniem odruchu warunkowego na prąd elektryczny.)

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 3 minut	Wydzielanie śliny w kroplach co minutę
3 g.	0' Uderzenia metronomu	0 5 16
	25' Szum + uderzenia metronomu	0 0 0
	45' Bulgotanie	0 1 14
	54' Dzwonek	3 0 17
4 „	0' Mechaniczne drażnienie skóry na udzie . .	0 2 12
	13' Mechaniczne drażnienie skóry na ramieniu .	0 0 0

U w a g a. Początek bodźca, zwłaszcza przy bodźcach silniejszych, wywołuje prawie stale u psów pobudliwych krótkotrwały odruch badawczy (reakcję orientacyjną) i dla tego w odruchach opóźnionych na początku bodźca zachodzi zazwyczaj mniej lub bardziej krótkotrwałe rozhamowanie fazy hamowania.

Przy końcu marca zaczęto wytwarzać odruch warunkowy na prąd elektryczny. W kwietniu był on wytworzony. Dopóki stosowany prąd nie posiadał jeszcze dużej siły, wszystkie rodzaje hamowania były mniej więcej zachowane. W sierpniu prąd został bardzo wzmocniony. Obecnie po raz pierwszy uległo naruszeniu opóźnianie, a hamowanie warunkowe przestało być całkowitym.

Dla ułatwienia sytuacji działanie izolowane wszystkich bodźców warunkowych, z wyjątkiem dzwonka, trwało do chwili karmienia zamiast 3 minut, tylko 30 sekund. Tym nie mniej, nie bacząc na przerwanie stosowania prądu, osłabienie procesu hamowania postępowało naprzód. Opóźnianie znikło całkowicie. Szum, poprzedzający w zespole hamującym o 5 sekund uderzenia metronomu, sam uzyskał stałe działanie dodatnie, tzn. stał się bodźcem warunkowym 2-go rzędu, a nawet różniczkowanie w postaci mechanicznego drażnienia skóry uległo w znacznym stopniu rozhamowaniu.

Doświadczenie końcowe (z dn. 29/XI 1923)
z tego okresu.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach
3 g. 15'	Bulgotanie w ciągu 30''	5
	26' Mechan. drażnienie skóry na udzie 30'' .	8
	40' Mechan. drażnienie skóry na ramieniu 30'' .	3
4 „ 0'	Uderzenia metronomu 30''	6

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach
12'	Szum + uderzenia metronomu 30''	10
35'	Dzwonek 3'	16 12 13
46'	Mechan. drażnienie skóry na udzie 30''	8
5 „ 0'	Mechan. drażnienie skóry na ramieniu 30''	3

Co się tyczy psa spokojnego, to posiadał on ten sam zespół bodźców warunkowych, co pies pobudliwy.

Doświadczenie z dn. 21/III 1923.

(Przed wytworzeniem odruchu warunkowego na prąd elektryczny.)

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 3 minut	Wydzielanie śliny w kroplach co minutę
3 g. 18'	Bulgotanie	0 2 6
54'	Dzwonek	0 0 12
4 „ 13'	Uderzenia metronomu	1 5 15
35'	Szum + uderzenia metronomu	1 0 0
42'	Dzwonek	0 6 14
55'	Szum + uderzenia metronomu	0 0 0
5 „ 3'	Mechaniczne drażnienie skóry na udzie	0 3 9
15'	Mechaniczne drażnienie skóry na ramieniu	0 0 0

Przy końcu marca przystąpiono do wytwarzania odruchu warunkowego na prąd elektryczny. Odruch ten łatwo i szybko osiągnął wielkość 7 kropeł w ciągu 30 sekund. Przy dalszym wzmacnianiu prądu reakcja obronna powracała, lecz następnie znikła ustępując całkowicie miejsca reakcji pokarmowej. Wkrótce jednak, przy stałym powtarzaniu wyrobionego odruchu na prąd, efekt wydzielniczy odruchu zaczął się zmniejszać, a wypróbowane w tym czasie odruchy na inne bodźce warunkowe znikły prawie zupełnie, pojawiając się tylko na początku doświadczenia i to w słabym stopniu.

Oto doświadczenie z dn. 30/V 1923, demonstrujące obraz, który się wytworzył.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 3 minut	Wydzielanie śliny w kroplach co minutę
3 g. 25'	Dzwonek	0 0 2
35'	Uderzenia metronomu	0 0 5
47'	Dzwonek	0 0 0
4 „ 3'	Mechan. drażnienie skóry na udzie	0 0 0
20'	Mechan. drażnienie skóry na ramieniu	0 0 0
25'	Bulgotanie	0 0 0
37'	Uderzenia metronomu	0 0 0
48'	Dzwonek	0 0 0

Ponieważ pies w tym czasie zaczął chudnąć i stał się bardzo osłabiony, przeto na dłuższy czas przerwano z nim doświadczenia i zaczęto go usilnie odżywiać, podając mu między innymi tran. Pies wrócił do poprzedniej wagi i ożywił się. Po przerwie wszystkie zwykłe odruchy warunkowe, oprócz odruchu na dzwonek, przerebiono z odsuniętych na 3 minuty na odsunięte na 30 sekund, lecz nie zmieniło to w sposób zasadniczy wyników: odruchy wznowiły się tylko w nieznacznym stopniu. Zastosowany w tym czasie prąd elektryczny dał znaczny efekt wydzielniczy, lecz gdy zwiększono siłę prądu, działanie jego osłabło, aż w końcu, tak jak i działanie wszystkich pozostałych odruchów, całkowicie znikło. Co więcej! Tym razem zaczęły zanikać stopniowo również wszystkie rodzaje hamowania wewnętrznego, tj. ujemne bodźce warunkowe, które poprzednio dawały efekt zerowy, zaczęły wywoływać niekiedy mniej lub bardziej znaczne wydzielanie śliny.

Oto doświadczenie z dn. 6/XII 1923, w którym widać działanie dodatnie bodźca warunkowego jedynie podczas fazy hamowania odruchu opóźnionego.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kroplach
12 g. 48'	Mechan. drażnienie skóry na udzie w ciągu 30''	0
1 „ 0'	Mechan. drażnienie skóry na ramieniu 30''	0
7'	Bulgotanie 30''	1
20'	Uderzenia metronomu 30''	0
40'	Dzwonek w ciągu 3 minut.	3
51'	Mechan. drażnienie skóry na udzie 30''	2 0
2 „ 0'	Mechan. drażnienie skóry na ramieniu 30''	0
11'	Uderzenia metronomu 30''	0
42'	Szum + uderzenia metronomu 30''	0
53'	Uderzenia metronomu 30''	0

Mamy podstawy, aby przyjąć, że dodatnie działanie hamujących bodźców warunkowych nie oznaczało osłabienia procesu hamowania, lecz świadczyło o głębszym porażeniu procesu pobudzenia, stanowiąc fazę ultraparadoksalną stanu komórek, które przedtem były pobudzane normalnie.

W tym czasie stan ogólny psa był całkowicie zadawalniający.

Tak więc, u dwóch psów, należących do różnych typów układu nerwowego, pod wpływem tych samych szkodliwych warunków wystąpiło chroniczne odchylenie od normalnej działalności nerwowej, którego kierunek jednak u obu tych psów był inny. U jednego z nich, pobudliwego, niezwykle osłabł i prawie znikł proces hamowania w komórkach kory mózgowej, u drugiego, spokojnego,

zazwyczaj łatwo poddającego się hamowaniu, niezwykle osłabił i prawie znikł w tych komórkach proces pobudzenia. Innymi słowy, mieliśmy przed sobą dwie nerwice różnego rodzaju.

Wywołane przez nas nerwice okazały się bardzo uporczywe i długotrwałe. Przy zastosowanej przerwie w doświadczeniach nie wykazały one skłonności do poprawy. Wówczas postanowiliśmy zastosować u psa pobudliwego wypróbowany środek leczniczy — brom, i to tym bardziej, że w naszych poprzednich doświadczeniach (doświadczenia Nikiforowskiego i W. S. Dieriabina) obserwowaliśmy niekiedy w wypadku niedomogi procesu hamowania pomyślny wpływ bromu na jego wzmocnienie. Po kilkumiesięcznym trwaniu nerwicy zaczęto psu wprowadzać do odbyticy codziennie po 100 cm³ 2% roztworu KBr. Wszystkie rodzaje hamowania wewnętrznego zaczęły szybko pojawiać się na nowo w określonej kolejności: najpierw stało się całkowite i trwałe różniczkowanie, potem hamowanie warunkowe i w końcu opóźnianie. Na 10-ty dzień wszystkie odruchy były zupełnie normalne.

Doświadczenie z dn. 5/III 1924.

Czas	Bodziec warunkowy	Wydzielanie śliny w kropłach		
3 g. 0'	Uderzenia metronomu w ciągu 30''	5		
12'	Szum + uderzenia metronomu 30'' . . .	0		
28'	Bułgotanie 30''	8		
37'	Dzwonek w ciągu 3'	2	12	16
44'	Uderzenia metronomu 30''	8		
55'	Uderzenia metron.(różniczkowanie) 30''	0		
4 " 10'	Bułgotanie 30''	7		
16'	Dzwonek w ciągu 3'	2	1	9
25'	To samo 3'	0	8	21

Należy podkreślić, że nie obserwowano przy tym żadnego zmniejszenia odruchów dodatnich. Co teraz głównie zwracało na siebie uwagę — to duża stałość tych odruchów. Tak więc, z naszych doświadczeń wynika, że brom nie jest środkiem, który obniża pobudliwość nerwową, tylko ją reguluje.

Brom podawano tylko 11 dni. Nerwica jednak została radykalnie wyleczona, gdyż odruchy nawet w 2¹/₂ miesiąca później pozostawały całkowicie normalne.

Nerwica psa spokojnego nie poddawała się działaniu bromu, ani innym środkom, któreśmy przedsięwzięli. Nie robiono z tym psem przez bardzo długi czas doświadczeń i w okresie tym nie był on obserwowany. Po tej przerwie, nieoczekiwanie, okazał się całkowicie normalny. Spotkamy się z nim jeszcze raz na następnym wykładzie.

WYKŁAD OSIEMNASTY

Stany patologiczne kory mózgowej, powstałe skutkiem wywartych na nią wpływów czynnościowych.

Na obecnym wykładzie będę w dalszym ciągu opisywał nasze doświadczenia i obserwacje, dotyczące stanów patologicznych kory mózgowej. Temat ten wciąż się rozszerza i pogłębia nie tylko wskutek tego, że ześrodkowaliśmy na nim obecnie specjalnie naszą uwagę, lecz również dzięki pewnym okolicznościom przypadkowym. Przy tym stale mamy możliwość obserwować, jak pod wpływem czynników szkodliwych, zakłócających prawidłową działalność, stany normalne w sposób niewidoczny przechodzą w stany patologiczne, te zaś często pozwalają nam odkrywać nowe fakty, rozkładając i upraszczając zjawiska, które w normie zlewały się lub komplikowały. Na wykładzie o normalnych stanach hipnotycznych mówiłem, że najciekawsze ich objawy (ze względu na możliwość zastosowania do człowieka, o czym będzie mowa w ostatnim wykładzie) stały się przedmiotem naszego badania dopiero wówczas, gdy w sposób jaskrawy wystąpiły w wypadku patologicznym. Pamiętają Państwo, że pies, o którym wówczas mówiłem, posiadał wśród innych dodatnich i ujemnych odruchów warunkowych, również odruch dodatni na bodziec skórny w postaci 24 rytmicznych dotknięć skóry w ciągu 30 sekund i ujemny — w postaci 12 dotknięć w tym samym czasie. Odruchy dodatnie wykazywały w normie wyraźną gradację wielkości efektów wydzielniczych, odpowiadającą sile bodźców warunkowych. Gdy w jednym doświadczeniu natychmiast po ujemnym bodźcu skórnym zastosowano bodziec dodatni, innymi słowy odpowiednio zmieniono rytm dotknięć, wówczas wystąpił stan patologiczny kory mózgowej. Wyraził się on w ciągu najbliższych dni zniknięciem wszystkich dodatnich odruchów warunkowych, a następnie dawał o sobie znać w ciągu całego szeregu dni w postaci różnych, występujących w pewnej kolejności zmian, dotyczących stosunku siły bodźców warunkowych do ich efektu wydzielniczego. Cały ten stan patologiczny przeszedł po 5 $\frac{1}{2}$ tygodniach. Oczywiście, przypadek ten należy postawić obok tych wszystkich, o których mówiłem na poprzednim wykładzie.

O ile jednak w ostatnim z opisanych tam przypadków najcięższy stan, polegający na zniknięciu wszystkich dodatnich odruchów warunkowych, utrzymywał się w ciągu wielu miesięcy, to u psa, o którym wzmiankowałem przed chwilą, stan ten trwał krótko i poprzez szereg faz przejściowych na 36 dzień przeszedł w stan normalny.

Jednocześnie staje się jasnym, że podstawowy mechanizm powstawania stanów patologicznych we wszystkich przytoczonych dotychczas doświadczeniach jest jeden i ten sam. Chodzi tu o trudne spotkanie, zderzenie się procesów pobudzenia i hamowania.

Oprócz opisanych już wypadków stanów patologicznych kory mózgowej, posiadamy jeszcze i inne, jeżeli nie bardziej, to, w każdym razie, nie mniej ciekawe zarówno ze względu na pewne ich szczególności, jak i ze względu na nieco inny mechanizm powstawania.

Zatrzymam się przede wszystkim na wypadku, który był obserwowany szczególnie dokładnie, codziennie w ciągu wielu miesięcy (doświadczenie d-ra R i k m a n a). Ze względu na to, że seria doświadczeń, o której będę mówił, jest nader interesująca, odtworzę ją wyjątkowo szczegółowo i źródłowo. Chodzi tu o psa, ulegającego bardzo łatwo hamowaniu, który poprzednio służył do wielu doświadczeń i obserwacji. Posiadał on szereg dodatnich pokarmowych odruchów warunkowych i jeden ujemny na 60 uderzeń metronomu w ciągu minuty, podczas gdy 120 uderzeń na minutę było dodatnim bodźcem warunkowym. Dodatnie odruchy warunkowe pod względem wielkości efektu wydzielniczego układały się wyraźnie odpowiednio do sił stosowanych jako bodźce warunkowe czynników zewnętrznych. Ujemny bodziec warunkowy był powtórzony przed rozpoczęciem niniejszej serii doświadczeń 266 razy i z tego względu odznaczał się ścisłością, stałością i dostatecznym skoncentrowaniem, tj. jego następcze działanie hamujące na odruchy dodatnie ograniczało się do bardzo krótkiego czasu.

Jako przykład przytaczam normalne doświadczenie z dn. 1/XII 1925.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 20''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 20''	Reakcja ruchowa i zachowanie się ogólne
10 g. 37'	Metronom 120	8	Żywa reakcja pokarm.
45'	Zapalenie się lampki	4	To samo
49'	Silny ton	6	To samo
56'	Metronom 60	0	Pozostaje nieruchomy
11 . 0'	Dzwonek	9	Żywa reakcja pokarm.
5'	Słaby ton	3½	To samo

Ponieważ psy tego typu są jak gdyby specjalistami od hamowania i wszystkie rodzaje hamowania wytwarzają się u nich łatwo i długo się utrzymują, postanowiono na tym psie zbadać specjalnie trwałość tego procesu. W tym celu należało wytworzyć bodziec ujemny przerobić na dodatni. Przerabianie to wykonywano przy pomocy sposobu, który zazwyczaj szybko prowadzi do pożądanego rezultatu; stosowano mianowicie bodziec ujemny w połączeniu z bodźcem bezwarunkowym raz za razem, nie przeplatając go bodźcem dodatnim. Proszę sobie przypomnieć, co na ten temat mówiłem na wykładzie o indukcji ujemnej. Pomimo to jednak usuwanie procesu hamowania następowało powoli. Chociaż przez trzy dni, po 4 do 7 razy dziennie stosowano dawny bodziec ujemny w połączeniu z karmieniem, pierwszy zaczątek ustępowania procesu hamowania wystąpił dopiero przy 17-tym powtórzeniu tej kombinacji i to tylko w postaci niewielkiej ilości śliny, lecz bez ruchowej reakcji pokarmowej. Przy 27-ym powtórzeniu reakcja wydzielnicza na metronom 60 osiągnęła znaczną wielkość. W tym czasie żadnych wybitniejszych zaburzeń w pozostałych odruchach dodatnich nie można było zauważyć; być może mieliśmy tu jedynie tylko pewne zrównanie wielkości efektów wydzielniczych na silne i słabe bodźce warunkowe.

Oto odnoszące się do tego okresu czasu doświadczenie z dn. 14/XII 1925 r.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 20''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 20''	Reakcja ruchowa i zachowanie się ogólne
10 g. 56'	Metronom 60	5½	Raczej orientacyjna, niż pokarmowa
11 „ 3'	Zapalenie się lampki	5	Pokarmowa
10'	Metronom 120	5	To samo
17'	Dzwonek	8	To samo
24'	Słaby ton	5	To samo
31'	Metronom 120.	5½	To samo
38'	Dzwonek	7	To samo

Osiągnięta wysokość efektu wydzielniczego na metronom 60 nie utrzymała się jednak długo. Mimo, iż bodźcowi temu stale towarzyszył pokarm, reakcja nań zaczęła się obniżać i przy 30-ym powtórzeniu spadła do zera. Jednocześnie, natychmiast po zastosowaniu metronomu 60, prawie wszystkie pozostałe odruchy nie dały również żadnej reakcji.

Ten stan rzeczy ilustruje doświadczenie z dn. 18/XII 1925.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 20''	Wydzielanie śliny w kropkach przez 20''	Reakcja ruchowa i zachowanie się ogólne
12 g. 4'	Zapalenie się lampki	4½	Pokarmowa, je żarłocznie
9'	Metronom 60	1	Orientacyjna
14'	Silny ton	0	Odwraca się, lecz pokarm bierze
23'	Dzwonek	0	Odwraca się, pokarmu nie bierze
30'	Zapalenie się lampki	0	Bierze pokarm nie od razu
38'	Słaby ton	0	Pokarmowa, je od razu

Pies wygląda na zupełnie zdrowego i poza stojakiem zjada pokarm żarłocznie, podobnie, jak i w stojaku, przy pierwszym bodźcu warunkowym w tym doświadczeniu, zanim zastosowano metronom 60.

Następnie, choć działanie dodatnie metronomu 60 ulega pewnemu wznowieniu, jego silny wpływ powstrzymujący na pozostałe odruchy warunkowe trwa nadal. Jednak odruchy te, jeżeli doświadczenie jest prowadzone bez udziału metronomu, okazują się zupełnie normalne, być może tylko bodźce słabe przy końcu doświadczenia zmniejszają się nieco bardziej, niż to bywało zazwyczaj.

Oto dowodzące tego doświadczenie z dn. 24/XII 1925:

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 20''	Wydzielanie śliny w kropkach przez 20''	Reakcja ruchowa i zachowanie się ogólne
11 g. 2'	Dzwonek	9	Żywa reakcja pokarm
10'	Zapalenie się lampki	5½	To samo
15'	Silny ton	7	To samo
20'	Słaby ton	5	To samo
28'	Dzwonek	6½	To samo
32'	Zapalenie się lampki	3	To samo
39'	Silny ton	6	To samo
44'	Słaby ton	3½	To samo

Przytaczam umyślnie kilka doświadczeń z odruchami normalnymi, aby pokazać, jak długo i uporczywie utrzymuje się norma, pomimo stale powtarzającego się szkodliwego wpływu odruchów na metronom. Ten stan rzeczy trwa nadal. Obie częstotliwości metronomu, których efekt dodatni stale się waha od ½ do 7½ kropli, w doświadczeniach, w których są stosowane, prowadzą niezmiennie do zaburzeń we wszystkich, następujących po nich bodźcach warunkowych. Zaburzenia te polegają bądź na całkowitym zahamowaniu bodźców dodatnich, bądź też na poprzedzających to za-

hamowanie fazach przejściowych. Jest rzeczą ciekawą, że często przy tym metronom 120 wywołuje głębsze zaburzenia, niż metronom 60.

Przytaczam kilka przykładów z tego okresu.

Doświadczenie z dn. 28/XII 1925.

(Faza wyrównawcza).

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 20''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 20''	Reakcja ruchowa i zachowanie się ogólne
10 g. 56'	Dzwonek	10	Reakcja pokarmowa.
11 „ 7'	Zapalanie się lampki . .	6	To samo
13'	Metronom 60	2	To samo
20'	Słaby ton	5	To samo
28'	Metronom 120	4½	Pokarmowa słaba
33'	Silny ton	5	Pokarmowa
40'	Dzwonek	4½	To samo
47'	Zapalanie się lampki . .	5½	To samo

Doświadczenie z dn. 5/I 1926.

(Faza narkotyczna).

12 g. 53'	Metronom 60	6	Pokarmowa opóźniona
1 „ 0'	Zapalanie się lampki . .	3½	Pokarmowa
5'	Silny ton	6	To samo
10'	Metronom 120	3	To samo
18'	Słaby ton	0	Słaba pokarmowa
25'	Dzwonek	4½	Pokarmowa
30'	Zapalanie się lampki . .	0	{ Odwraca się, pokarmu nie bierze
35'	Dzwonek	6	{ Wyrażna pokarmowa, zjada od razu

Doświadczenie z dn. 20/I 1926.

(Faza paradoksalna).

10 g. 44'	Silny ton	8	Pokarmowa
49'	Zapalanie się lampki . .	3	To samo
57'	Metronom 60	½	Orientacyjna
11 „ 2'	Słaby ton	5	Żywa pokarmowa
7'	Dzwonek	4½	Słaba pokarmowa
14'	Słaby ton	5	Żywa pokarmowa
21'	Dzwonek	2½	Słaba pokarmowa
26'	Zapalanie się lampki . .	3½	Żywa pokarmowa
31'	Silny ton	1	Pokarmowa

Doświadczenie z dn. 21/I 1926.

(Całkowite hamowanie).

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 20''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Ruchowa reakcja i zachowanie się ogólne
11 g. 9'	Silny ton	6	Pokarmowa
14'	Zapalanie się lampki	4 $\frac{1}{2}$	To samo
22'	Metronom 120	3 $\frac{1}{2}$	To samo
27'	Słaby ton	0	To samo
32'	Dzwonek	3	To samo
39'	Słaby ton	0	To samo
47'	Dzwonek	0	To samo
52'	Zapalanie się lampki	0	Słaba pokarmowa
57'	Silny ton	0	To samo

}
w przerwach
nieruchomy

Doświadczenie z dn. 26/I 1926.

(Bez zastosowania metronomu).

11 g. 18'	Zapalanie się lampki	6	Żywa pokarmowa
28'	Silny ton	6 $\frac{1}{2}$	To samo
33'	Dzwonek	7 $\frac{1}{2}$	To samo
40'	Słaby ton	4 $\frac{1}{2}$	To samo
48'	Dzwonek	6	To samo
53'	Zapalanie się lampki	2	Słaba pokarmowa
12 " 2'	Silny ton	3 $\frac{1}{2}$	To samo

Ponieważ ostatnie doświadczenie pokazało, że odruchy w doświadczeniach bez udziału metronomu zaczęły przy końcu seansu zmniejszać się, choć wprawdzie stosunki między bodźcami warunkowymi utrzymywały się normalne, przeto w ciągu kilku dni wzmacniano te bodźce natychmiast i nie używano wcale metronomu. Potem we wszystkich odruchach działanie izolowane bodźców warunkowych (tj. do chwili przyłączenia bodźca bezwarunkowego) trwało tylko 15'', a nie 20'', jak dotychczas. Oprócz tego dodano wówczas nowy bodziec warunkowy — bulgotanie (dźwięk wydawany przez pęcherzyki powietrza przechodzące przez wodę), należący do grupy bodźców silnych. Odruchy zwiększyły się i nie ulegały zmniejszeniu przy końcu doświadczenia. Obecnie znów, po 11-dniowej przerwie, wprowadzono do doświadczenia metronom i to mianowicie metronom o 120 uderzeniach na minutę.

Oto doświadczenie z dn. 2/III 1926, o którym mowa:

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 15''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 15''	Reakcja ruchowa i zachowanie się ogólne
10 g. 44'	Bulgotanie	6½	Pokarmowa
54'	Słaby ton	5½	To samo
11 „ 2'	Metronom 120.	6	Z początku orientacyjna, potem pokarmowa
7'	Zapalenie się lampki . . .	4½	Pokarmowa
15'	Dzwonek	4½	To samo
23'	Bulgotanie	3½	To samo
31'	Słaby ton	5½	Żywa pokarmowa
38'	Dzwonek	4½	Pokarmowa

Widzimy, że wprowadzenie do doświadczenia metronomu 120 (proszę sobie przypomnieć, że dawniej był to bodziec dodatni) natychmiast wywołało znowu zaburzenie we wszystkich pozostałych odruchach warunkowych. Wystąpiła faza wyrównawcza, przechodząca następnie w paradoksalną. Lecz na tym nie koniec. Od następnego dnia komórki korowe na dłuższy czas popadły w taki stan, w którym nie mogły znosić silnych bodźców i pod ich wpływem zaraz przechodziły w stan całkowitego zahamowania. Fakt, polegający na tym, że głębokie zaburzenia działalności nerwowej występują nie od razu, lecz po jednym lub więcej dniach od chwili zadziałania wpływu szkodliwego, obserwowaliśmy bardzo często w pracy doświadczalnej nad stanami patologicznymi układu nerwowego.

O t o d o ś w i a d c z e n i e wykonane nazajutrz — dn. 3/III 1926:

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 15''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 15''	Reakcja ruchowa i zachowanie się ogólne
3 g. 41'	Dzwonek	5	Słaba pokarmowa
46'	Zapalenie się lampki . . .	½	Pokarmowa opóźniona
55'	Silny ton	0	Pokarmu nie bierze
4 „ 2'	Słaby ton	½	Pokarmowa, bierze pok.
7'	Dzwonek	0	Pokarmu nie bierze
10'	Podano pokarm bez bodźców warunkowych . . .		Bierze pokarm od razu

Pies na pozór wyglądał na zupełnie zdrowego.

Ten stan rzeczy utrzymuje się w ciągu 11 dni. Wówczas chwytamy się następującego sposobu. Usuwamy całkowicie silny ton, a dzwonek i bulgotanie znacznie przygłuszamy.

Oto jest takie doświadczenie z dn. 15/III 1926:

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 15''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 15''	Reakcja ruchowa i zachowanie się ogólne
10 g. 20'	Zapalenie się lampki . . .	6½	Pokarmowa
27'	Słaby ton	5	To samo
32'	Słabe bulgotanie	3½	To samo
40'	Słaby dzwonek	6½	To samo
48'	Słaby ton	4½	To samo
56'	Słabe bulgotanie	4½	To samo
11 „ 4'	Słaby dzwonek	5	To samo
12'	Zapalenie się lampki . . .	4	To samo

Zupełnie tego samego rodzaju doświadczenia trwają 9 dni. Obecnie ponownie zostają zastosowane bodźce silne i oto mamy rezultat.

Doświadczenie z dn. 27/III 1926.

4 g. 2'	Silny dzwonek	4	Pokarmowa
9'	Zapalenie się lampki . . .	½	To samo
16'	Silne bulgotanie	0	Orientacyjna, pokarmu nie bierze
23'	Słaby ton	0	Bierze pokarm ospale
30'	Dzwonek	0	Niepokoje się, bierze pokarm ospale
37'	Zapalenie się lampki . . .	1½	Wziął pok. nie od razu

Na wolności pies zachowuje się zupełnie normalnie i pokarm zjada żarłocznie. Nazajutrz znów zostają zastosowane tylko bodźce słabe i wszystkie odruchy są zachowane.

3 g. 57'	Słaby ton	6½	Pokarmowa
4 „ 5'	Słabe bulgotanie	6	To samo
10'	Zapalenie się lampki . . .	4½	To samo
19'	Słaby dzwonek	6	To samo
26'	Słabe bulgotanie	6½	To samo
31'	Zapalenie się lampki . . .	3	To samo
40'	Słaby dzwonek	5	To samo

Znamienna treść oraz duże znaczenie tych doświadczeń powinny usprawiedliwić nadmierną być może ilość przytoczonego materiału protokularnego.

Streszczając się, cóż nam daje ten materiał? Przekształcenie się w analizatorze dźwiękowym pewnego punktu hamulcowego w pobudzeniowy nastąpiło powoli i było niezupełne, głównie zaś, uczy-

niło ten punkt nienormalnym, gdyż działanie nań odpowiednim bodźcem natychmiast wywołuje w całej korze stan patologiczny, który wyraża się w ten sposób, że wszelkie silniejsze bodźce wytwarzają w niej różne fazy hamowania, aż do całkowitego zahamowania włącznie. Z początku, jeżeli nie stosować pobudzenia punktu nienormalnego, kora szybko powraca do zwykłego stanu, lecz później przy dalszym stosowaniu tego pobudzenia, stan patologiczny utrwała się. Ponieważ inne bodźce dźwiękowe działają zupełnie normalnie, przeto należy przyjąć, że mamy tu do czynienia z częściowym, zlokalizowanym na małej przestrzeni, uszkodzeniem analizatora dźwiękowego, z tego, że tak powiem, chronicznym wrzodem czynnościowym, którego poruszenie przy pomocy odpowiadającego mu bodźca wpływa szkodliwie na całą korę wywołując w niej w końcu długotrwały stan patologiczny.

Nie można w tym przeoczyć jaskrawego, namacalnego dowodu, przemawiającego na korzyść mozaikowej budowy kory, o której była mowa poprzednio.

Mechanizm powstawania wyżej opisanego końcowego zaburzenia działalności całej kory można sobie wyobrazić w dwojaki sposób. Być może bodziec, wywołując w punkcie nienormalnym proces pobudzenia, tym samym pogłębia w nim proces hamowania i utrwała go tam na czas dłuższy, a hamowanie, promieniując, wprowadza w ten sam stan również pozostałe komórki korowe. Być może zaś bodziec działa na ten punkt jako czynnik niszczący i punkt ten, jak każdy niszczonego punktu organizmu, przy pomocy mechanizmu hamowania zewnętrznego prowadzi do zahamowania pozostałych części kory mózgowej. Wytworzenie się punktu nienormalnego jest tu, oczywiście, również wynikiem zderzenia procesów hamowania i pobudzenia.

W obecnym czasie rozporządzamy, oprócz przytoczonych na obecnym i na zeszłym wykładzie, jeszcze bardzo dużą ilością wypadków, w których przy trudnym spotkaniu się przeciwnych procesów nerwowych występowało mniej lub bardziej długotrwałe, często nie poddające się żadnym przedsięwzięciom przez nas środkom, odchylenie od normalnej działalności kory mózgowej czy to w kierunku przewagi procesu pobudzenia, czy też hamowania. Zachodziło to również przy wyrabianiu trudnych różniczek, zwłaszcza przy różniczkowaniu zespołów złożonych z następujących po sobie bodźców (doświadczenia d-ra Iwanowa - Smoleńskiego, d-ra Jurmana i A. M. Zimkinej) oraz przy natychmiastowej lub szybkiej zmianie w analizatorze skórnym bodźca hamującego na dodatni, szczególnie gdy oba te bodźce różniły się jedynie częstotnością dotknięć przyrządu umieszczonego w tym samym miejscu

skóry. W ostatnim wypadku, u psa, który przedstawiał typ bardzo pobudliwy, a nawet agresywny (doświadczenie d-ra L. N. Fiodorowa), podniecenie dochodziło do tego stopnia, że nie można było ze zwierzęciem dalej pracować. Dopiero stałe stosowanie bromku potasu i usunięcie z doświadczeń zarówno ujemnego, jak i dodatniego bodźca skórniego przywróciło psa do normalnego stanu w stosunku do pozostałych bodźców warunkowych. Natomiast u psa poddającego się łatwiej hamowaniu (dr Pietrowej), w analogicznych warunkach wytworzył się, jak się wydaje, (podobnie, jak w przytoczonych wyżej doświadczeniach d-ra Rikmana) zlokalizowany na małej przestrzeni w analizatorze skórny punkt nienormalny, którego pobudzenie wywoływało za każdym razem w danym doświadczeniu, a niekiedy i w doświadczeniach dni najbliższych, rozlane hamowanie całej kory mózgowej. Niestety, dalsza analiza tego wypadku została przerwana przez ciężką chorobę psa (zapalenie nerek).

Z dziedziny opisywanych stanów patologicznych kory pozostaje mi jeszcze do omówienia kilka wypadków o innym mechanizmie powstawania. W wypadkach tych szczególnie zaciera się granica pomiędzy stanem normalnym i patologicznym, a właściwie należałoby powiedzieć, że ten ostatni jest stałą właściwością słabego od urodzenia układu nerwowego. Zanim przejdę do tego tematu, aby rzecza była jasna, uważam za niezbędne zatrzymać się choćby w krótkości na zagadnieniu, dotyczącym bodźców zewnętrznych, działających bezpośrednio w sposób hamujący na komórki kory mózgowej. Istnieją trzy rodzaje takich bodźców: bodźce słabe, powtarzające się monotonna, bodźce bardzo silne i niezwykle, oraz bodźce, których dostarcza w ogóle albo nowe zjawisko, albo nowe połączenie, nowa kolejność starych zjawisk.

Życie nasze i życie zwierząt nazbyt obfituje w wypadki takiego działania tych bodźców, aby była potrzeba przytaczać tu ich przykłady. Biologiczne znaczenie tego faktu jest dość jasne. Jeżeli bodźce o znacznej sile, a zwłaszcza, stale ulegające zmianie warunkują aktywny stan kory, co czynić powinny, aby utrzymywać subtelną równowagę organizmu ze środowiskiem otaczającym, to jest rzeczą naturalną, że bodźce słabe i jednostajne, nie wymagające od organizmu żadnej czynności, powinny usposabiać do hamowania, do spokoju, aby komórkom korowym dać czas do odświeżenia się po pracy. Działanie hamujące bodźców silnych jest oczywiście specjalnym, biernym odruchem obronnym, takim, jakim jest na przykład tzw. hipnotyzm zwierzęcy (właściwie, rzeczywisty hipnotyzm), ponieważ zwierzę nieruchome, z jednej strony, staje się trudniej dostrzegalne dla wroga, a z drugiej — bezwład ten

usuwa lub uśmierza reakcję agresywną silnego przeciwnika. W końcu niezwykle otoczenie powinno w ogóle ograniczać poprzednią ruchliwość zwierzęcia, gdyż w nowej sytuacji poprzedni zespół działań, jako, być może, obecnie już nieodpowiedni, mógłby doprowadzić do jakiejś szkody dla zwierzęcia. W ten sposób, przy nowej, choćby i nieznacznej zmianie środowiska otaczającego zachodzą zazwyczaj dwa odruchy: dodatni — badawczy oraz hamujący, że tak powiem, odruch opanowywania się, odruch ostrożności. Pozostaje jeszcze interesujące zagadnienie, czy oba te odruchy są samodzielne, czy też drugi jest skutkiem pierwszego, zgodnie z mechanizmem hamowania zewnętrznego. Na pierwszy rzut oka drugie przypuszczenie jest prawdopodobniejsze. Mechanizm fizjologiczny działania hamującego wszystkich trzech rodzajów bodźców stanowi temat, który będzie omówiony na jednym z ostatnich wykładów.

Niezwykły kataklizm żywiołowy, mianowicie wielka powódź, która się zdarzyła w Leningradzie 23 września 1924 roku, dała nam możliwość zaobserwować i zbadać chroniczny stan patologiczny układu nerwowego naszych psów, który powstał pod wpływem tego kataklizmu, jako niezwykle silnego bodźca zewnętrznego. Woda zaczęła zalewać pomieszczenie dla zwierząt, które znajdowało się bezpośrednio nad ziemią w odległości ćwierci kilometra od gmachu pracowni. W czasie strasznej burzy, przy silnym wzburzeniu przybywającej wody i rozbijaniu się wielkich fal o budynki, przy trzasku i hałasie łamanych i padających drzew, trzeba było pospiesznie, partiami, w bród przeprowadzać nasze zwierzęta na pierwsze piętro pracowni i tam je pozostawiać w niezwykłym dla nich towarzystwie. Cały ten zespół czynników, widocznie, ogromnie zahamował wszystkie bez wyjątku zwierzęta, ponieważ w tym czasie nie obserwowano między nimi zwykłych bójek. Jedne z psów, po przeminięciu kataklizmu i po umieszczeniu ich na dawnym miejscu, pozostały takimi, jakimi były przedtem; inne, a mianowicie, należące do typu ulegającego łatwo hamowaniu, zachorowały nerwowo i to na czas bardzo długi, o czym przekonały nas doświadczenia nad ich odruchami warunkowymi. Do tych właśnie doświadczeń obecnie przechodzę.

Pierwszy pies (doświadczenia d-ra S p e r a n s k i e g o), o którym już kiedyś wspominaliśmy, był zwierzęciem silnym i zdrowym, lecz bardzo łatwo ulegającym hamowaniu. Wszystkie odruchy warunkowe były u niego bardzo duże, niezwykle stałe i ściśle, lecz tylko przy zachowaniu warunku, że otoczenie w czasie doświadczeń pozostawało zupełnie niezmiennie. Przypominam, że miał on 10 odruchów (pokarmowych): 6 dodatnich i 4 ujemne

(różniczkowania); wśród dodatnich — 3 dźwiękowe i 3 świetlne; z dźwiękowych najsilniejszym, wywołującym największe wydzielanie śliny, był dzwonek, świetlne pod względem swego efektu były sobie równe; efekt wydzielniczy pozostałych odruchów dźwiękowych był przeszło o $\frac{1}{3}$ większy, niż efekt bodźców świetlnych. Pies postawiony na stojaku po upływie tygodnia od powodzi zachowywał się bardzo niespokojnie, nie dawał prawie żadnych reakcji na bodźce warunkowe i, zazwyczaj bardzo żarłoczny, tym razem nie brał pokarmu, a nawet odwracał się od niego. Tak się rzeczy miały w ciągu trzech dni. Pozostawiono psa przez trzy dni bez jedzenia, lecz to nie zmieniło wyników. Po wyłączeniu innych przyczyn i na podstawie pewnych obserwacji nad psem doszliśmy do wniosku, że jest to trwające w dalszym ciągu działanie powodzi i zastosowaliśmy środek następujący. Eksperymentator, który zazwyczaj prowadził doświadczenia z poza drzwi pokoju, w którym pies znajdował się sam, obecnie pozostał z nim razem, ja zaś z poza drzwi prowadziłem doświadczenie. Odruchy natychmiast się pojawiły i pies żarłocznie zjadał podawany mu pokarm. Lecz wystarczyło, aby eksperymentator pozostawił psa samego, i powtórzyło się to, co dawniej. Aby wzmocnić odruchy, trzeba było systematycznie to pozostawać w pokoju, to wychodzić z niego na pewien czas. W 11-ym dniu doświadczeń zastosowano po raz pierwszy nieużywany dotychczas bodziec — dzwonek, który, jeżeli chodzi o efekt warunkowy, był najbardziej czynny i jednocześnie najsilniejszy pod względem fizycznym. Wszystkie pozostałe odruchy natychmiast potem spadły, a pies przestał brać pokarm; jednocześnie stał się bardzo podniecony, niespokojnie oglądał się wokoło, a zwłaszcza uporczywie przyglądał się ze stojaka podłodze. Zastosowanie bodźca natury socjalnej, polegającego na obecności eksperymentatora koło psa, stopniowo wznowiło odruchy, lecz powtórzony po 5 dniach dzwonek wywołał ponownie to samo. Wówczas zaczęto stosować dzwonek jedynie wówczas, gdy eksperymentator znajdował się w pokoju razem z psem. Powoli ustaliły się normalne stosunki. Obserwowano często fazę wyrównawczą odruchów, niekiedy podczas dzwonka pies przerywał jedzenie, często po dzwonku zmniejszały się pozostałe odruchy. W końcu, w 47 dniu doświadczeń, tj. prawie w 2 miesiące po powodzi, otrzymano całkowicie normalny przebieg doświadczenia. Wówczas spróbowano rzecz następującą. Z poza drzwi pokoju, gdzie znajdował się pies, wpuszczono do wewnątrz strumień wody, która utworzyła niewielką kałużę koło stołu ze stojakiem. Oto jest to doświadczenie (17/XI 1924), prowadzone jak dawniej — w nieobecności eksperymentatora w pokoju.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	U w a g i
10 g. 15'	Metronom 120	15½	Zjada żarłocznie
24'	Silne oświetlenie pokoju .	9	To samo
36'	Dzwonek	17	To samo
46'	Koło pojawiające się przed psem	9	To samo
59'	Gwizdek	15	To samo
11 „ 11'	Metronom 80 (różniczkowanie) wanie)	0	
20'	Metronom 120	12½	To samo
30'	Kwadrat pojawiający się przed psem (różniczkowanie) kowanie)	0	
41'	Koło pojawiające się przed psem	9	To samo
50'	Dzwonek	17	To samo

Obecnie, o 11 g. 59' wpuszczono wodę do pokoju psa.

12 g. 2'	Silne oświetlenie pokoju .	0	Pies szybko zerwał się na nogi
7'	Metronom 120	0	niespokojnie spoglądał na podłogę, rzucał się na stojaku.
15'	Gwizdek	0	Pojawił się krótki i urywany oddech. Bodźce wzmagaly tył-
25'	Dzwonek	0	ko tę reakcję. Pies nie ruszył pokarmu.
32'	Koło pojawiające się przed psem	0	

Po wielu miesiącach, w czasie których odruchy warunkowe wykazywały efekt dodatni, a dzwonek umyślnie przez długi czas nie był używany, zastosowanie tego bodźca z początku dało zwykłą reakcję, większą niż inne odruchy. Lecz przy powtarzaniu go raz dziennie, stopniowo tracił swoje działanie, aż w końcu stał się zerowym i znacznie obniżył działanie wszystkich pozostałych bodźców. Ciekawie, że w tym czasie nie tylko obecność eksperymentatora wpływała dodatnio na efekty bodźców warunkowych, ale i jego ubranie, położone koło psa w miejscu niewidocznym, a więc jego zapach.

Tak więc komórki korowe, które już dawniej okazywały wybitną skłonność do ulegania hamowaniu, stały się pod wpływem niezwykłego bodźca chronicznie jeszcze bardziej podatne na hamowanie. Bodźce, które dawno zubożały (otoczenie w czasie doświadczenia), jak również silne czynniki, które poprzednio już były bodźcami warunkowymi o wybitnym działaniu dodatnim (dzwonek), obecnie silnie hamowały te osłabione komórki. Nieznaczne pod względem energetycznym składniki owego niezwykłego bodźca (powodzi) wystarczyły, aby wywołać pierwotną reakcję.

Inny pies (doświadczenia dra Rikmana), o którym będę mówił, to ten sam, z którym zaznajomiliśmy się szczegółowo na początku niniejszego wykładu. Doświadczenia, które obecnie przytoczę, dotyczą okresu wcześniejszego. Wpływ powodzi przybrał u tego zwierzęcia nieco inną formę patologiczną, lecz o tym samym mechanizmie podstawowym, polegającym na niezwyklej skłonności do hamowania.

Oto doświadczenie, wykonane w przeddzień powodzi — dn. 22/IX 1924.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
12 g. 53'	Metronom 120	6
58'	Mechaniczne drażnienie skóry	3½
1 „ 3'	Metronom 60 (różniczkowanie)	0
13'	Zapalenie się lampki	4
23'	Silny ton	7½

Na trzeci dzień po powodzi, dn. 26/IX 1924, doświadczenie miało przebieg następujący:

2 g. 42'	Metronom 120	2½
50'	Mechaniczne drażnienie skóry	2
55'	Metronom 60	3½
3 „ 2'	Metronom 120	1½
6'	Mechaniczne drażnienie skóry	0
16'	Metronom 120	2½

Pies brał pokarm, lecz odruchy dodatnie były bardzo osłabione, a najsilniej dodatnio działał bodziec ujemny (faza ultraparadoksalna).

Następnie na długi czas ustaliła się następująca sytuacja. Dopóki nie zastosowano bodźca ujemnego (metronomu 60), reakcje na bodźce dodatnie były zadawalniające i często osiągały wielkość normalną. Lecz wystarczyło raz jeden zastosować ten bodziec, aby w ciągu pozostałej części doświadczenia i wielu dni następnych wszystkie odruchy warunkowe stały się zerowe, lub bardzo zmniejszone. Oto dwa przykłady.

Doświadczenie z dn. 6/X 1924.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
12 g. 3'	Metronom 120	5
10'	Silny ton	5
20'	Mechaniczne drażnienie skóry	2

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
12 g. 25'	Silny ton	4
33'	Metronom 60	0
36'	Metronom 120	0
43'	Mechaniczne drażnienie skóry . . .	0

Doświadczenie z dn. 20/X 1924.

11 g. 41'	Słaby ton	6
46'	Metronom 120	7½
51'	Metronom 60	0
56'	Silny ton	0
12 „ 1'	Dzwonek	3
6'	Zapalenie się lampki	0
11'	Metronom 120	1½

W okresie, gdy wskutek niestosowania bodźca ujemnego odruchy pojawiały się na nowo, obserwowano wszystkie fazy przejściowe pomiędzy całkowitym zahamowaniem, a normą. Z początku na odnawianie się odruchów wpływały dodatnio nasze najbardziej skuteczne środki: kilkodniowa przerwa w doświadczeniach i skrócenie izolowanego działania bodźców warunkowych, lecz w końcu i one okazywały się niedostateczne. Tylko jeden lub dwa odruchy na początku doświadczenia posiadały niewielki efekt, a wszystkie pozostałe były zerowe. Pies stawał się nieruchomy i uporczywie odmawiał przyjmowania pokarmu. Trzeba było zastosować ostateczny środek. Zaczęto wykonywać doświadczenia nie na stojaku, lecz na podłodze — na wolności. W ten sposób z jednej strony usuwano pewne działanie hamujące, jakie wywiera stojak na tego rodzaju psy, z drugiej strony zaś dostarczano korze mózgowej impulsów pobudzających, idących od aparatu ruchowego. To pomogło. Odruchy zaczęły powracać i powiększać się, pies zaczął przyjmować pokarm. W końcu osiągnięto stan normalny. Zastosowany obecnie ponownie bodziec ujemny tylko w ciągu pierwszych 7 dni prowadził do zaniku wszystkich odruchów w danym doświadczeniu, lecz nie rozciągał swego działania hamującego na dni następne. Potem w ciągu 2 tygodni minął stopniowo i ten wpływ. Wówczas zaczęto ostrożnie ćwiczyć hamowanie. Hamowanie różniczkowe powtarzano parokrotnie w ciągu jednego doświadczenia, koncentrowano je przez stosowanie wkrótce po nim bodźca dodatniego i wreszcie czyniono je bardziej subtelnym. Dopiero po 2-miesięcznym prowadzeniu doświadczeń na podłodze

i po upływie 8 miesięcy od powodzi można było wrócić do doświadczeń w warunkach zwykłych, na stojaku.

W ten sposób powódź wywołała taką skłonność do hamowania w komórkach korowych, że nieznaczne dodatkowe hamowanie z naszej strony w postaci bodźca ujemnego uniemożliwiało na długi czas istnienie dodatnich odruchów warunkowych w naszych zwykłych warunkach doświadczalnych.

Tak więc, z naszych doświadczeń i obserwacji wynika, że chroniczny stan patologiczny kory mózgowej może powstawać pod wpływem dwóch czynników: trudnego spotkania, zderzenia się procesów pobudzenia i hamowania oraz pod wpływem bodźców silnych i niezwykłych.

Muszę jednak wspomnieć jeszcze o psie (doświadczenia d-ra A. S. Wiszniewskiego), co do którego, niestety, nie jestem w stanie zdecydowanie powiedzieć, czy jego obecny stan jest wynikiem wrodzonych właściwości i zależy od wpływu ogólnych warunków życiowych, wieku itp., czy też podobnie, jak w dwóch poprzednich wypadkach, jest specyficznym skutkiem powodzi. Jest to pies opisany na poprzednim wykładzie, jako krańcowy przedstawiciel zahamowanego typu. Przed powodzią nie był on przez dłuższy czas pod obserwacją, stał się zaś przedmiotem badania dopiero w 3—4 miesiące po niej. Na długo przed powodzią wykonano z nim, jak już wyżej było powiedziane, wiele nawet bardzo cennych doświadczeń nad odruchami warunkowymi. W obecnym czasie, pomimo zastosowania wszelkich możliwych środków, nie nadaje się on do doświadczeń na nasze zwykłe tematy. Można tylko analizować jego stan. Jaka jest przyczyna tego stanu: powódź, czy coś innego — pozostaje dla nas zagadnieniem, którego nie rozwiązaliśmy. Zwykły dla innych psów zakres normalnego życia, przynajmniej w warunkach pracownianych, jest u niego w najwyższym stopniu zwężony. W pracowni prawie wyłącznie albo bez ustanku wykazuje bierny odruch obronny, tj. odpowiada reakcją orientacyjną na wszystkie, choćby najłżejsze wahania środowiska i natychmiast po tym hamuje swoje ruchy, odstawiając jednocześnie przyjmowania pokarmu, albo śpi, stając w ten sposób wyjątek ze swego typu. Tylko dwa środki wywołują u niego w pewnym stopniu powrót do zwykłego stanu. Są nimi: szybkie podawanie pokarmu — po 1—2" od początku bodźca warunkowego, oraz prowadzenie doświadczenia na podłodze, z tym warunkiem, że eksperymentator będzie spacerował po pokoju, a pies nieodstępnie będzie chodził za nim, lecz i wówczas wkrótce po bodźcu warunkowym musi następować wzmocnienie. Oba środki zmieniają stan psa o tyle, że przestaje on reagować

na drobne wahania środowiska i może jeść podawany mu pokarm, przerywając tę czynność jedynie przy znaczniejszych bodźcach zewnętrznych. Zaczynają się wówczas również pojawiać odruchy warunkowe. Lecz wystarczy odsunąć jedzenie nawet na 5—10" od początku bodźca warunkowego, a pies bardzo szybko staje się senny i może nawet zasnąć nad miską w czasie jedzenia. Tego rodzaju zupełnie wyjątkowy stan układu nerwowego, dotyczący oczywiście kory mózgowej, traktujemy jako stan największego wycieńczenia jej komórek, jako najwyższy wyraz tak zwanej niedomogi ich pobudliwości. Słowo „oczywiście” dodaję dlatego, że tak subtelna wrażliwość wszystkich analizatorów układu nerwowego, może być udziałem jedynie kory mózgowej. Dokładne badanie tego wypadku prowadzimy obecnie.

WYKŁAD DZIEWIĘTNASTY

Stany patologiczne kory mózgowej, powstałe skutkiem wywartych na nią wpływów operacyjnych: a) zaburzenia ogólne działalności kory mózgowej; b) zaburzenia działalności analizatora dźwiękowego.

Osiągnąwszy wystarczającą, całkowicie obiektywną charakterystykę działalności kory mózgowej, przeszliśmy w sposób naturalny do szczegółowych badań nad organizacją tego narządu, nad czynnością poszczególnych jego części tak, jak to było projektowane na samym początku naszej pracy (por. odczyt mój na Międzynarodowym Kongresie Lekarskim w Madrycie w 1903 r., zamieszczony w książce pt. „Dwadzieścia pięć lat badań obiektywnych wyższej czynności układu nerwowego zwierząt“ *). Mieliliśmy w tym celu do dyspozycji jedną tylko metodę, polegającą na częściowym niszczeniu, usuwaniu poszczególnych części kory mózgowej. Metoda ta posiadała wiele poważnych braków. Jest to zupełnie oczywiste. Kora mózgowa stanowi jedną z najbardziej złożonych i subtelnych konstrukcji ze wszystkich, jakie zdołała stworzyć twórcza siła natury, my zaś usiłujemy ją poznać przy pomocy prymitywnej metody niszczenia, przez ordynarne odrywanie od niej tych lub innych jej kawałków. Proszę sobie wyobrazić, że mamy zbadać budowę i czynność o wiele prostszego instrumentu wykonanego ręką ludzką. Jak by to wyglądało, gdybyśmy jak nieucy, nie różniąc jego części składowych i nie rozkładając go ostrożnie, usuwali np. przy pomocy piły lub jakiegoś innego niszczącego przyrządu to ósmą, to czwartą itd. jego część i w ten sposób zbierali materiał do wnioskowania o budowie tego instrumentu i o jego pracy. A takie właśnie jest nasze postępowanie w stosunku do kory mózgowej, oraz innych części mózgu. Młotkiem i dłutem lub piłą łamiemy ich twarde siedlisko, otwieramy kilka ich osłon rozrywając naczynia krwionośne i w końcu wywieramy na nie różnorodne działania mechaniczne (przez wstrząsy, ucisk i rozciąganie), odrywając od nich kawałki różnej wielkości. Taką jednak jest specjalna właściwość, wyjątkowa moc żywej materii, że nie zważając na to wszystko, już po kilku godzinach, a najwyżej po upływie doby, nie można niekiedy zauważyć bez specjalnego i dokładnego badania, że zwierzę odbiega od normy. Z drugiej strony zaś nawet

*) Tłumaczenie polskie odczytu w książce „Mózg i jego mechanizm“, wyd. Mathesis Polska, 1935. (przyp. tłum.).

tą drogą udaje się coś nie coś wyjaśnić z działalności kory mózgowej. Nie powinno to jednak zadawałniać fizjologa, ani go zaspakajać: stale ma on obowiązek, opierając się na obecnych zdobyczach nauk przyrodniczych oraz na niezwykle wzbogaconych współczesnych środkach technicznych, usiłować wyzyskać do tego celu inne sposoby, bardziej dostosowane do nieosiągalnej doskonałości badanego przezeń przyrządu. Jest rzeczą naturalną, że obecny sposób badania kory mózgowej przy pomocy usuwania jej części prowadzi właściwie do złożonego stanu patologicznego i że wnioski z otrzymanych w ten sposób wyników, dotyczące konstrukcji kory, choćby stawiane bardzo ostrożnie i z dużymi zastrzeżeniami, nie mogą być jednak całkowicie zabezpieczone przed możliwością, że są błędne. Przecież kora mózgowa jest to przyrząd, którego istotą są wzajemne stosunki, połączenia i który nadmiar jest obdarzony niezmierną wrażliwością, przeto więc wszelkie uszkodzenie w jednym miejscu powinno dawać znać o sobie w całym przyrządzie, a przynajmniej w wielu jego oddalonych punktach i okolicach. Oprócz bezpośredniego wpływu operacji, co do którego można by słusznie mieć nadzieję, że z czasem zostanie usunięty przez plastyczną, organizacyjną pracę żywej materii, pozostaje jeszcze inna ujemna strona zabiegu operacyjnego, mianowicie jego późniejsze następstwo w postaci wytwarzania się w miejscu zniszczonej tkanki mózgowej blizny, będącej przyczyną nowych podrażnień i dalszego uszkodzania. Z jednej strony blizna, jako czynnik pobudzający mechanicznie przyległe normalne części mózgu, wywołuje w nich okresowe wyładowania pobudzenia, z drugiej — uciskając, rozciągając i rozrywając, nie przestaje w dalszym ciągu coraz bardziej niszczyć mózgu. Miałem nieszczęście, wprowadzając pewne ulepszenia zabiegu operacyjnego, zrobić jednocześnie, jak teraz sądzę, pewien poważny błąd. Usiłując zapobiec krwawieniu przy głównej operacji, usuwałem uprzednio całkowicie u moich psów mięsień skroniowy, który przykrywa czaszkę. Cel mój był osiągnięty: czaszkę, będącą w zaniku, można było często otworzyć bez kropli krwi. Lecz jednocześnie ulegała zanikowi również i opona twarda, która stawała się suchą i łamliwą tak, że nie udało się jej potem zaszyć całkowicie. Z tego powodu rana mózgowa komunikowała się ze zranioną powierzchnią tkanek ubocznych, których bliznowacenie odbywa się w sposób bardzo prymitywny; stąd też blizna ta zagłębiała się i rozrastała coraz bardziej i bardziej w tkance mózgowej. Prawie wszystkie operowane przeze mnie psy zdychały wskutek napadów drgawkowych, które niekiedy pojawiały się już w 5—6 tygodni po operacji. Przy pierwszych napadach drgawkowych śmierć następowała rzadko. Przeważnie

napady te, z początku słabe i rzadkie, występując jednak w ciągu szeregu miesięcy coraz częściej i w silniejszej postaci, doprowadzały zwierzę do śmierci lub do nowego, cięższego zaburzenia czynności nerwowej. Stosowane przeze mnie zabiegi, polegające czy to na ponownym uspieniu, czy to na wycinaniu blizn, niekiedy pomagały, nie były jednak oczywiście środkiem pewnym.

Niezależnie od trudności, wynikających z obecnego sposobu badania czynności poszczególnych części kory mózgowej, eksperymentator musi się poważnie liczyć z pewnym rysem struktury kory, który w niej właśnie wyrażony jest w sposób szczególnie wybitny. Jeżeli w całym organizmie spotykamy się stale ze środkami zapasowymi na wypadek częściowego uszkodzenia, to w układzie nerwowym, jako ustalającym wszelkie połączenia i związki organizmu, zasada ta powinna być wyrażona w stopniu najwyższym. Widzimy to rzeczywiście zarówno w rdzeniu kręgowym, w skomplikowanym i bardzo różnorodnym przebiegu jego włókien, jak i w obwodowym układzie nerwowym, w mającej duże znaczenie tzw. wrażliwości powracającej; wszystko to w znacznym stopniu zubożeniu braku spowodowane przez uszkodzenie mechaniczne tych układów. Oczywiście to samo w stopniu jeszcze wyższym powinno być spełnione w naczelnaj instancji aparatu, regulującego całą wewnętrzną i zewnętrzną czynność organizmu.

Ze względu na wyżej powiedziane, rozporządzając naszymi odruchami warunkowymi, odnoszącymi się do różnych analizatorów, usiłowaliśmy dokładnie prześledzić i zbadać stany patologiczne kory mózgowej, występujące po usunięciu tych lub innych jej części, zużytkowując w miarę możliwości te badania do rozwiązania zagadnienia, dotyczącego ogólnej struktury kory i znaczenia poszczególnych jej części.

Pierwsze zjawisko, które można zaobserwować po częściowym wycięciu kory mózgowej, to zniknięcie odruchów warunkowych, lecz przeważnie nie wszystkich, tylko tak zwanych przez nas sztucznych odruchów warunkowych, tj. wytworzonych w pracowni, a więc, stosunkowo nowych i mało stosowanych. Następną regułą jest, że naturalne odruchy warunkowe (np. odruch na widok pokarmu) zarówno ruchowe, jak i wydzielnicze (ślinowy), pojawiają się wcześniej od sztucznych. Niekiedy można nawet nie uchwycić chwili ich nieobecności po ustąpieniu narkozy towarzyszącej operacji. Przykłady stosunkowej trwałości odruchów naturalnych w porównaniu ze sztucznymi spotykają się w każdej naszej pracy, dotyczącej częściowego wycinania kory mózgowej, nie ma potrzeby ich oddzielnie przytaczać. Zazwyczaj po operacji znikają wszystkie nasze odruchy warunkowe, niezależnie od tego,

w jakim miejscu została wykonana operacja i nawet wówczas, gdy dotyczyła tylko jednej półkuli. Odruchy warunkowe znikają na różny przeciąg czasu, poczynając od jednego dnia, do kilku tygodni, a nawet miesięcy. Choć zazwyczaj bywa tak, że im większe jest zniszczenie, tym dłużej trwa okres zniknięcia odruchów, jednak pod tym względem, jeżeli wziąć pod uwagę wszystkie wypadki, obserwujemy również niemało wyjątków. Nawet przy dwóch operacjach, na pozór zupełnie jednakowych zarówno pod względem miejsca i wielkości, jak i pod względem wykonania, okresy zniknięcia odruchów mogą się bardzo różnić. Prawdopodobnie wielkość ostatecznego podrażnienia i zniszczenia, wywołanego przez operację, niezależnie od zręczności i uwagi operatora zależy od anatomicznych i czynnościowych właściwości danego zwierzęcia operowanego. Odruchy warunkowe powracają nie od razu, lecz w pewnej kolejności. Poza omawianą już wyżej trwałością niektórych odruchów, czas ich powrotu zależy od miejsca operacji: odruchy należące do analizatora dalej położonego od miejsca zniszczonego ulegają szybciej wznowieniu. Prócz tego jednak prawdopodobnie posiada znaczenie również i siła bodźca warunkowego, oraz wrodzone właściwości analizatorów. Tak np. przy usunięciu g. *pyriformis* (doświadczenia Z a w a d z k i e g o) odruch warunkowy z jamy ustnej (na wlewanie wody, o którym będzie mowa później) pojawił się na 11-y dzień, odruch na zapach kamfory na 18-y, na ogólne oświetlenie pokoju na 25-y dzień, natomiast odruch na mechaniczne drażnienie skóry nie powrócił jeszcze nawet na 35-y dzień. Wszystkie te fakty świadczą o pewnym wpływie, rozprzestrzeniającym się na korę mózgową od miejsca uszkodzonego i następnie o stopniowej koncentracji tego wpływu do punktu wyjściowego. Wpływ ten, mówiąc ogólnie, jest podrażnieniem operacyjnym. Jeżeli bodźce silne lub tylko zderzenia procesów nerwowych mogą wywołać, jak to widzieliśmy na poprzednich wykładach, długotrwałe działanie hamujące, to tym bardziej należy tego oczekiwać od zabiegu operacyjnego, wywołującego mechaniczne zniszczenie części aparatu mózgowego.

Gdy odruchy warunkowe w końcu powracają, nie tylko osiągną one wartość normalną, lecz niekiedy przewyższają ją, wzmagają się i stają się bardziej trwałe; jednocześnie zaś występuje osłabienie procesu hamowania. W naszym materiale mamy na to liczne przykłady. Po usunięciu części sfery słuchowej H. M u n k a (doświadczenia d-ra E l i a s s o n a) u dwóch psów pokarmowe odruchy warunkowe nagle się zwiększyły i przestały obniżyć się przy końcu każdego doświadczenia, jak to miało miejsce przed operacją. Jeszcze wyraźniej wystąpiło to u psa po usunięciu tylnej po-

łowy kory mózgowej (doświadczenia d-ra A. N. Kudrina). Odruchy pokarmowe, dające poprzednio w czasie izolowanego działania bodźca warunkowego 1—2 kropel, wzrosły do 13 kropel w ciągu tego samego czasu. U wielu psów można zaobserwować o wiele bardziej długotrwałe wydzielanie śliny po przerwaniu działania bodźca bezwarunkowego. Niekiedy można też zauważyć dłuższy okres wygasania, powstają trudności w wytwarzaniu różniczków, hamulca warunkowego, pojawia się wydzielanie śliny w przerwach pomiędzy stosowanymi bodźcami, czego przedtem nie było. W ostatnim wypadku ulega prawdopodobnie rozhamowaniu odruch na otoczenie, o którym była mowa na wykładzie 7-mym. Czy osłabienie procesu hamowania jest skutkiem wzmożenia się procesu pobudzenia, czy na odwrót — pozostaje zagadnieniem otwartym.

Po operacji spostrzega się jeszcze inną zmianę w procesie hamowania, mianowicie wzmożoną jego inercyjność. Jak widzieliśmy, proces hamowania, w miarę jego stosowania, koncentruje się zarówno w czasie, jak i w przestrzeni. W okresie pooperacyjnym koncentruje się on bardzo powoli. To zjawisko inercyjności hamowania przejawia się nie tylko w tym analizatorze, który uległ uszkodzeniu, lecz i w innych, bezpośrednio nie naruszonych (doświadczenia d-ra Krasnogorskiego).

W ten sposób cel zabiegu operacyjnego, polegający na tym, aby po usunięciu części kory zobaczyć wypadnięcie funkcji usuniętej części z ogólnej normalnej działalności kory, zostaje przysłonięty na początku przez oddźwięk urazu operacyjnego w całej korze mózgowej. Gdy ten oddźwięk, często tylko powoli i stopniowo zanikający, w końcu przestanie dawać znać o sobie, wkrótce pojawia się, jak już wyżej było powiedziane, nowa okoliczność, która również posiada ogólne znaczenie dla kory, mianowicie, tworzenie się blizny. Wpływ blizny w różnych wypadkach bywa bardzo różny. Po analogicznych operacjach działanie blizny występuje na jaw raz bardzo szybko i w wybitnym stopniu, innym razem przeciwnie. Ostatni przypadek zdarzał się u nas niestety rzadziej, niż pierwszy. Najczęstszym objawem działania blizny były drgawki miejscowe lub całego ciała. Te wyładowania pobudzenia w korze przejawiają się również poza okresem drgawek w zmianach normalnej działalności kory. Powinniśmy rozróżniać zmiany, towarzyszące słabszym i rzadszym wyładowaniom, oraz zmiany, będące skutkiem wyładowań bardzo silnych, lub bardzo często powtarzających się. Zaczniemy od pierwszych. Badając codziennie odruchy warunkowe, można już z góry dość ściśle przewidzieć wystąpienie drgawek. Jeżeli naraz, bez żadnej widocznej przyczyny, odruchy warunkowe zaczynają się zmniejszać i w końcu zni-

kają, to jest to znak zbliżającego się napadu drgawek. Niekiedy można uchwycić wcześniejsze stadium, polegające na zniknięciu różniczkowań, tj. na uszkodzeniu procesu hamowania. Pojawienie się na nowo odruchów warunkowych zachodzi w bardzo różnym czasie po przeminięciu napadów drgawkowych: raz po kilku godzinach, innym razem po kilku dniach. Niekiedy powrót ich posiada przebieg bardziej skomplikowany. Natychmiast po napadzie odruchy są obecne, a następnie znikają ponownie na dość długi okres czasu. Prawdopodobnie z początku istnieje promieniowanie wyładowania pobudzeniowego i dopiero później zaczyna się jego koncentracja wraz z ujemną indukcją. Co się tyczy bardzo silnych wyładowań pobudzenia (silnych drgawek) lub wielokrotnych i często się powtarzających, to ich wpływ następczy bywa bardzo różnorodny. U jednego psa bezpośrednio po nich wystąpiła prawdopodobnie całkowita głuchota. Drugi pies, który poprzednio odnosił się zarówno do ludzi, jak i innych psów oraz pokarmu zupełnie normalnie, po wystąpieniu drgawek zaczął się boczyć, uciekać od tego wszystkiego, aż ponowny napad drgawkowy wywołał jego śmierć. Trzeci — po wielokrotnych i częstych napadach wykazał szereg zupełnie wyjątkowych objawów. Szczegółowo opiszę stan tego psa później, tutaj zatrzymam się tylko na jednym objawie. Po napadzie wszystkie odruchy pojawiły się u niego na nowo, lecz trzeba było je wzmacniać prawie natychmiast. Jakikolwiek bądź znaczniejsze (ponad 5") wydłużenie okresu utajonego bodźca warunkowego, po parokrotnym powtórzeniu go w tej postaci, szybko prowadziło do zniknięcia działania warunkowego, do rozwoju senności i do nieprzyjmowania pokarmu. Jest jasne, że pies wpadł w chroniczny stan nieomości pobudzenia, który opisany był przy końcu zeszłego wykładu. Po każdym powtórzeniu się drgawek stan ten się pogłębiał. Zjawisko to należy, oczywiście, uważać za przejaw występującego po silnych wyładowaniach wyczerpania komórek korowych, które skutkiem tego pod wpływem czynników zewnętrznych szybko przechodzą w stan zahamowania. W danym wypadku, w związku z ogólnym pobudzeniem kory, stan ten obejmuje całą korę mózgową; w przyszłości spotkamy się jeszcze nie raz z częściowym przejawem tego stanu w poszczególnych analizatorach, które uległy uszkodzeniu. O pokrewieństwie tego stanu ze stanami senności wspominaliśmy już na wykładzie o śnie.

Niekiedy jednak wpływ destrukcyjny blizny przejawia się inaczej — nie wywołując pobudzenia okolicy ruchowej kory ogranicza się tylko do podrażnienia innych analizatorów.

Wycięto psu płaty czołowe (doświadczenie d-ra Babkina). Pies po operacji szybko się poprawił. Lecz mniej więcej po upły-

wie 2 miesiące pojawiła się u niego w ciągu 10 dni niezwykła nadwrażliwość skóry. Skowyczał przy najmniejszym dotknięciu i przy każdym ruchu, po czym cały najeżony, padał na ziemię. Oczywiście blizna w analizatorze skórnym drażniła grupę uszkodzeniowych (mówiąc subiektywnie — bólowych) komórek odbiorczych, jeżeli takie komórki oddzielnie istnieją.

Jeszcze bardziej interesujący jest wypadek drugiego psa (doświadczenia dr Jerofiejewoj), który miał częściowo wycięty analizator skórnym. W 1½ miesiąca po operacji wystąpił u niego niezwykle silny atak drgawkowy. W czasie ataku został ponownie zoperowany. Blizna, dająca duże wypustki poza miejsce pierwotnie operowane, została możliwie dokładnie usunięta. Drgawki potem więcej się nie zdarzały. Wystąpiły jednak inne napady, które powtarzały się i za każdym razem trwały po kilka dni. Polegały one na tym, że gdy w pole widzenia lewego oka (operacja była wykonana po stronie prawej) trafiał pokarm, lub eksperymentator, wówczas pies szybko odwracał się i, jeżeli nie był skrupowany, uciekał wykazując wybitne podniecenie. W tym samym czasie z prawej strony reakcja jego na te same obiekty była zupełnie normalna. Niekiedy, znajdując się na swobodzie, pies sam przez się spoglądał w lewą stronę, po czym szybko zrywał się i uciekał gdzie popadło. Wszystko to łatwo zrozumieć, jeżeli przyjąć, że pozostałości blizny, działające w okolicy analizatora wzrokowego po jednej stronie, przez wewnętrzne podrażnienie dodawały coś do zewnętrznych podnieć działających na oko, nadając w ten sposób przedmiotom zewnętrznym wygląd niezwykły i osobliwy, na co zwierzę reagowało tak, jak na każdy przedmiot rzeczywisty, lecz niezwykły. Streszczając się: blizna powodowała powstawanie iluzji. Oczywiście to samo było również u psa, o którym wspominaliśmy wyżej, że po napadzie drgawkowym też uciekał od znajomych ludzi i od podawanego pokarmu, wpadając przy tym w stan niezwykłego podniecenia. Należy sądzić, że wyładowanie pobudzenia, wywołane przez bliznę, które się skończyło w sferze ruchowej kory, zatrzymało się następnie na pewien czas w analizatorze wzrokowym. Mamy prawo powiedzieć, że w przytoczonych wypadkach mamy do czynienia z tzw. ekwiwalentami epileptycznymi.

Fakty powyższe nasunęły nam myśl zbadania wszystkich analizatorów przy pomocy drażnienia. Przez umocowanie na długi czas elektrod, dotykających różnych punktów powierzchni kory, zamierzamy u psów posiadających rozmaite odruchy warunkowe zmieniać przy pomocy prądu elektrycznego efekt tych lub innych bodź-

ców warunkowych. Część metodyczna jest opracowana. Pozostają doświadczenia.

Należy żałować, że we wcześniejszym okresie naszej pracy, w którym wykonano większość doświadczeń z wycinaniem części kory, nie rozporządzaliśmy jeszcze wiadomościami ani o różnych typach układu nerwowego zwierząt doświadczalnych, ani o stanach patologicznych kory, powstających pod wpływem czynników funkcjonalnych. Prawdopodobnie posiadając te wiadomości, potrafilibyśmy wykorzystać otrzymany materiał obszerniej i głębiej.

Obecnie, po pobieżnym przeglądzie ogólnych skutków operacji, wykonywanych na korze mózgowej, przechodzę do omówienia ewentualnych korzyści, jakie możemy osiągnąć (używając zwierząt operowanych) przy pomocy metody odruchów warunkowych dla określenia znaczenia fizjologicznego zarówno całej kory mózgowej, jak i poszczególnych jej części.

Podobnie, jak to pierwszy uczynił Goltz, pozbawialiśmy nasze zwierzę doświadczalne całkowicie kory mózgowej, specjalnie jednak w tym celu, aby ustalić stosunek tego narządu do zbadanej przez nas działalności odruchowo-warunkowej zwierzęcia (doświadczenia d-ra Zjelonego). Ponieważ ogólne zachowanie się psów po wycięciu kory mózgowej było wielokrotnie i szczegółowo opisane przez samego d-ra Zjelonego, to ograniczę się tu wyłącznie do zagadnienia, dotyczącego związku naszych odruchów warunkowych z korą mózgową. Było widoczne, że zwyczajne odruchy warunkowe nie istnieją zupełnie u psów bez kory mózgowej, pomimo że uporczywie stwarzaliśmy warunki, w których powinny się były ujawnić. Dlatego ześrodkowaliśmy specjalnie uwagę na jednym z odruchów, który, w odróżnieniu od pozostałych, okazał się w innych naszych doświadczeniach w najwyższym stopniu trwały. Był to tak zwany przez nas wodny odruch warunkowy, odruch, którego powierzchnia odbiorcza znajduje się w jamie ustnej. Jeżeli psu przy pomocy rurki umieszczonej w pysku wlewać kwas, to po niewielu takich wlewaniach dużą ilość śliny wywołuje również wlanie samej wody, która normalnie nie prowadzi do jakiegoś większego wydzielania (najwyżej: 1—2 kropel). Należy stąd wnosić, że pewne pobudzenie przez wodę aparatu recepcyjnego jamy ustnej, przypadając jednocześnie z działaniem kwasu, uzyskuje kwasowe działanie warunkowe, co przejawia się w zwiększeniu ilości śliny oraz w specyficznej reakcji ruchowej. Ten wodny odruch, jak to później zobaczymy, posiada wszystkie właściwości innych odruchów warunkowych tak, że nie może być wątpliwości co do jego natury warunkowej. U psa bez kory, który żył u nas najdłużej, wodny odruch warunkowy przed osta-

tecznym usunięciem całej kory mózgowej osiągnął wielkość 8—10 kropeł na 5 cm³ wody. Poczynając od 6-go dnia po całkowitym usunięciu kory wlewano psu prawie codziennie kilka razy po 5 cm³ 0,25% roztworu kwasu solnego, razem około 500 razy. Dopiero po 7 miesiącach zaczął się wytwarzać na wodę odruch, który zwiększając się stopniowo osiągnął 13 kropeł na 5 cm³ wody. Lecz cóż to było takiego? Ten wodny odruch pod wieloma względami różnił się wybitnie od warunkowego odruchu wodnego. Istotną jego różnicą było, że nie wygasał tak, jak to w sposób wyraźny zachodzi w prawdziwym wodnym odruchem warunkowym zwierząt normalnych, kiedy woda, kilkakrotnie wlana bez kwasu, szybko traci swoje działanie wydzielnicze. Obserwacja zachowania się psa po wlaniu wody wyjaśniła sprawę. Po wlaniu wody występowały u niego charakterystyczne ruchy, które zazwyczaj pojawiały się wówczas, gdy był głodny: pies zaczynał chodzić tam i z powrotem z opuszczoną głową i poruszając nozdrzami tak, jakby czegoś szukał. Widocznie, zetknięcie się wody ze śluzówką jamy ustnej wywoływało u psa silny bezwarunkowy odruch pokarmowy; zgadza się to z tym, że odruchy bezwarunkowe mózgu, na przykład ślinowe, bezpośrednio po operacji usunięcia kory mózgowej silnie zmniejszone, następnie, stopniowo powracając, ulegają w końcu dość znacznemu zwiększeniu w porównaniu z normą.

W ten sposób, nie pretendując do tego, że przedstawiamy sprawę absolutnie ściśle, musimy przyjąć, że kora mózgowa stanowi główny narząd odruchów warunkowych, że posiada ona funkcję syntetyzującą tak wielką i doskonałą, jak żadna inna część ośrodkowego układu nerwowego.

Co się tyczy poszczególnych analizatorów, to najwięcej zajmowaliśmy się analizatorem dźwiękowym, od którego też zaczęliśmy. U trzech psów po częściowej operacji kory mózgowej obserwowaliśmy całkowitą głuchotę. U dwóch (doświadczenia d-ra K u d r i n a) wystąpiła ona po usunięciu całej tylnej połowy kory mózgowej obu pułkul wzdłuż linii, zaczynającej się u góry zaraz za g. *sigmoideus* i biegnącej do szczytu g. *sylvaticus*, a następnie wzdłuż *fissura fossae Sylvii*. Głuchota wystąpiła natychmiast po drugiej operacji (usunięcie wykonano w dwóch etapach: najpierw z jednej strony, a potem z drugiej). Jeden pies żył po powtórnej operacji 9 miesięcy, drugi — 7. U trzeciego psa (doświadczenie d-ra M a k o w s k i e g o) usunięte zostały z obu stron g. g. *sylvatici poster.*, *ectosylv. poster.* i *suprasylv. poster.*, przy czym po jednej stronie zabieg obejmował również środkową, a nawet przednią część tych zwojów. W 1½ miesiąca po operacji wystąpiła u niego od razu całkowita głuchota. Dnia poprzedniego pojawiło

się osłabienie procesu hamowania. Należy przypuszczać, że w nocy był napad drgawkowy. Potem pies, na pozór zdrowy, żył jeszcze przez miesiąc. Przez ten czas wyrobiono u niego odruchy na czynniki należące do analizatorów: skórno (podrażnienia mechaniczne), zapachowego i świetlnego. Pies zginął w napadzie drgawkowym. Wiele innych psów, operowanych zupełnie w ten sam sposób, reagowało na dźwięki, pomimo że żyły po operacji nie krócej, a niektóre z nich nawet dłużej od poprzednich psów. Jak należy wytłumaczyć tę zupełną utratę reakcji na dźwięki? Jeżeli jest ścisłym fakt, że po całkowitym usunięciu kory mózgowej pies pomimo to reaguje wyrażnie na dźwięk, to należy uważać, iż w naszych trzech wypadkach albo było jakieś uszkodzenie zwojów podkorowych, albo istniał jakiś wpływ tłumiący, który się na nie rozciągał. Ostatnie nie jest wykluczone, gdyż po pierwsze, przy badaniu sekcyjnym mózgu (niestety tylko makroskopowym) nie zauważono żadnego uszkodzenia zwojów podkorowych, po drugie, u pierwszych dwóch psów, reakcja na światło również z początku całkowicie znikła, a po dwóch miesiącach pojawiła się na nowo i nawet osiągnęła wartość przedoperacyjną, po trzecie wreszcie, wiemy przecież, że impulsy wychodzące z kory mózgowej mogą hamować odruchy niższych instancji. Jeżeli uznać działanie tłumiące u trzeciego psa, to nie można pominąć tego, że owo tłumienie rozprzestrzeniło się w sposób bardzo izolowany w układzie analizatora dźwiękowego nie naruszając wcale innych analizatorów.

Z reguły po operacji usunięcia płatów skroniowych lub całej tylnej połowy obu półkul mózgowych ogólne reakcje na dźwięki (unoszenie uszu i zwrot głowy) powracają najpóźniej po niewielu dniach, zazwyczaj zaś po kilku godzinach, a niekiedy nawet nie udaje się uchwycić chwili ich zniknięcia. Jest to oczywiście bezwarunkowy odruch orientacyjny, badawczy, należący do zwojów podkorowych, ponieważ pozostaje na zawsze u psów pozbawionych kory. Cała pozostała czynność dźwiękowa musi być odniesiona na karb kory mózgowej. Ta pozostała działalność analizatora dźwiękowego, właściwa tylko korze mózgowej, bezpośrednio po omawianych operacjach znika zupełnie, lecz potem stopniowo powraca szybciej lub wolniej, nigdy jednak całkowicie.

Po usunięciu z obu stron płatów skroniowych brak zupełnie dźwiękowych odruchów warunkowych nawet wówczas, gdy już powrócił odruch badawczy i pojawiły się odruchy warunkowe na czynniki, należące do innych analizatorów. Ten stan rzeczy może trwać wiele dni, a nawet wiele tygodni, w zależności od tego, czy operacja była mniej, czy też bardziej radykalna. Oprócz tego odgrywa tu istotną rolę, czy operacja była wykonana jednocześnie

z obu stron, lub przynajmniej w krótkim odstępie czasu, najpierw z jednej, a potem z drugiej. W przeciwnym wypadku, tj. przy długim odstępie czasu, fazy tej można nie zauważyć. Cóż oznacza brak dźwiękowych odruchów warunkowych? Możliwe tu są różne przypuszczenia: być może, pozostałe komórki analizatora dźwiękowego z tych lub innych przyczyn (być może osłabione przez operację, lub z powodu bardzo zmniejszonej ich ilości, lub też będąc jakimiś komórkami zapasowymi, które dotychczas nie pracowały) nie są zdolne obecnie do pobudzenia i pod wpływem podnień zewnętrznych przechodzą od razu w stan zahamowania. Będzie to jedno przypuszczenie. Drugie polega na następującym. Być może, po operacji tak obniżyła się czynność analizacyjna korowej części analizatora dźwiękowego, że wszystkie dochodzące do zwierzęcia dźwięki (a jest ich przecież w zwykłej pracowni tak wiele) stały się jakby jednakowe. To sprawia, że nasz bodziec bezwarunkowy obecnie więcej i częściej nie łączy się, niż łączy z tym uogólnionym dźwiękiem, przeto więc znaczenie warunkowe naszego dźwięku powinno wygasnąć, zaniknąć. Wreszcie jest też możliwe, że pod wpływem operacji jakoś osłabła i czasowo zanikła sama czynność syntetyczna w analizatorze dźwiękowym. Pierwsze dwa przypuszczenia zbadaliśmy przy pomocy specjalnych doświadczeń (doświadczenia d-ra I. Kryżanowskiego).

Przed wszystkim zastosowano dźwięk w charakterze czynnika tłumiącego, wytwarzając zeń hamulec warunkowy. W stosunku do bodźca pokarmowego — zapachu kamfory, wytworzono u psa dwa hamulce warunkowe: skórny (podrażnienia mechaniczne) i dźwiękowy (ton *re* kamertonu trąbkowego o 288 drganiach na 1"). W 3 dni po usunięciu obu płatów skroniowych odruch dodatni na zapach kamfory był obecny. Hamulce warunkowe przez kilka dni pozostawały prawie bez działania. Lecz na 12-y dzień hamowały już zupełnie dobrze. Tak samo dobrze hamowały również i wszystkie inne różnorodne, umyślnie stosowane dźwięki. Dodatnich dźwiękowych odruchów warunkowych nie było w tym czasie. Nie wytworzyły się one ani na plusk kwasu wlewanego do pyska, ani na chrzęst sucharów dawanych psu do zjedzenia, co w warunkach normalnych zachodzi bardzo szybko. To, że dźwięk działał w charakterze hamulca warunkowego, a nie jako czynnik wywołujący hamowanie zewnętrzne, zostało dowiedzione w ten sposób, iż przy podawaniu zwierzęciu jedzenia razem z zespołem hamującym, działanie hamulca warunkowego znikło, następnie zaś po zaprzestaniu podawania pokarmu, pojawiło się ponownie. Dla kontroli zupełnie tak samo niszczone i odnawiano skórny hamulec warunkowy. Należy stąd wnosić, że dźwięk był rzeczywistym hamulcem

warunkowym. Po upływie jeszcze kilku dni od tych doświadczeń zaczęły się też pojawiać i dodatnie odruchy warunkowe. Obecnie zastosowalibyśmy jeszcze inne odmiany doświadczenia, aby sprawdzić pierwsze przypuszczenie.

Dla zbadania drugiego przypuszczenia, według którego po operacji następuje niezwykle uogólnienie się dźwięku, skorzystaliśmy z odruchu warunkowego, wytworzonego na późnych śladach bodźca. Jak wiemy, w tym wypadku bodziec warunkowy posiada w wysokim stopniu uogólniony charakter. Pies miał wytworzony tego rodzaju odruch na bodziec skórny. Odstęp pomiędzy końcem bodźca warunkowego a początkiem bezwarunkowego wynosił dwie minuty. Wydzielanie śliny zazwyczaj rozpoczynało się w ciągu drugiej minuty paazy. Dopiero w 10 dni po całkowitym usunięciu płatów skroniowych pojawił się odruch na mechaniczne drażnienie skóry. Na 12-y dzień próba bodźca dźwiękowego dała wszystkiego 8 kropel w ciągu 4 minut, wydzielanie zaczęło się w 3-ej minucie po przerwaniu bodźca. Lecz już po 5-u dniach ten sam dźwięk dał 38 kropel w ciągu 6 minut, przy czym, jak zwykle, wydzielanie nastąpiło w drugiej minucie po przerwaniu bodźca. Dopiero po upływie jeszcze 18 dni zaczęły się pojawiać dodatnie odruchy warunkowe w czasie trwania dźwięków.

Po tych doświadczeniach zbadanie trzeciego przypuszczenia okazało się oczywiście niepotrzebne.

Dwie opisane postaci doświadczeń odnoszą się widocznie do dwóch różnych faz stanu analizatora dźwiękowego po jego zoperowaniu — pierwsza do wcześniejszej, druga do późniejszej; jest to tym bardziej prawdopodobne, że u innych psów po tej samej operacji obserwowaliśmy uogólniony charakter bodźców dźwiękowych, wzmacnianych podczas samego ich trwania, posiadających zatem efekt dodatni (doświadczenia d-ra B a b k i n a). Oto jedno z tych doświadczeń. Między innymi wyrobiono u psa pokarmowy odruch warunkowy na obniżający się szereg sąsiednich tonów, od którego został dobrze odróżnicowany szereg wzrastający tych samych tonów. Na 8-y dzień po usunięciu płatów skroniowych doświadczenie miało przebieg następujący:

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''	Uwagi
11 g. 13'	Szereg obniżających się tonów	7	Wzmocniono
25'	To samo	6	To samo
33'	Cichy niski ton	2	Nie wzmocniono
36'	Uderzanie w szklany słoik	6	To samo
39'	Kłaskanie w dłonie	1	To samo

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30"	Uwagi
11 g. 42'	Gwizdanie ustami	3	To samo
46'	Uderzanie w szklany słoik . . .	3	To samo
49'	Szereg obniżających się tonów	1	Wzmocniono
55'	Uderzanie w szklany słoik . . .	2	Nie wzmocniono
58'	To samo	1	To samo
12 .. 1'	Skrabanie po stole	0	To samo
3'	Szereg obniżających się tonów	2	Wzmocniono
15'	To samo	6	To samo
25'	Uderzanie w szklany słoik . . .	4	Nie wzmocniono

Widzimy, że oprócz wyrobionego dźwiękowego bodźca warunkowego działało dodatkowo jeszcze wiele innych dźwięków ubocznych, a nawet niektóre z nich miały ten sam efekt, co ten bodziec. Gdy działanie bodźców ubocznych, jako nie wzmacnianych, słabło, zmniejszało się po nich bardzo również i działanie bodźca wyrobionego. Przy wzmacnianiu tego ostatniego wznawiało się też działanie ubocznych bodźców dźwiękowych, tzn. dźwięk w charakterze bodźca warunkowego stał się bardzo uogólniony, analiza dźwięków bardzo się obniżyła, prawie znikła. Jeżeli zdolność analizy zaczyna powracać, dzieje się to zazwyczaj bardzo powoli. Najpierw od bodźców w postaci tonów odpadają dźwięki innego rodzaju, uderzenia i szmery, lecz potem długo pozostaje niezupełne samo różniczkowanie tonów. Na przykład, w tych właśnie doświadczeniach (d-ra B a b k i n a) dawne, istniejące przed operacją różniczkowanie tonów wróciło po przez kolejne etapy dopiero po 2 miesiącach od operacji.

Opisane zjawisko braku lub obniżenia się funkcji analizującej dźwiękowego aparatu nerwowego jest, oczywiście, tym samym, co H. M u n k opisał po raz pierwszy pod nazwą głuchoty psychicznej. Trudno nie zauważyć istotnej różnicy w sposobie traktowania tego faktu z psychologicznego i czysto fizjologicznego punktu widzenia. Zdaniem M u n k a „zwierzę słyszy, lecz nie rozumie, co słyszy” i wówczas badanie zostaje przez termin „rozumie” zapędzone jakby w ślepy zaułek. I cóż dalej? Z punktu widzenia fizjologicznego otwiera się szerokie pole badania etapów powrotu uszkodzonej funkcji analizatora dźwiękowego. W stanie normalnym dźwięki różniczkują się według ogólnych właściwości, ze względu na siłę, czas trwania, przebieg ciągły lub przerywany i położenie źródła oraz ze względu na ich czysto dźwiękowe właściwości: stuknięcia, tony itd. Należałoby przypuszczać (i co do tego jak wspominaliśmy, posiadamy już dane pozytywne), że przy

powracaniu do normy uszkodzonego analizatora dźwiękowego powinny się przesuwać przed eksperymentatorem różne stadia czynności tego analizatora, a zbadanie ich daje podstawę do bardziej całkowitego poznania mechanizmu analizy dźwiękowej.

To, co zostało powiedziane, nie wyczerpuje jednak wszystkich zaburzeń czynności analizatora dźwiękowego, które powstają po usunięciu płatów skroniowych. Pozostaje jeszcze do omówienia najgłówniejszy bodaj jego defekt, dotyczący ważnego działu analizy dźwiękowej. Dawno już zauważono i wielu autorów to potwierdziło, że chodzi tu o zanikanie specjalnej analizy dźwiękowych bodźców zespołowych. W celu wyjaśnienia tej sprawy przedsięwzięliśmy umyślnie doświadczenia (doświadczenia d-ra B a b k i n a). Bodźce warunkowe wytworzono z paru szeregów następujących po sobie tonów, rozmieszczonych w różny sposób w poszczególnych grupach. Różnice polegały albo na różnej kolejności tonów, w zależności od ich wysokości, albo na różnych paузach pomiędzy tonami w różnych miejscach danej grupy, natomiast tony we wszystkich tych grupach pozostawały te same. Z jednego szeregu tonów robiono dodatni bodziec warunkowy, z innego — ujemny (różniczkowy). Tego rodzaju bodźce różniczkowe, jak już komunikowaliśmy na poprzednich wykładach, wytwarzały się w analizatorze dźwiękowym trudniej, niż bodźce różniczkowe z pojedynczych tonów. Oprócz zespołowych bodźców różniczkowych dane psy posiadały również bodźce różniczkowe w postaci pojedynczych tonów. Następnie usuwano u psów całkowicie płaty skroniowe. Na pięciu psach, służących do tych doświadczeń, otrzymano zupełnie jednakowe wyniki. Podczas gdy różniczkowanie pojedynczych tonów w granicach stwierdzonych przed operacją (do różnicy jednego tonu) wcześniej lub później powracało, nie można było zauważyć najmniejszego śladu powrotu różniczkowania bodźców zespołowych pomimo, że większość psów badano w ciągu 2—3 miesięcy po operacji, a jednego z nich nawet po upływie prawie 3 lat. Ostatni pies, pozostały po pracy d-ra K u d r i n a, jak już mówiliśmy wyżej, miał usuniętą całą tylną połowę kory mózgowej wzdłuż linii biegnącej zaraz poza *g. sigmoideus* do szczytu *g. sylvaticus*, a następnie, do podstawy mózgu wzdłuż *fissura fossae Sylvii*. Operacja ta została zakończona 5 maja 1909 roku. Badanie, które zamierzam omówić, przedsięwzięto przy końcu 1911 roku. Wytworzono w tym czasie u psa odruch pokarmowy na zespół kolejnych, coraz to wyższych tonów (kamertony trąbkowe o 290, 325, 370 i 413 drganiach na 1") oraz odruch na pojedynczy ton tonogeneratora M. Kohla o 1200 drganiach na 1". Obydwa te odruchy wytworzyły się dość szybko. Na-

stępnie przystąpiono do wyrabiania różniczkowania na ton o 1066 drganiach na 1'' (etapami, po przez tony o 600 i 900 drganiach na 1''). Zostało to osiągnięte. Natomiast różniczkowanie zespołu wyżej wymienionych tonów, stosowanych w odwrotnym porządku, nie udało się zupełnie, mimo iż zespół wzrastających tonów powtórzono 400 razy, a zespół tonów obniżających się — 150 razy. Podobnie też, w ciągu 3 lat pies nie reagował na zawołanie.

Oto doświadczenie z dn. 15/III 1912.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kropłach przez 30''	Uwagi
2 g. 10'	Szereg wzrastających tonów	7	Wzmocniono
29'	To samo	5	To samo
44'	To samo	5	To samo
53'	Szereg obniżających się tonów	6	Nie wzmocniono
58'	To samo	2	To samo
3 .. 2'	To samo	2	To samo
7'	To samo	śląd	To samo
12'	Szereg wzrastających tonów	śląd	Wzmocniono
20'	To samo	4	To samo

Do tego samego zagadnienia można, jak mi się wydaje, odnieść również następujące, wprowadzając jedyne nasze doświadczenie (d-ra Eljassona). Wyrobiono u psa pokarmowy odruch warunkowy na akord tonów fisharmonii $fa_1(F) + do_3(c') + sol_4(g'')$ (od 85 do 768 drgań na 1''). Gdy odruch osiągnął wielkość maksymalną, wypróbowano poszczególne tony wchodzące w skład akordu. Wszystkie działały tak samo, tylko znacznie słabiej, aniżeli akord; przy tym reakcje na nie były mniej więcej równe. Działanie tonów pośrednich było stosunkowo jeszcze słabsze. Po usunięciu przednich części płatów skroniowych stosunki uległy istotnemu przeobrażeniu: sol_4 i tony z nim sąsiadujące utraciły swoje działanie, pomimo że odruch na akord powrócił już na 5-ty dzień po operacji. Natomiast ton niski, wchodzący w skład akordu, zaczął działać z wyjątkową siłą — efekt jego często równał się efektowi całego akordu. Cóż znaczył ten tak nieoczekiwany, a zarazem wyraźny fakt. Pierwsze, co przychodziło do głowy, to to, że tony wysokie specjalnie ucierpiały przez operację. Lecz okazało się to całkowicie błędne. Gdy ton sol_4 zaczęto oddzielnie łączyć z jedzeniem, bardzo szybko wytworzył się zeń dobry bodziec warunkowy. Przeszliśmy wówczas do następnych odmian doświadczenia, lecz ku wielkiemu naszemu żalowi, pies wkrótce zginął. Jak należy wy-

tłumaczyć ten fakt? Sprowadzać wszystko do różnic w sile tonów wchodzących w skład akordu nie można, ponieważ wysoki ton był raczej silniejszy od tonu niskiego i średniego. Najprościej jest przyjąć, że w analizatorze słuchowym istnieje oddzielna sfera (sfera słuchowa H. Munka), gdzie specjalnie zachodzi synteza i analiza zespołowych bodźców dźwiękowych, składających się zarówno z tonów po sobie następujących, jak i jednoczesnych. Istniałaby całkowita analogia pomiędzy tą sferą, a tzw. projekcją siatkówki, specjalną sferą, której obecność jest ponad wszelką wątpliwość wykazana w korze analizatora wzrokowego. Zgodnie z tym założeniem, należałoby przypuścić, że w tej specjalnej części analizatora dźwiękowego w korze istnieją komórki odbiorcze, do których dochodzą włókna od wszystkich elementów obwodowych aparatu dźwiękowego, przy czym pomiędzy tymi komórkami, dzięki istniejącym tutaj wyjątkowo korzystnym warunkom strukturalnym, mogą zachodzić różnorodne i subtelne połączenia, wytwarzać się najbardziej złożone zespoły bodźców dźwiękowych i może realizować się ich analiza. Częściowe uszkodzenie tej sfery powinno prowadzić do eliminowania z zespołów poszczególnych bodźców, a całkowite zniszczenie — zupełnie uniemożliwiać wyższą syntezę i analizę bodźców. Ponieważ po całkowitym usunięciu płatów skroniowych dźwiękowe odruchy warunkowe istnieją nadal (jak wynika z badań Kalischera i naszych), a nawet mogą ulegać elementarnemu różniczkowaniu, natomiast po usunięciu całej kory mózgowej odruchy te znikają i to na zawsze, przeto pozostaje jedynie wniosek, że oprócz specjalnej sfery korowej analizatora dźwiękowego muszą istnieć rozsiane elementy tego analizatora na o wiele większej, a może być i na całej przestrzeni kory mózgowej. Elementy te, ze względu na ich strukturę, nie są już więcej zdolne do wytwarzania skomplikowanych połączeń, może się w nich odbywać tylko najbardziej prymitywna synteza i analiza. Nie jest rzeczą wykluczoną, że owo uproszczenie i ograniczenie działalności analizatora dźwiękowego jest tym dalej posunięte, im bardziej jego oddzielne elementy są odległe od, że tak powiem, jądra korowego tego analizatora.

Takie wyobrażenie o strukturze końca korowego analizatora dźwiękowego (jak również, prawdopodobnie, i każdego innego), jak mi się wydaje, z jednej strony, najłatwiej objęłoby cały posiadany materiał faktyczny, z drugiej — odkryłoby niezmierzone horyzonty dla dalszych badań.

Wyobrażenie to zgadzałoby się dobrze z szerokim, jak to zobaczymy dalej, rozprzestrzenieniem się każdego analizatora pomiędzy innymi analizatorami, wykraczającym daleko poza granice daw-

niej przyjmowanych lokalizacji, i czyniłoby zrozumiałym istnienie specjalnych jąder analizatorów, w których dzięki wyjątkowo gęstemu skupieniu elementów danego analizatora staje się możliwą najwyższą syntetyczną i analityczną jego działalność. Pojęcie to bez trudności pozwalałoby wyjaśnić zarówno mechanizm stopniowego doskonalenia się pod wpływem ćwiczenia czynności resztek danego analizatora (która to czynność zaraz po operacji jest bardzo ograniczona), jak i zakres tego doskonalenia się. U ostatniego z wyżej opisanych psów elementarna analiza tonów osiągnęła prawdopodobnie najwyższy stopień, natomiast zdolność do wyższej analizy i syntezy okazała się bezpowrotnie stracona nawet po trzechletnim ćwiczeniu.

Proponowane wyobrażenie, dotyczące rozmieszczenia analizatorów w korze mózgowej, prowadzi naturalnie, w celu sprawdzenia go na materiale faktycznym, do szeregu następnych zadań doświadczalnych. Jeżeli chodzi o analizator dźwiękowy, to przy częściowych operacjach powinny być zastosowane liczne zarówno elementarne, jak i zespołowe bodźce dodatnie oraz różnorodne różniczkowania. Równoległe z tym powinny być zbadane ogólne właściwości bodźców elementarnych: pobudliwość, warunki przechodzenia bodźca dodatniego w hamujący, stopień inercji procesu hamowania itd., aby po operacji można było z przybliżonym prawdopodobieństwem określić, co nastąpiło wskutek zmian ogólnych właściwości, a co jest specjalnie skutkiem zniszczenia pewnych struktur. Przy badaniu powracającej po operacji funkcji dźwiękowej należy, jak to już wyżej było powiedziane, możliwie dokładnie prześledzić etapy tego powrotu. Oczywiście, że dla spełnienia tego wszystkiego przede wszystkim jest rzeczą konieczną zapewnić długotrwałe istnienie zwierzęcia po operacji mózgowej w stanie zupełnego zdrowia, co, niestety, obecnie jest tylko po większej części pobożnym życzeniem.

WYKŁAD DWUDZIESTY

Stany patologiczne kory mózgowej, powstałe skutkiem wpływów operacyjnych: c) zaburzenia działalności analizatora świetlnego; d) zaburzenia działalności analizatora skórno-mechanicznego; e) zaburzenia po usunięciu płatów czołowych; f) zaburzenia analizatora skórno-cieplnego; g) zaburzenia po usunięciu *g. pyriformis*; h) zaburzenia analizatora ruchowego.

Przechodzę do działalności analizatora świetlnego. Pomimo że działalność tego analizatora została przez nas zbadana w stosunkowo mniejszym stopniu, jednak znajdujący się w posiadaniu fizjologii materiał pozwala dopatrzeć się w panujących tu stosunkach wiele podobieństwa do działalności analizatora dźwiękowego w wypadku usunięcia odpowiednich części kory mózgowej.

Już z doświadczeń *Goltza* nad jego psem pozbawionym kory mózgowej wynikało, że najbardziej ogólna reakcja ruchowa na światło, mianowicie reakcja orientacyjna należy do zwojów podkorowych. Lecz na tym koniec. Istnienie u psów bez kory mózgowej jakichkolwiek innych funkcji świetlnych nie zostało przez autorów wykazane. U naszego psa (*d-ra Zelonego*) nawet i wspomniana reakcja elementarna nie występowała wyraźnie. Tak więc mamy prawo przypisywać cały pozostały zakres czynności wzrokowej zwierzęcia wyłącznie korze mózgowej podobnie, jak to uczyniliśmy w wypadku działalności analizatorów jamy ustnej i dźwiękowego na zasadzie odpowiednich danych doświadczalnych. Jeżeli przy braku kory mózgowej nawet analizator jamy ustnej, pomimo zachowanej w pewnym stopniu funkcji analizacyjnej (nasz pies pozbawiony kory odrzucał wiele niejadalnych substancji), nie był zdolny wytworzyć czasowych połączeń warunkowych, to tym bardziej nie może być mowy, aby odruchy warunkowe na bodźce świetlne mogły zachodzić za pośrednictwem węzłów podkorowych. Przede wszystkim, na równi z innymi badaczami kory mózgowej (aż do *Minkowskiego* włącznie) obserwowaliśmy (i należy to uważać za fakt ściśle ustalony), że przy pewnych uszkodzeniach płatów potylicznych kory po jednej lub po obu stronach występuje odpowiednio w jednym lub obu oczach zupełnie ściśle ograniczenie pola widzenia czy to po bokach, czy też u góry lub u dołu. W ten sposób przedmioty, trafiające do ocalałych części pola wi-

dzenia, wywołują u zwierzęcia odpowiednie czynności, podczas gdy na te same, lecz nieco przesunięte przedmioty zwierzę nie daje zwykłej reakcji. Fakt ten dowodzi niezbicie, że w płatach potylicznych znajduje się jądro analizatora wzrokowego, umożliwiające istnienie najbardziej skomplikowanych zespołowych podniet wzrokowych i tym samym, najbardziej złożonej ich analizy. U wszystkich dość licznych psów, po usunięciu z obu stron płatów potylicznych, niezależnie od tego jak długo one żyły po operacji (jeden 3 lata), ani razu nie zaobserwowano widzenia przedmiotów. Analizator wzrokowy takich psów nie rozróżnia ani ludzi, ani innych zwierząt, ani pokarmu. Wielokrotnie rozrzucaliśmy po podłodze kawałki jedzenia lub wieszaliśmy je na nitkach na różnej wysokości i żaden z psów bez płatów potylicznych nie skierował ku nim swoich ruchów na podstawie otrzymanych podniet wzrokowych — psy te kierowały się tu wyłącznie przy pomocy podniet węchowych i dotykowych. Już z faktu występowania różnych ubytków pola widzenia przy różnych uszkodzeniach płatów potylicznych wynika, że przy utracie widzenia przedmiotów istota sprawy polega na braku wyższej syntezy i analizy podniet świetlnych, a nie na zakłóceniu aktów dodatkowych czynności oka, jak akomodacja i adaptacja. Nasze psy pozbawione płatów potylicznych tak samo nie rozróżniały przedmiotów dużych, jak i małych, zarówno z większej, jak i z mniejszej odległości, niezależnie od tego, czy oświetlenie było silne, czy też słabe. Tak więc, część centralna, jądro analizatora wzrokowego, narząd najwyższej syntezy i analizy podniet świetlnych znajduje się w płatach potylicznych półkul mózgowych. Lecz nie cały analizator wzrokowy jest tam ulokowany. Rozprzestrzenia się on o wiele szerzej, być może nawet w całej korze mózgowej. Jeszcze za czasów sławnej epoki fizjologii kory mózgowej (w latach 70-tych) kilku badaczy wyraziło przekonanie, że również przednie płaty półkul mózgowych mają związek ze wzrokiem, lecz ze względu na charakter negatywny otrzymanego faktu nie można było widzieć w nim wystarczającego dowodu. Wszystko dawało się sprowadzić do działania powstrzymującego z odległości. Obecnie jednak możemy przytoczyć fakty pozytywne, przemawiające za tym, że analizator wzrokowy, i to nawet obdarzony pokaźną funkcją, rzeczywiście istnieje w przedniej połowie półkul mózgowych, ograniczonej linią, zaczynającą się u góry bezpośrednio za *g. sygmoides* i biegnącej na ukos ku tyłowi do przedniego kąta *g. sylvaticus*, a następnie do podstawy mózgu wzdłuż *fissura fossae Sylvii*. U wszystkich naszych psów bez płatów potylicznych (podobnie, jak u psów Kalischer'a) z łatwością wytwarzały się odruchy warunkowe na ogólne oświetle-

nie pokoju, w którym znajdował się pies, przy czym wyraźnie występowało różniczkowanie przy dość subtelnych różnicach w nasileniu tego oświetlenia. Fakt ten w sposób prosty i zarazem ściśle naukowo-przyrodniczy tłumaczy to, co M u n k nazwał ślepotą psychiczną. Po usunięciu płatów potylicznych znacznie uszkodzony analizator wzrokowy mógł wytworzyć połączenia warunkowe tylko przy pomocy elementarnej funkcji, mianowicie przy pomocy reakcji na wahania w intensywności podnieć świetlnych. Dzięki temu pies w oświetlonej przestrzeni potrafił okrażać ciemniejsze przedmioty i wybiegać przez otwarte drzwi, jako przez miejsce jaśniejsze. Na podstawie tych faktów, jeżeli już mówić psychologicznie, należałoby raczej powiedzieć, że pies rozumiał, lecz źle, niedostatecznie widział. Takie sformułowanie jednak jest zupełnie zbędne. Jest rzeczą oczywistą, że istota sprawy polega na ograniczeniu funkcji analizującej. Dalsze zaś badania całkowicie dowiodły, że taki, czysto obiektywny pogląd na dany przedmiot jest owocny pod względem naukowym. U jednego z naszych psów, który posiadał tylko przednie płaty mózgu aż do wyżej podanej linii, można było wytworzyć odruch warunkowy na nieco wyższą funkcję analizatora świetlnego. Jest to ten sam pies, o którym dopiero co wspominaliśmy, że przeżył po operacji 3 lata, i o którym mówiliśmy przy końcu zeszłego wykładu w związku z utratą u niego zespolonych podnieć dźwiękowych. Opiszę dokładnie wszystkie nasze doświadczenia, które na nim wykonaliśmy z bodźcami świetlnymi (doświadczenia d-ra K u d r i n a). Operacje na obu półkulach zostały wykonane w odstępie miesięcznym. Drugą operację zrobiono 5 maja 1909 roku. Wyrobiony poprzednio odruch pokarmowy na zapalenie się w ciemnym pokoju stuświecowej lampki na 5-ty dzień po operacji wyraźnie pojawił się na nowo, a na 11-y dzień przewyższył nawet wartość przedoperacyjną. Po tym przestano odruch ten stosować i w dalszym ciągu prowadzono badania z bodźcami dźwiękowymi. 7-go września tegoż roku zaczęto wytwarzać odruch na ruch oświetlonej figury krzyża (rzucanej przy pomocy aparatu projekcyjnego) na ekranie w ciemnym pokoju. Oczywiście odruch szybko się pojawił i po tygodniu osiągnął znaczną wartość. Od 28 września rzucaną na ekran figurę krzyża pozostawiono nieruchomą. Odruch utrzymywał się nadal na nieco niższym poziomie. Wówczas zaczęto wytwarzać hamowanie różniczkowe na figurę koła o tych samych wymiarach płaszczyzny i o tym samym oświetleniu co figura krzyża, tj. pojawieniu się krzyża towarzyszył pokarm, a po pojawieniu się koła jedzenia nie dawano. Od 7-go zastosowania koła zaczęło się pojawiać jego różniczkowanie, lecz doświadczenia zostały przerwane i wrócono do nich

dopiero po pół roku. Odruch na figurę krzyża zachował się. Różniczkowanie szybko się pojawiło i wkrótce stało się prawie całkowite. Oto ostateczny wynik tych doświadczeń.

Doświadczenie z dn. 1/IV 1910.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach	Uwagi
11 g. 40'	Krzyż	przez 30'' 8	Wzmocniono
50'	Koło	przez 60'' 6	Nie wzmocniono
12 .. 0'	Krzyż	przez 30'' 6	Wzmocniono

Doświadczenie z dn. 5/IV 1910.

11 .. 35'	Krzyż	przez 30'' 6	Wzmocniono
45'	Koło	przez 60'' 1	Nie wzmocniono
50'	Krzyż	przez 30'' 3	Wzmocniono

Sekcja psa dokonana po upływie 3 lat od operacji mózgowej potwierdziła, że operacja była wykonana całkowicie: nie pozostało ani śladu tylnej połowy mózgu.

Nie może ulegać wątpliwości fakt, że zachowana u danego psa w przedniej połowie mózgu część analizatora światlnego była w stanie wytworzyć bodźce warunkowe nie tylko z wahań intensywności oświetlenia, lecz również z różnych kształtów jasnych i ciemnych przedmiotów. Jednocześnie zaś, jak to już było powiedziane, zarówno u tego psa, jak i u innych, po usunięciu płatów potylicznych, aż do końca życia nie obserwowano odruchów warunkowych na poszczególne przedmioty. Biorąc pod uwagę, że u danego psa po raz pierwszy zbadano zdolność wytwarzania się odruchów warunkowych na różne kształty po 4 miesiącach i że już wówczas otrzymano wynik pozytywny, a więc prawdopodobnie, mógł on wystąpić i wcześniej, natomiast po upływie następnych 2½ lat nie pojawiło się widzenie przedmiotów, należy przyjść do wniosku, że stan analizatora światlnego przy końcu trzeciego roku po operacji był ostateczny i bezpowrotny. Przy tym można byłoby zwrócić jeszcze uwagę na rzecz następującą. Jeżeli nasz pies znajdując się na stojaku potrafił rozróżniać kształty, dlaczego nie rozróżniał on przedmiotów według ich kształtów będąc na wolności? Istnieje jednak ogromna różnica w okolicznościach doświadczenia, jeżeli pies znajduje się na stojaku i jeżeli przebywa na wolności pośród różnych przedmiotów. W tym ostatnim wypadku działa na zwierzę ogromna ilość kształtów stale zmieniających się dla jego oka czy to wskutek ruchu pewnych przedmiotów, czy też

wskutek ruchów samego zwierzęcia względem wszystkich przedmiotów. Prócz tego, również ostrość granic kształtów nie pozostaje stała, gdyż zależy od wahań oświetlenia przy zmianie położenia pewnych przedmiotów i zwierzęcia względem nich. W naszym doświadczeniu na stojaku, rzecz ma się oczywiście zupełnie inaczej: wszystko jest niezmiernie uproszczone w porównaniu ze zwykłymi warunkami działalności zwierzęcia. Prawdopodobnie trzeba byłoby bardzo stopniowej i długotrwałej praktyki, aby zachowana funkcja rozróżniania kształtów uzyskała dla zwierzęcia praktyczne, życiowe znaczenie.

Na podstawie tego, co zostało powiedziane, możemy uważać, że główne etapy zaburzeń czynności analizatorów świetlnego i dźwiękowego są do pewnego stopnia analogiczne. Minimalnym zakłóceniem w analizatorze świetlnym jest ograniczenie pola normalnego widzenia, w dźwiękowym, jeżeli zaufać naszemu jednemu doświadczeniu, wypadnięcie z zespołów dźwiękowych poszczególnych dźwięków. Znaczniejszym zakłóceniem analizatora świetlnego będzie niemożność rozróżniania przedmiotów, tj. zespołów składających się z kształtu, światła i cienia oraz barwy (wrażliwość na barwy spotyka się u poszczególnych psów), innymi słowy, utrata wyższej syntezy i analizy bodźców świetlnych. Za zupełnie takie samo zakłócenie analizatora dźwiękowego należy oczywiście uważać niemożność rozróżniania zespołów, składających się z różnych dźwięków, na przykład słów, a więc również utratę wyższej syntezy i analizy bodźców dźwiękowych. Maksymalne uszkodzenie obu analizatorów, jeżeli nie mówić już o całkowitym ich zniszczeniu, polega na rozróżnianiu jedynie intensywności podniet zarówno świetlnych, jak i dźwiękowych. Pośrodku między krańcowymi etapami uszkodzenia znajdują się wypadki, w których, jeżeli chodzi o analizator świetlny, oprócz różnych intensywności mogą być rozróżniane również i różne rozmieszczenia punktów świetlnych, jeżeli zaś chodzi o analizator dźwiękowy — różne rodzaje dźwięków: stuki, szmery i różne tony.

Następnie mieliśmy do rozwiązania zagadnienie, czy rozmieszczenie analizatora skórno-mechanicznego w korze mózgowej nie jest analogiczne do opisanego rozmieszczenia analizatorów świetlnego i dźwiękowego, tj. czy analizator ten nie posiada również oprócz specjalnego rejonu, obdarzonego wyższą działalnością, bardziej rozsianych skórno-mechanicznych elementów recepcyjnych o funkcjach bardziej ograniczonych. Nie uważając jeszcze tego zagadnienia za ostatecznie rozwiązane, skłonni jesteśmy jednak na podstawie naszego materiału rozwiązać je w sensie pozytywnym. Oto odnoszący się tu dawny i bieżący zasób doświadczeń, który

jest dość ciekawy niezależnie nawet od poruszonego zagadnienia. Dawno już widzieliśmy (doświadczenia d-ra Tichomirowa), że usunięcie przednich części mózgu prowadzi do zniknięcia skórno-mechanicznych odruchów warunkowych przy zachowaniu odruchów na czynniki, należące do innych analizatorów. W późniejszych doświadczeniach (doświadczenia d-ra Krasnogorskiego) zostało ściśle wykazane (zgodnie z ustalonymi faktami), że okolica ruchowa kory jest w mniejszym lub większym stopniu odgraniczona od właściwego rejonu analizatora skórno-mechanicznego i że poszczególnym okolicom skóry odpowiadają określone części tego ostatniego. Przytaczam przykład. Pies posiada oprócz odruchów warunkowych na czynniki należące do innych analizatorów również zgeneralizowany na całej powierzchni skóry kwasowy skórno-mechaniczny odruch warunkowy. Następnie wycina mu się gg. *coronarius* i *ectosylvius* po lewej stronie. Na 4-y dzień po operacji odruchy warunkowe należące do innych analizatorów są już obecne. Skórno-mechaniczny odruch warunkowy pojawia się na 8-y dzień, lecz tylko po lewej stronie. Odruch ten szybko osiąga normalną wartość. Na 10-y dzień jest on obecny również po prawej stronie, lecz tylko na skórze pośrodku tułowia. Na przedniej i tylnej kończynie oraz na tułowiu w okolicy ramion i pasa biodrowego brak go całkowicie, przy czym okolice te ostro się odcinają od miejsc, z których można wywołać odruchy. Brak odruchów utrzymuje się do 90-ego dnia po operacji, a następnie zaczynają się one pojawiać na nowo stopniowo od góry ku dołowi. Doświadczenia te zasługują na uwagę nie tylko ze względu na zawarte w nich dane topograficzne, które odpowiadają wynikom otrzymanym przez Munka, ale jeszcze ze względu na następujące szczegóły. Wówczas, gdy odruchy warunkowe z wymienionych miejsc skóry utraciły swoje działanie dodatnie, wykazywały one silne działanie hamujące (wspomniano o tym już dawniej, na wykładzie o śnie). Wyrażało się to w tym, że na pozór nieskuteczne drażnienie tych miejsc, połączone z drażnieniem innych odcinków skóry, dających efekt dodatni, lub z dodatnio działającymi pobudzeniami, wywoływanych przez czynniki należące do innych analizatorów, zmniejszało lub usuwało dodatni ich efekt. Prócz tego ponowne drażnienie tych miejsc, zwłaszcza nieco bardziej długotrwałe, za każdym razem prowadziło szybko do rozwoju senności i do całkowitego uspienia zwierzęcia, które przed tym nie tylko, że nigdy nie spało, lecz nawet nie było senne. Sen następował tylko przy tych podniętach. Bez nich w tych samych okolicznościach zwierzę pozostawało rześkie. Ostatnio doświadczenia te zostały powtórzone na ogół z tym samym wynikiem (do-

świadczenia d-ra R o z j e n k o w a). Dopóki u zwierzęcia nie stosowano podrażnień tych miejsc skóry, które ucierpiały przez operację mózgową (usunięto tu te same zakręty korowe, co poprzednio, lecz tylko częściowo), dopóty odruchy należące do innych analizatorów były obecne. Po takim podrażnieniu zwierzę przez cały pozostały czas doświadczenia było senne i wszystkie pozostałe odruchy dawały reakcje zerowe. Było rzeczą ciekawą zbadać, czy nie uda się w jakiś sposób i w tym podrażnieniu ujawnić elementu działania dodatniego. Rzeczywiście udało się go wykazać (doświadczenia tegoż d-ra R o z j e n k o w a). Dotychczas izolowany okres podniety warunkowej (trwający do chwili przyłączenia bodźca bezwarunkowego) wynosił 30". W nowej modyfikacji na początku doświadczenia izolowane podrażnienie nieczynnych miejsc skóry kilkakrotnie stosowano tylko w ciągu 5", a przy końcu doświadczenia, jak zazwyczaj, trwało ono 30". W tych warunkach można było zobaczyć dodatnie działanie tej podniety. Efekt pojawiał się szybko, był niewielki, a głównie, znikał jeszcze w czasie drażnienia, podczas gdy przy innych bodźcach zazwyczaj narastał przy końcu izolowanego działania. Oto odnoszące się tutaj doświadczenie.

Pies posiadał następujące dodatnie bodźce warunkowe: uderzenia metronomu, gwizdek, zapalenie się lampki i mechaniczne drażnienie skóry. W danym doświadczeniu drażniono punkt skóry na przedramieniu, który okazał się nieczynny po operacji. Wydzielanie śliny oznaczano w podziałkach skali, której 5 podziałek odpowiada 1 kropli. Wydzielanie stale u tego psa było niewielkie. Nie zauważono, aby pies ten miał jakieś drgawki po operacji.

Czas	Bodziec warunkowy	Trwanie podniety w sekundach	Wydzielanie śliny co 10 sekund
9 g. 12'	Uderzenia metronomu . .	30	4 6 6
19'	Mechan. drażnienie skóry	5	—
27'	Zapalenie się lampki . .	30	0 1 3
36'	Mechan. drażnienie skóry	5	—
46'	Gwizdek	30	2 4 5
53'	Mechan. drażnienie skóry	5	—
10 .. 2'	Uderzenia metronomu . .	30	0 3 5
11'	Mechan. drażnienie skóry	30	3 2 0

Takie samo niewielkie działanie dodatnie przy drażnieniu zazwyczaj nieczynnych miejsc skóry można było osiągnąć również przy pomocy niektórych innych sposobów: za pośrednictwem indukcji dodatniej, przez rozhamowanie i przez zastrzyknięcie roztworu kofeiny. Mamy przed sobą oczywiście to, o czym już wspo-

minaliśmy, przy omawianiu innego wypadku, mianowicie, zjawisko maksymalnej niedomogi pobudzenia.

We wszystkich naszych doświadczeniach, nie wyłączając bieżących (doświadczenia d-ra Fiodorowa), nieczynne miejsca z biegiem czasu, wcześniej lub później, uzyskują zazwyczaj na nowo swoją normalną funkcję, jak to już zresztą dawniej zostało stwierdzone przez różnych autorów. Powstawało przed nami zagadnienie stawiane i przez innych badaczy: w jaki sposób, dzięki czemu występuje ta odnowa? Oczywiście przede wszystkim można było myśleć o szlakach prostych, które oprócz szlaków skrzyżowanych łączą różne części powierzchni skóry z mózgiem. W tym celu usuwano u psów jedną półkulę całkowicie i badano skórno-mechaniczne odruchy warunkowe ze strony przeciwległej aż do chwili śmierci zwierząt (niektóre z nich żyły więcej niż rok bez drgawek). Ostatnio wykonano doświadczenia na czterech psach, po większej części z pokarmowymi odruchami warunkowymi, częściowo zaś z odruchami obronnymi na wlewanie kwasu i na słaby prąd elektryczny, działający na skórę po stronie przeciwnej, niż była wykonana operacja (doświadczenia d-rów Fursikowa i Bykowa). Otrzymane wyniki we wszystkich wypadkach były negatywne, pomimo że doświadczenia w rozmaity sposób modyfikowano. Dla zwiększenia pobudliwości stosowano zastrzyki strychniny i kofeiny (w doświadczeniach Fursikowa), poza tym badano w najrozmaitszy sposób ewentualne działanie hamujące podrażnień skóry po stronie uszkodzonej (w doświadczeniach Bykowa). Na to ostatnie zwrócono szczególną uwagę ze względu na wyżej podane wyniki, dotyczące analizatora skórniego przy częściowym uszkodzeniu kory mózgowej. Mimo to nie zaobserwowano nigdy działania hamującego ani na bodźce skórno-mechaniczne po stronie zdrowej, ani na inne dodatnie bodźce warunkowe, ani następczo, ani też przy jednoczesnym zastosowaniu. Również nie dało się zauważyć choćby w najmniejszym stopniu działanie nasenne drażnienia skóry po stronie uszkodzonej. Tym bardziej, oczywiście, nie było mowy o tym, aby drażnienie to mogło uzyskać działanie dodatnie nawet przy zastosowaniu wyżej wymienionych sposobów, aktywujących zazwyczaj odruchy przy częściowych uszkodzeniach analizatora skórniego. Należy stąd wnosić, że drażnienie skóry po stronie przeciwnej usuniętej półkuli mózgowej jest całkowicie obojętne pod względem działalności odruchowo warunkowej; innymi słowy, nasze obecne doświadczenia nie wykazują istnienia prostych szlaków, wiążących powierzchnię skóry danej połowy ciała z półkulą mózgową tej samej strony.

Gdy w ten sposób został wyłączony udział szlaków prostych

(nieskrzyżowanych) w odnowie czasowo zanikłych odruchów, pozostała możliwość, że działalność usuniętych okolic zostaje zastąpiona przez elementy, które pozostały w danej półkuli, jak to przypuszczali i wykazywali doświadczalnie inni badacze. Mając to na uwadze przede wszystkim usuwaliśmy możliwie największą ilość przednich zakrętów jednej półkuli. Zanikłe z początku na długo skórno-mechaniczne odruchy warunkowe, pomimo to z biegiem czasu pojawiały się na nowo. Lecz i teraz można było myśleć o częściach kory, sąsiadujących z miejscem operowanym. Jednak dodatkowe zniszczenie tych części (doświadczenia d-ra Jurmana) nie wywarło prawie żadnego wpływu na przywróconą działalność analizatora. Tak więc, rola zastępcza musiała przyspaść w udziale elementom oddalonym. Takie zakończenie sprawy zakwalifikowało kwestię, czy nasza metodyka stosowania podrażnień skórno-mechanicznych nie jest wadliwa z powodu możliwej domieszki składnika dźwiękowego. Skonstruowano przyrząd, który działał, przynajmniej dla naszego ucha, w sposób zupełnie bezdźwięczny. Lecz i to było niewystarczające i wymagało kontroli. W tym celu wprowadzaliśmy pomiędzy skórę i przyrząd drażniący przegrodę, która wyłączając mechaniczne drażnienie skóry nie usuwała składnika dźwiękowego. Odruchy na działanie przyrządu w tym wypadku nie pojawiały się. Należało stąd wnosić, że przy zwykłym zastosowaniu przyrządu odruchy są wywoływane rzeczywiście przez działanie jego na skórę, a nie na ucho psa. Po drugie, przez analogię z analizatorami dźwiękowym i świetlnym należało przypuszczać, że pozostałe po operacji części analizatora skórno-mechanicznego posiadają tylko ograniczoną funkcję w porównaniu z pierwotnie usuniętą okolicą. Mieliśmy zamiar sprawdzić to przy pomocy doświadczeń ze skórnymi zespołowymi bodźcami warunkowymi, mianowicie wyrabiając na skórze różniczkowanie na różny kierunek poruszającego się drażnienia mechanicznego i badając je następnie po operacji w tych miejscach, które na pewien czas zostały pozbawione warunkowej działalności odruchowej. Doświadczenia te właśnie są w toku. Lecz również, ze względu na sprzeczność z jedną z naszych dawnych prac, powtarzamy nadal wszystkie doświadczenia, odnoszące się do kwestii pojawiania się na nowo, zanikłych po ekstyrpacji, odruchów skórnych.

Oprócz tego, co zostało zakomunikowane odnośnie do analizatora skórno-mechanicznego, rozporządzamy jeszcze doświadczeniami dotyczącymi wzajemnych połączeń pomiędzy prawym i lewym analizatorem skórnym. Jak już poprzednio wspomniałem, wielu moich współpracowników (Krasnogórski, Anrep

i in.) otrzymało wyraźny fakt, że skórno-mechaniczne odruchy warunkowe, wyrobione w różnych miejscach skóry jednej połowy ciała, w sposób zadziwiająco ściśle zostają same przez się od razu odtworzone w symetrycznych miejscach skóry po drugiej stronie. Dotyczy to w jednakowym stopniu zarówno dodatnich, jak i ujemnych odruchów warunkowych. Na zasadzie tego faktu należało oczekiwać, że różniczkowanie symetrycznych miejsc skóry po obu stronach ciała powinno być procesem dość trudnym, co się też w rzeczywistości okazało (doświadczenia d-rów Bykowa i Grigorowicz). Jak to wytłumaczyć? Należało, oczywiście, pomyśleć przede wszystkim o połączeniu spoidłowym. I rzeczywiście, po przecięciu *corpus callosum* okazało się, że odruchy warunkowe skórne po obu stronach stały się zupełnie od siebie niezależne (doświadczenia d-ra Bykowa). Stosowano następujące skórne odruchy warunkowe: pokarmowy, obronny na wlewianie kwasu do pyska, oraz na słaby prąd elektryczny działający na skórę. Dobierano prąd takiej siły, aby wywoływał tylko szarpnięcie nogi i odruch badawczy, bez silnej reakcji w postaci walki z przyrządem i skomlenia zwierzęcia. Robiono wiele różnych doświadczeń, lecz wynik ich był zawsze jeden i ten sam. Wytworzone odruchy pozostawały po jednej stronie. Po drugiej trzeba było je wyrabiać oddzielnie. Bez żadnych trudności otrzymywano przeciwne odruchy w symetrycznych miejscach obu stron ciała.

Przytoczę przykład. Pies posiada odruchy pokarmowe. Po prawej stronie na drażnienie uda — odruch dodatni, na drażnienie ramienia — ujemny; po lewej stronie na odwrót.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
4 g. 25'	Na udzie po prawej stronie	4
37'	Na ramieniu po prawej stronie	0
46'	Na ramieniu po lewej stronie	4½
58'	Na udzie po lewej stronie	0
5 „ 12'	Na udzie po prawej stronie	3

Każdy z czterech odruchów trzeba było wyrabiać oddzielnie. Tak samo również wszystkie uboczne podniety skórne po jednej stronie ciała (ogrzewanie do 50° C, słaby prąd elektryczny w wypadku odruchów pokarmowych i kwasowych), wywołując odruch badawczy, hamowały skórno-mechaniczne odruchy warunkowe tylko po tej samej stronie, nie wpływając zupełnie na także odruchy po stronie przeciwnej. Wszystkie te doświadczenia wykonano na 3 zwierzętach.

Obok doświadczeń poświęconych specjalnie analizatorowi skórnemu należy też wspomnieć o naszych doświadczeniach (doświadczenia d-ra B a b k i n a) z usuwaniem płatów czołowych. Usuwano płaty czołowe po obu stronach aż do linii biegnącej wzdłuż *sulcus praecruciatius* i *sulcus praesyliivus* do podstawy mózgu, a więc niszcząc jednocześnie *lobi olfactorii*. Niekiedy nóż przy operacji, a prawie zawsze (jak wykazywała potem sekcja) następczy proces patologiczny zagarniał również zakręty położone dalej ku tyłowi. Doświadczenia wykonano na 4 psach. We wszystkich wypadkach odruchy warunkowe z oka i ucha w krótszym lub dłuższym czasie po operacji odnawiały się, względnie wytwarzały na nowo. Zaburzenia i to wybitne występowały tylko ze strony analizatora skórnego i ruchów. Po większej części nie można było wytworzyć (aż do śmierci zwierzęcia, która następowała wskutek ataków drgawkowych po upływie od jednego do sześciu miesięcy po operacji) dodatnich skórno-mechanicznych odruchów warunkowych, zwłaszcza z okolicy tułowia. Na kończynach udawało się niekiedy je wyrobić. Natomiast ujemne odruchy w postaci hamowania warunkowego można było otrzymać na całej powierzchni skóry. Jednocześnie stale prawie istniała ogólna przeculica skóry, tak że niektóre psy nie znosiły na nogach pętli i tylko wtedy, gdy ich nie zakładano, mogły stać spokojnie na stojaku. Obserwowano również przemijające zaburzenia ruchowe w postaci zmiennej pozycji zwierząt (głowa opuszczona ku dołowi i grzbiet wygięty ku górze) oraz w postaci niedowładu w kończynach. Szczególnie silne zaburzenia dotyczyły ruchów pyska. Bezpośrednio po operacji zwierzęta z trudem chwytaly pokarm, zwłaszcza stały, tak że trzeba je było karmić z ręki. W ogólnym zaś zachowaniu się zwierząt, z wyjątkiem wyliczonych cech, nie było nic niezwykłego.

Z niewielkiej ilości naszych doświadczeń nad odruchami warunkowymi na czynniki należące do analizatora cieplnego zdaje się wynikać, że umiejscowienie tego analizatora w korze mózgowej nie zupełnie odpowiada pod względem topograficznym umiejscowieniu analizatora skórno-mechanicznego. Przy usunięciu *g. praecruciatius* (doświadczenia d-ra S z i s z ł o) odruch warunkowy na dotykanie tylnej kończyny powrócił bardzo szybko, podczas gdy odruch cieplny (na ochładzanie i ogrzewanie do 47,5° C) pojawił się ze znacznym, czterotygodniowym opóźnieniem.

Przy pomocy metody odruchów warunkowych spodziewaliśmy się otrzymać dane, dotyczące wskazywanego przez niektórych autorów związku *g. pyriformis* z analizatorem zapachowym (doświadczenia d-ra Z a w a d z k i e g o). Stwierdzono uprzednio u zwierząt istnienie licznych odruchów ruchowych i wydzielniczych

zarówno bezwarunkowych, jak i warunkowych, naturalnych i sztucznych. Z tych wszystkich odruchów po obustronnym całkowitym usunięciu *g. pyriformis* i sąsiadujących części *cornu Ammonii* przede wszystkim pojawiły się właśnie odruchy zapachowe. Ruchy nozdrzy na zapach były już obecne na drugi, trzeci dzień. Na 3 — 4 dzień pies, kierując się węchem, wybierał bez błędu z papierowych pakietków tylko te, które zawierały mięso i kiełbasę. Poczynając od 6-go dnia pojawił się ślinowy odruch na zapach proszku mięsnego. Sztuczny odruch pokarmowy na kamforę wystąpił wyraźnie w 14-y m dniu po operacji, wcześniej od pozostałych sztucznych odruchów warunkowych na bodźce skórne, dźwiękowe i świetlne. Sztuczne odruchy zapachowe pojawiły się od razu, przy pierwszym ich zastosowaniu, tzn. że powróciły samoistnie, a nie zostały na nowo wytworzone.

W końcu zadaliśmy sobie pytanie, dotyczące charakteru tzw. okolicy ruchowej kory mózgowej. Czym ona jest właściwie? Czy jest takim samym analizatorem podniet idących od aparatu ruchowego organizmu w czasie jego skomplikowanej i subtelnej pracy, jakimi są inne okolice kory, będące analizatorami podniet padających na organizm z zewnątrz, czy też jest to okolica o charakterze wykonawczym całkowicie różniąca się od wszystkich pozostałych; innymi słowy, czy jej funkcja fizjologiczna odpowiada tylnej, czy też przedniej części rdzenia kręgowego? Jak wiadomo, zagadnienie to jest prawie tak stare, jak sam fakt odkrycia okolicy ruchowej, przy czym sporo badaczy wypowiada się za pierwszą z wymienionych możliwości. Wytwarzając z określonego aktu ruchowego bodziec warunkowy i określając doświadczalnie jego topografię w korze, spodziewaliśmy się otrzymać przy pomocy metody odruchów warunkowych pewien materiał dla rozwiązania tego zagadnienia (doświadczenia d-ra Krasnogorskiego). Ponieważ z doświadczeniami, do których opisu obecnie przystąpię, wiąże się ważne zagadnienie, dotyczące ogólnej struktury kory mózgowej, i ponieważ są one ze względu na ich układ dość skomplikowane w porównaniu z innymi doświadczeniami nad odruchami warunkowymi, przeto uważam za wskazane przedstawić je możliwie szczegółowo i zaopatrzyć obficie ich opis w protokoły.

Ze zginania kończyny w stawach skokowym górnym i śródstopno-palcowym wyrobiono pokarmowy bodziec warunkowy. Zginanie wykonywano w sposób następujący. Udo i łydka jednej z tylnych kończyn były unieruchomione przy pomocy dającej się zdejmować szyny gipsowej, która była umocowana na metalowej podstawie przykręconej do stojaka. Ruchy wywoływano w stawie skokowym. Gdy korzystano ze stawu śródstopno-palcowego, również

na oddzielnej podstawie umocowywano stęp i śródstopie. Zginanie wykonywano przy pomocy przyrządu lub ręką.

Gdy odruch wytworzył się na zginanie stawu skokowego lewej kończyny, zbadano go na kończynie prawej. Pojawił się on tutaj sam przez się tak, jak to miało miejsce w wypadku skórnych podnięt warunkowych. Następnie zaczęto wytwarzać różniczkowanie na lewej kończynie pomiędzy zginaniem stawu śródstopno-palcowego i zginaniem stawu skokowego, przy czym tylko pierwszemu z nich towarzyszyło podawanie pokarmu. Osiągnięto różniczkowanie po 42 wzmocnieniach zginania stawu śródstopno-palcowego i 74 powtórzeniach zginania stawu skokowego bez bodźca bezwarunkowego. Różniczkowanie wystąpiło również samo przez się na prawej kończynie. To jednak oczywiście nie było jeszcze tym, o co nam chodziło. Przy zginaniu brały z konieczności udział i podniety skórne, które same mogły dawać efekt warunkowy. Było rzeczą konieczną odróżnicować je od ruchu zginania. W tym celu stosowano wszelkie możliwe postacie mechanicznego drażnienia skóry: dotykanie, ucisk, chwytanie, rytmiczne naciąganie skóry z jednej strony stawu i marszczenie jej po stronie przeciwnej (tak, jak to mniej więcej zachodzi przy zginaniu). Najsilniej działał ostatni zabieg. Wszystkie te rękoczynny powtarzane same, bez zginania i oczywiście bez wzmacniania ich przez pokarm, stały się w końcu zupełnie nieczynne. Zginanie działało nadal. Lecz nawet i to nie było jeszcze zupełnie przekonywającym dowodem, że wyłącznie sam akt zginania działał w postaci bodźca warunkowego. Istniała możliwość, że żadna ze stosowanych przez nas modyfikacji podrażnień mechanicznych nie odtwarzała w całości tej podniety skórnej, która występuje przy zginaniu. Niezbędny był inny, bardziej bezsprzeczny dowód, że rzeczywiście akt zginania stał się bodźcem warunkowym. Przypuszczaliśmy, że dowód taki otrzymamy usuwając całkowicie składnik skórny przez wycięcie części analizatora skórniego, mianowicie *gg. coronarius i ectosylvius*; wiedzieliśmy bowiem, że tu właśnie lokalizują się podniety skórne, pochodzące od tylnej kończyny. Uprzednio wyrobiono pokarmowe odruchy warunkowe na mechaniczne drażnienie skóry tylnej kończyny w 5 miejscach i na ton o 500 drganiach na 1". Po operacji, wykonanej na lewej półkuli, pierwszy odruch warunkowy na ton pojawił się na 7-y dzień. Pierwsza próba zginania po stronie prawej, wykonana na 8-y dzień po operacji, nie dała żadnego efektu. Druga próba natomiast w tym samym doświadczeniu dała już 2 krople w ciągu 30". Na 10-y dzień zginanie wywołało efekt równy 3 kroplom. Tego samego dnia próba działania jednoczesnego wszystkich pięciu przyrządów do mechanicznego drażnienia skóry

na tej samej kończynie nie spowodowała żadnego wydzielania śliny. Na 12-ty dzień, gdy odruch na zginanie osiągnął 5 kropel, zarówno mechaniczne drażnienie przy pomocy pięciu przyrządów, jak również naciąganie i marszczenie skóry w okolicy stawu pozostało bez efektu. Na 13-ty dzień naciąganie i marszczenie skóry w okolicy stawu hamowało działanie zastosowanego jednocześnie tonu; oznacza to, że drażnienie mechaniczne nie dawało reakcji dodatniej, lecz ujemną, hamującą. W 15-tym i 16-tym dniu, lewa tylna kończyna uwolniła się od hamującego działania operacji i drażnienie mechaniczne tej kończyny dawało pokażny efekt ślinowy, to samo drażnienie mechaniczne, zachodzące jednocześnie z naciąganiem i marszczeniem skóry w okolicy prawego stawu palcowego dawało efekt zerowy. Wynika stąd, że na prawej kończynie, pozostającej nadal pod wpływem operacji, mechaniczne drażnienie skóry było podniecią hamującą, a nie dodatnią. Zginaniu zaś kończyny niezmiennie towarzyszyło wydzielanie śliny. Przytaczam protokoły niektórych z tych doświadczeń.

8-y dzień po operacji.

Odstęp czasu w minutach pomiędzy poszczególnymi bodźcami	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
—	Ton	2
10	Zginanie prawego stawu palcowego .	0
4	To samo	2
7	Mechaniczne drażnienie lewej stopy .	0
4	Zginanie prawego stawu palcowego . .	2
7	To samo	1

12-y dzień po operacji.

—	Zginanie prawego stawu palcowego .	2
6	Mechan. drażnienie lewej nogi przy pomocy 5 przyrządów	0
12	To samo	0
8	Ton	7
7	Zginanie prawego stawu palcowego .	5
6	Naciąganie i marszczenie skóry w okolicy prawego stawu	0

15-y dzień po operacji.

—	Zginanie prawego stawu palcowego .	5
6	Naciąganie i marszczenie skóry w okolicy prawego stawu	0
20	Zginanie prawego stawu palcowego .	1
6	To samo	3

Odstęp czasu w minutach pomiędzy poszczególnymi bodźcami	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
6	Mechaniczne drażnienie lewej stopy .	4
6	Mechaniczne drażnienie prawej stopy	0
6	Mechaniczne drażnienie prawej i lewej stopy	0
6	Mechaniczne drażnienie lewej stopy .	2

16-y dzień po operacji.

—	Zginanie prawego stawu palcowego .	4½
7	Mechaniczne drażnienie lewej stopy .	5
7	Mechan. drażn. lewej stopy oraz naciąganie i marszczenie skóry w okolicy prawego stawu	0
6	Mechaniczne drażnienie lewej stopy .	4

Doświadczenia te pozwalają wyciągnąć dwa wnioski: pierwszy, że sam akt ruchowy bez udziału składnika skórniego może stać się bodźcem warunkowym, i drugi, że podnieta pochodząca od aktu ruchowego i podnieta skórna posiadają w korze mózgowej różne pod względem umiejscowienia punkty uchwytu. Znamy okolice dla podniet skórnych. Gdzież się znajduje okolica dla aktów ruchowych? Odpowiedź na to dają doświadczenia na innym naszym psie.

Posiadaliśmy psa z gruntownie usuniętym przed dwoma miesiącami *g. sygmoideus dexter*; przez cały czas po operacji pies ten wykazywał wyraźne zaburzenia ruchowe obu kończyn po stronie lewej. Uszkodzenie *g. sygmoideus sinister* było bardzo nieznaczne i w niczym nie upośledzało czynności prawych kończyn. Odruchy skórne były normalne na całej powierzchni ciała. Przystąpiono do wyrabiania pokarmowego odruchu na zginanie stawu palcowego po stronie prawej. Wytworzył się szybko. Wówczas zaczęto go różnicować ze skórnym składnikiem, stosując wyżej wspomniane odmiany mechanicznego drażnienia skóry w okolicy stawu i nie kojarząc ich oczywiście z odruchem bezwarunkowym. Po miesiącu różniczkowanie wytworzyło się, choć nie zawsze było całkowite. Oto jego przykład.

Odstęp czasu w minutach pomiędzy poszczególnymi bodźcami	Bodziec warunkowy w ciągu 30''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 30''
—	Zginanie prawego stawu	6
6	Naciąganie i marszczenie skóry w okolicy prawego stawu	3
2	To samo	1

Odstęp czasu w minutach pomiędzy poszczególnymi bodźcami	Bodziec warunkowy w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kropkach przez 30"
6	Zginanie prawego stawu	5
8	Naciąganie i marszczenie skóry w okolicy prawego stawu	0
3	Zginanie prawego stawu	6

Naciąganie i marszczenie skóry w okolicy stawu palcowego po stronie lewej okazało się również zupełnie nieczynne zgodnie z wyżej opisanymi stosunkami. Lecz tutaj również na zginanie nie było odruchu. Gdy zaś zginanie wzmocniono przez pokarm, bezpośrednio po tym również samo drażnienie mechaniczne nabywało działania wydzielniczego. Wynik ten należało sobie wytłumaczyć w ten sposób, że zginanie po lewej stronie samo przez się nie było czynne, lecz że jego wzmocnienie rozhamowywało nie dający się uniknąć przy zginaniu składnik skórny. W dalszym ciągu zaś, nie zważając na uporczywe prowadzenie różniczkowania, nie udało się otrzymać odruchu warunkowego na zginanie niezależnie od podrażnienia skóry. Gdy tylko niszczonego efekt samego drażnienia skóry, zanikał również odruch na zginanie. Przy ponownym wzmacnianiu wracał odruch na podniecie skórną. Po prawej zaś stronie różniczkowanie pomiędzy zginaniem i podnieciem skórną występowało stale w sposób bardzo wyraźny. Oto przykład.

Odstęp czasu w minutach pomiędzy poszczególnymi bodźcami	Bodziec warunkowy w ciągu 30"	Wydzielanie śliny w kropkach przez 30"
—	Zginanie po prawej stronie	8
7	Drażnienie skóry po prawej stronie 	2
1½	To samo	1
1½	Zginanie po prawej stronie	8
1½	Drażnienie skóry po lewej stronie	7
1½	To samo	6
1½	To samo	4
1½	To samo	3
1½	To samo	1½
1½	Zginanie po lewej stronie	½
6	Drażnienie skóry po lewej stronie	4
1½	To samo	1
1½	To samo	1
1½	Zginanie po lewej stronie	0

W doświadczeniu tym zginaniu po obu stronach towarzyszyło zawsze podawanie pokarmu, drażnienie zaś skóry nie było nigdy wzmacniane.

Doświadczenia te wykazują, że *g. sygmioideus* jest okolicą, do której docierają podniety, idące od aparatu ruchowego w czasie jego pracy. Niestety, później nie prowadziliśmy dalej i nie urozmaicaliśmy opisanych doświadczeń. Oczywiście wymagają one powtórzenia i potwierdzenia. Jeżeli się oprzeć na nich, to należy przyjąć, że okolica ruchowa kory mózgowej jest takim samym analizatorem podniety, wychodzących z aparatu ruchowego organizmu, jak inne jej okolice są analizatorami różnych postaci podniety zewnętrznych, działających na organizm. Przy takim poglądzie na sprawę, kora mózgowa stanowi kolosalny analizator zarówno zewnętrznego, jak i wewnętrznego świata organizmu. Oczywiście są podstawy, aby to, co się przyjmuje w stosunku do działalności ruchowej, rozszerzyć również na inne, być może nawet na wszystkie czynności organizmu. Ogromną rolę sugestii z jej niezwykle mi wypadkami, jak np. rzekoma ciąża, można wytłumaczyć fizjologicznie tylko wówczas, jeżeli się przyjmie istnienie analizatora korowego, choćby zazwyczaj mało wyspecjalizowanego i nieokreślonego, analizatora działalności całego organizmu.

WYKŁAD DWUDZIESTY PIERWSZY

Stany patologiczne kory mózgowej powstałe skutkiem zabiegów operacyjnych i) próba wyprowadzenia odchyień od normy w zachowaniu się zwierząt z poszczególnych uszkodzeń kory mózgowej.

Wiemy, że całkowite usunięcie kory mózgowej u psa przekształca go w dość prostą maszynę odruchową, rozporządzającą stosunkowo niewielką ilością zewnętrznych odruchów bezwarunkowych i pozbawioną tych złożonych i subtelnych związków, które łączą działalność zwierzęcia ze światem otaczającym i których podstawę tworzą niezliczone odruchy warunkowe, będące główną funkcją kory. Z drugiej strony posiadamy pewne dane, dotyczące znaczenia różnych części kory, poszczególnych analizatorów, których działalność warunkuje właśnie zupełną równowagę organizmu z otoczeniem, tj. określa zachowanie się zwierzęcia. Dla lepszego zrozumienia całokształtu czynności fizjologicznej kory wydaje się również rzeczą wygodną wykorzystać, tj. poddać obserwacji i analizie, nie tylko stan zwierzęcia po udanym usunięciu znacznych obszarów kory mózgowej, lecz i w wypadkach następczego poważnego uszkodzenia kory wskutek rozrastania się tkanki bliznowatej lub innych ubocznych okoliczności towarzyszących operacji. Innymi słowy, należy w każdym wypadku dążyć do sprowadzenia zmian ogólnego zachowania się zwierzęcia do takich albo innych uszkodzeń mechanizmu kory mózgowej.

Temu właśnie będzie poświęcony obecny wykład, przy czym stopniowo przejdziemy od wypadków prostych do bardziej skomplikowanych.

Usunięto psu górne połowy obu półkul mózgowych na wysokości wierzchołka *g. sylvaticus* (doświadczenia *d-ra Orbeliego*). Operacji dokonano za pomocą jednego cięcia, tak że usunięty kawałek świadczy o wielkości defektu. Po upływie dwóch tygodni od drugiej operacji (operacje po obydwóch stronach wykonano w dużym odstępie czasu), pies znajdował się w stanie, który pozostał niezmienny do końca badań (4 miesiące). Zwierzę było w dalszym ciągu bardzo ruchliwe, natychmiast reagowało na zawołanie, potrafiło szybko odwrócić się i przybiec. Na pierwsze wejście nie

różniło się właściwie od zwierzęcia normalnego. Przy uważnej obserwacji jednak można było spostrzec pewną ataksję w kończynach, przy bieganiu pies podrzucał je zbyt wysoko i zbyt mocno uderzał nimi o ziemię, a przy chodzeniu po płaskim lub mokrym terenie — ślizgał się. Prócz tego, idąc w jakimś kierunku, wykonywał szczególne ruchy głową. Zrzadka tylko potrącał o przedmioty, które znajdowały się na jego drodze, gdy to jednak nastąpiło, występowała na jaw wybitna nienormalność psa. Okazywał się on zupełnie bezradny nawet przy napotkaniu takiej przeszkody, jak cienka noga stolika. Pies uderzał o nią raz po raz dopóty, dopóki przypadkowym ruchem nie minął jej i wówczas tylko miał możliwość iść dalej. Gdy psa zawołano, umieściwszy uprzednio przód jego tułowia na krześle, zwierzę wykonywało szereg chaotycznych ruchów, wskutek których bokiem spadało na podłogę, albo też, poruszając się naprzód, kładło się brzuchem na krzesło i wymachiwało nogami w powietrzu itp. Odruchy warunkowe, istniejące przed drugą operacją, szybko powróciły, a nowe — na zapach i światło — wytworzyły się bez trudności. Natomiast odruch na bodziec skórny (drażnienie mechaniczne), nie pojawił się na nowo i nie zdołano wytworzyć odruchu na bodziec cieplny (ochłodzenie). Odruchy bezwarunkowe na różne podrażnienia skóry (otrząsanie się, cofanie kończyn, wycie, zwrot głowy w kierunku miejsca działania przyrządów do drażnienia skóry i ochładzania) istniały. W jaki sposób, biorąc pod uwagę funkcje analizatorów, należy wytłumaczyć mechanizm odchylenia od normy, które wystąpiły w zachowaniu się tego psa? Czynność analizatora dźwiękowego i zapachowego była zachowana w pełni. Również prawie normalnie działał analizator świetlny. Zważywszy, że pies przy pomocy wzroku orientował się zupełnie dobrze, a przy poruszaniu się ustawiał w sposób szczególny głowę, możemy przypuścić, że po operacji ocalała u niego niewielka dolna część obszaru analizatora świetlnego, dzięki której przy odpowiednim ustawieniu głowy zwierzę mogło wykonywać wyższą analizę i syntezę pobudzeń świetlnych. Najbardziej ucierpiał analizator ruchowy. Ogólna czynność lokomocyjna kierowana przez ośrodki mózgu położone poniżej kory mózgowej została w zupełności zachowana, natomiast szczegółowa i subtelna działalność mięśni szkieletowych oparta na odruchach warunkowych zanikła. Co się tyczy analizatora skórno, sprawa nie jest dla nas jasna. Fakt utraty orientacji ruchowej przy spotkaniu na drodze przeszkód mógłby oczywiście odpowiadać brakowi prawidłowych sygnałów, idących od skóry. Jednak brak skórnych bodźców warunkowych po danej operacji pozostaje do pewnego stopnia w sprzeczności

z innymi naszymi doświadczeniami, dotyczącymi topografii analizatora skórnoego. Dlatego też należałoby sprawę tę specjalnie zbadać, w szczególności trzeba by wypróbować wszystkie punkty skóry.

Tak więc, zachowanie się psa zarówno w ogólnych, naturalnych warunkach, jak i w szczególności w warunkach socjalnych pozostało w zasadzie normalne z wyjątkiem określonego defektu, polegającego na niezdolności do omijania mechanicznych przeszkód, znajdujących się na drodze. Pies operowany w ten sposób, pozbawiony całkowicie znacznej części kory mózgowej, wymaga o wiele bardziej szczegółowej analizy, niż ta, którą przeprowadziliśmy wówczas, we wczesnym okresie naszej pracy.

U wielu innych psów, o których wspomniano wyżej, usunięto wielką tylną połąkę kory mózgowej do tyłu od linii przebiegającej powyżej *g. sigmoideus* aż do *fissura fossae Sylvii*. Powracam do omawiania tych psów, żeby zwrócić uwagę na pewne strony ich zachowania, które poprzednio były pominięte. Przypominam, że u tych psów brak było wyższej analizy i syntezy podnieć dźwiękowych i świetlnych, istniała natomiast analiza różnych rodzajów dźwięku oraz analiza natężenia światła i kształtów. Po ostatecznej operacji zwierzęta te aż do końca życia (jeden z psów żył jeszcze przez 3 lata) prawie bez przerwy spały, wskutek czego, wobec dobrego odżywiania, szybko tyły. Gdy były głodne, znajdowały pokarm wyłącznie przy pomocy analizatora skórnoego i zapachowego. Zwłaszcza co uderzało w ich zachowaniu, to doskonale współdziałanie analizatora skórnoego i ruchowego. Gdy zwierzę znajdowało się wśród kawałków mięsa rozrzuconych na podłodze i zawieszonych na nitkach na różnej wysokości, dotknięcie jakiegokolwiek kawałka dowolną częścią ciała wystarczało, aby pies wykonał dokładnie taki ruch, dzięki któremu mógł schwytać pokarm pyskiem. Wreszcie należy szczególnie podkreślić całkowicie obojętny stosunek tych zwierząt zarówno do innych psów, jak i do ludzi, nie wyłączając ich „pana” - eksperymentatora. Łatwo pojąć wielką bierność życiową tych psów (którą zauważył już Goltz) i silną ich skłonność do spania, jeżeli się zważy, że czynność głównych analizatorów działających na odległość — wzrokowego i słuchowego, została u nich w znacznym stopniu zniszczona. Również jest całkiem zrozumiałe, że czynność pozostałych analizatorów — węchowego, dotykowego i ruchowego, uległa szczególnemu wyostreniu. Pozostaje jednak do rozpatrzenia właściwość, wymieniona na końcu. Czy jest to tylko jeden z przejawów ich ogólnej bierności życiowej, ogólnego upadku energii, czy też, co wydaje się bardziej prawdopodobne, wynik wypadnięcia zespołowych bodź-

ców wzrokowych i słuchowych, stanowiących istotę podrażnień socjalnych, a także, być może, łańcuchowych odruchów warunkowych? Zagadnienie powyższe w pełni zasługuje na to, aby się poważnie wziąć do jego zbadania, co jest zupełnie możliwe przy obecnym stanie naszej wiedzy o wyższej działalności nerwowej.

Przejdę teraz do najbardziej skomplikowanego i zarazem najbardziej pouczającego z naszych wypadków, w którym usuwano przednie połowy obu półkul. Zachowanie tych psów w znacznym stopniu odbiega od normy, a analiza jego jest bardzo ciekawa. Dlatego też zatrzymam się na tym temacie dłużej. Mieliliśmy dwa takie psy; żyły one dłuższy czas (około roku). Operacja była wykonana w dwóch etapach — najpierw z jednej strony, a potem, po kilku miesiącach, z drugiej. Opiszę tu szczegółowo stan pierwszego psa (doświadczenia d-ra W. A. Demidowa), następnie zaś podam uzupełnienia, dotyczące drugiego psa (doświadczenia d-rów N. M. Saturnowa i S. P. Kurajewa).

Po drugiej operacji pies spał niemal bez przerwy, budząc się tylko przed oddaniem moczu i kału. Otrzymywał pokarm przez przetokę żołądkową, którą założono przed drugą operacją. Dopiero na początku drugiego tygodnia po operacji pies zaczął podnosić się i wstawać, mógł jednak ustać bardzo krótko, po czym chwiały się i padał. Mniej więcej po miesiącu zaczął chodzić, przy czym często podwijały mu się palce, a nogi krzyżowały się. Jeszcze po miesiącu pies chodził już i biegał prawie normalnie, lecz przy nagłych zwrotach z trudnością utrzymywał się na nogach. Gdy napotykał przeszkody, wykonywał chaotyczne ruchy. Postępując naprzód, cofając się lub zbaczając, niekiedy przypadkiem potrafił przeszkodę ominąć, częściej jednak trzeba mu było pomóc. Prócz tego zwracało uwagę, że pies starał się jednocześnie wykonywać różne niemożliwe do połączenia ruchy, wskutek czego prędzej czy później tracił równowagę i przewracał się. Właściwość ta pozostała u niego do końca życia. Dopiero po dwóch tygodniach od operacji, pies zaczął sam pić mleko, które doprowadzano do zetknięcia z wewnętrzną powierzchnią jego pyska. I tak już przez całe życie rozpoczynał jedzenie dopiero wówczas, gdy pokarm zetknął się z błoną śluzową jego pyska, a zwłaszcza języka. Zetknięcie się pokarmu ze skórą pyska nie wywoływało aktu jedzenia. W późniejszych czasach, gdy pies był głodny, stawał się silnie pobudzony i chwycił pyskiem wszystko, co znajdowało się w pobliżu, często nawet własną łapę, po ugrzyzieniu której piszczął. Z chwilą rozpoczęcia jedzenia pies odróżniał rzeczy jadalne, od niejadalnych, takich jak piasek, lub zawierających różne domieszki w postaci np. chininy, nadmiernej ilości kwasu, soli itp. W dwa

tygodnie po operacji pojawiła się też reakcja ruchowa na dotknięcie. Od tego czasu pobudliwość skórna zwierzęcia wciąż wzrastała, a po 2—3 miesiącach każde dotknięcie — przy stawianiu go i zdejmowaniu ze stojaka, a nawet przy głośkaniu — wywoływało silne podniecenie. Pies wyrywał się, szczekał, szczyrzył zęby. Podniecenie pojawiało się również, gdy przy ruchach pies dotykał przypadkiem przedmiotów, gdy na dworzu wiatr poruszał jego sierść, lub spadały na niego krople deszczu. Ciekawe, że podczas takiego podniecenia głośkanie psa po głowie lub szyi uspakajało go, a nawet wywoływało sen. Drażnienie pewnych miejsc skóry wywoływało wyraźny odruch drapania; często można było przy tym zaobserwować, że odruch ten wzmagał się, gdy jednocześnie działał bodziec dźwiękowy — zjawisko tak zwanego *Bahnungsreflex*. Reakcja ruchowa na dźwięk, w postaci podnoszenia uszu, pojawiła się w 1^{1/2} miesiąca po operacji. Następnie reakcja na dźwięki wzmagająca się, a czasem dochodziła do dużego natężenia: nawet przy dość słabych dźwiękach pies wpadał w silne podniecenie. Pod wpływem silnego światła pies zamykał oczy i odwracał głowę. Na zapachy nigdy nie zauważono żadnej reakcji — u psa tego były usunięte po obu stronach *bulbus* i *tractus olfactorii*. Próby wywołania odruchu płciowego dały wynik negatywny. Nie zaobserwowano również u psa żadnego określonego ustosunkowania się — ani pozytywnego, ani negatywnego — do ludzi, lub innych psów. Na pozór bez powodu występowały u zwierzęcia ataki, polegające na drżeniu ciała, na klonicznych drgawkach szczęk, zwracaniu głowy w jedną stronę; ataki te kończyły się oddaniem moczu i kału. Nie było przy tym drgawek tułowia i kończyn, zwierzę nie przewracało się. Atak taki trwał parę minut; pies był po nim podniecony, biegał, miotał się, szczekał, następnie uspakajał się i głęboko zasypiał.

W ten sposób, jeżeli mielibyśmy sądzić na zasadzie funkcji mięśni szkieletowych, musielibyśmy stwierdzić, że pies, o którym mowa, pozbawiony jest całkowicie wyższej działalności nerwowej i stanowi nader uproszczoną i daleką od doskonałości maszynę odruchową. Jest on dość podobny do psa pozbawionego zupełnie kory mózgowej, przy czym, jeśli chodzi o czynność lokomotoryjną, nawet mu ustępuje, gdyż pies pozbawiony kory szybciej zaczyna wstawać po operacji i łatwiej zachowuje równowagę przy różnych ruchach. Działalność odruchowo-warunkowa na pozór znikła bez śladu. Lecz czy tak jest w istocie? Spróbujmy zanalizować stan psa przy pomocy innego wskaźnika, niż czynność mięśni szkieletowych. Zwróćmy się w tym celu do stale rozważanego

przez nas w tych badaniach uczestnika wyższej działalności nerwowej — do gruczołu ślinowego.

Bezwarunkowy odruch ślinowy natychmiast po operacji zniknął zupełnie wraz z innymi odruchami, lecz po krótkim czasie zjawiał się ponownie. Pierwotnie wykazywał odchylenia od normy, potem jednak powrócił do stanu normalnego. Mimo uporczywych starań, jakie przedsięwzięliśmy, nie udało się otrzymać dodatnich odruchów warunkowych przy podrażnieniach idących od oka, ucha i skóry. Np. pies przez długi czas otrzymywał swą dzienną porcję pokarmu przy dźwięku bulgotania. Tym niemniej, mimo pięciuset powtórzeń tego połączenia, nie zdołano otrzymać niewątpliwego odruchu warunkowego. Wówczas sprawdziliśmy, jak działają podniety z powierzchni recepcyjnej, o której wiedzieliśmy, iż przy uszkodzeniach kory mózgowej pozostaje zazwyczaj najmniej naruszoną, tj. z powierzchni jamy ustnej; wypróbowa-
liśmy wodny odruch warunkowy. Doświadczenia te przytoczę tu szczegółowo. Wiemy już, że znaczny odruch warunkowy na wprowadzenie do pyska wody otrzymuje się po uprzednim wprowadzaniu w postaci roztworów wodnych substancji, ulegających usuwaniu, np. kwasu. Woda sama przez się bądź wcale nie wywołuje wydzielania śliny, bądź tylko w nieznacznym stopniu. Wlewano naszemu psu do pyska wielokrotnie kwas, w miesiąc zaś po operacji wlewanie wody wywołało po raz pierwszy znaczną reakcję wydzielniczą. Po 50 dniach od operacji zaczęto prowadzić systematyczne doświadczenia nad odruchem wodnym. Gdy wlewano kwas codziennie i często, wówczas woda, zastosowana w danym doświadczeniu jako pierwszy bodziec, tj. bez uprzedniego wiania kwasu, wywoływała obfite wydzielanie śliny, dochodzące do 16 i więcej kropeł na minutę. Wydzielanie to zniknęło, gdy w dalszym ciągu wlewano tylko wodę. Oto przykłady takich doświadczeń.

Doświadczenie z dn. 29/XII 1908.

(2-ga operacja 23.XII 1908)

Czas	Bodziec	Wydzielanie śliny w kroplach w ciągu 1'
3 g. 20'	Woda	16
25'	To samo	16
30'	To samo	2
35'	To samo	4
38'	Roztwór (1/4%) kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
41'	Woda	9
46,	To samo	6
54'	Roztwór (1/4%) kwasu solnego	Obfite wydz. śliny

Czas	Bodziec	Wydzielanie śliny w kroplach w ciągu 1'
4 g. 0'	Woda	8
5'	To samo	9
10'	To samo	2
15'	To samo	2
20'	To samo	0

Inne doświadczenie z dn. 1/I 1909.

12 g. 22'	Woda	5
27'	To samo	2
32'	To samo	ślady
37'	To samo	0
42'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
50'	Woda	3
55'	To samo	3
1 g. 0'	To samo	2
5'	To samo	0
10'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
16'	To samo	To samo
24'	Woda	9

Oczywiście mamy tu do czynienia z wygasaniem wodnego odruchu warunkowego. Odruch warunkowy na wodę był hamowany równie łatwo, jak i inne odruchy warunkowe, przez wszelkie odruchy uboczne (hamowanie zewnętrzne). Oto przykłady.

Doświadczenie z dn. 25/IV 1909.

Czas	Bodziec	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
4 g. 5'	Woda	13
23'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
32'	Roztwór (10%) cukru	To samo
36'	Woda	1
54'	Woda	10

Doświadczenie z dn. 5/I 1909.

11 g. 25'	Woda	12
30'	Woda + silny ton	3
35'	Woda	16

Hamowanie zewnętrzne jednak nie jest specyficzne dla odruchów warunkowych, gdyż w ten sam sposób można zahamować

i odruchy bezwarunkowe. Dlatego też postanowiono wytworzyć hamulec warunkowy, stanowiący odmianę hamowania wewnętrznego. Cóż jednak można było obrać za czynnik hamujący. Liczyliśmy na to, że czynniki należące do innych analizatorów, z których nie mogliśmy co prawda wytworzyć dodatnich bodźców warunkowych, być może, staną się bodźcami ujemnymi. Przewidywania okazały się słuszne. Bodźce słuchowe i wzrokowe mogły stać się hamulcami warunkowymi. Wlewanie wody stosowane jednocześnie z określonym tonem stało się po 64 powtórzeniach stałym zespołem hamującym.

Oto przykłady.

Doświadczenie z dn. 2/II 1909.

Czas	Bodziec	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
10 g. 25'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
34'	To samo	To samo
46'	Woda	9
55'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
11 g. 4'	To samo	To samo
16'	Woda + ton	2
26'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
35'	To samo	To samo
48'	Woda	10

Doświadczenie z dn. 16/II 1909.

10 g. 25'	Roztwór kwasu solnego.	Obfite wydz. śliny
36'	To samo	To samo
47'	Woda + ton	0
55'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
11 g. 04'	To samo	To samo
16'	Woda	6
24'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
34'	To samo	To samo
45'	Woda + ton	0

Te same wyniki otrzymano, gdy podczas wlewania wody oświetlenie pokoju było silnie wzmożone, a kwas wlewano w ciemności. Tym razem hamowanie warunkowe rozwinęło się szybciej. Oto doświadczenie, w którym wlewanie wody z towarzyszącym silnym oświetleniem zastosowano po raz 16-ty.

Doświadczenie z dn. 13/III 1909.

Czas	Bodziec	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
11 g. 32'	Woda	23
33'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
40'	Woda	26
41'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
48'	To samo	To samo
57'	Woda + wzmożone oświetlenie	0
12 g. 06'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
14'	Woda + wzmożone oświetlenie	1/2

Wreszcie badano rozhamowanie. Występowało ono w odpowiednich warunkach zupełnie wyraźnie. Oto doświadczenie, wykonane na posiedzeniu Towarzystwa Lekarzy w Petersburgu dn. 19 marca 1909 roku w obecności liczного audytorium.

Czas	Bodziec	Wydzielanie śliny w kroplach przez 1'
8 g. 9'	Roztwór kwasu solnego	Obfite wydz. śliny
20'	Woda	12
24'	To samo	3
28'	To samo	1/2
32'	Surowe mięso	Niewielkie wydzielanie śliny
36'	Woda	14
49'	To samo	1/2

Podanie mięsa rozhamowało w ciągu krótkiego działania następczego wygasły odruch wodny. Następnie, jak to zwykle bywa, wygaśnięcie zjawilo się na nowo.

W ten sposób wykazaliśmy u tego psa istnienie działalności odruchowo-warunkowej.

Przechodzę teraz do opisu drugiego podobnego psa. Był on operowany w nieco inny sposób, a mianowicie przy usuwaniu przednich połów obu półkul starano się możliwie zaoszczędzić *bulbus i tractus olfactorii*, aby mieć nie tylko odruch warunkowy na wodę, ale również i na zapachy.

Otrzymaliśmy to, czegośmy się spodziewali. Prócz odruchu wodnego powrócił również po operacji istniejący przedtem pokarmowy odruch warunkowy na zapach kamfory. Oczywiście pozostał też naturalny odruch warunkowy na pokarm. To zaś miało taki skutek, że pies kierował się ku pożywieniu i gdy znajdowało się ono w pobliżu, mógł je przypadkowo znaleźć. Lecz poza tymi wła-

ściwościami i niektórymi innymi — drugorzędnymi, pies ten był zupełnie podobny do poprzedniego. Stosunek jego do innych psów oraz do ludzi był również całkiem obojętny. Bezradność w stosunku do przeszkód mechanicznych i nieudolność lokomocji występowała również bardzo wyraźnie. W ogóle pies ten był, podobnie jak i tamten, zupełnym kaleką, niezdolnym do samodzielnego życia. Na bodźce, odnoszące się do innych analizatorów, nie udało się wytworzyć odruchów warunkowych.

Należy dodać, że na sekcji, dokonanej po śmierci obydwóch psów, okazało się, że pozostałe tylne połowy półkul znajdowały się w stanie znacznego zaniku.

Wydaje mi się, że zachowanie tych psów jest na ogół zrozumiałe, tj. możemy je zanalizować z punktu widzenia wypadnięcia funkcji usuniętych i uszkodzonych analizatorów, biorąc pod uwagę wyniki badań nad odruchami warunkowymi, oraz wyniki sekcji. Korowe zakończenia wszystkich analizatorów, oprócz analizatora smakowego u pierwszego psa, a analizatora smakowego i węchowego — u drugiego, bądź nie działały zupełnie, bądź działały w sposób ograniczony, w postaci hamowania. Tak więc, oba psy były w znacznej części pozbawione bodźców, idących ze świata zewnętrznego, które zazwyczaj określają normalną złożoną działalność zwierząt. U pierwszego psa pozostał jedynie analizator o najbardziej ograniczonym zasięgu działania, jeśli chodzi o stosunki z otoczeniem. U drugiego — był prócz tego również czynny jeden z analizatorów działających na odległość, mianowicie analizator węchowy, który u psów jest szczególnie dobrze rozwinięty. W tym wypadku jednak funkcjonował on słabo i niezbyt równomiernie. Można przypuszczać, że bądź analizator ten przy operacji został również uszkodzony, bądź też pozostawał stale pod hamującym wpływem innych — uszkodzonych analizatorów, niezdolnych do dodatniej działalności i reagujących na każdy bodziec promieniującym procesem hamowania. Z drugiej strony, najważniejszy i zasadniczy instrument pracy organizmu — układ mięśni szkieletowych — był pozbawiony możliwości wykonywania swych funkcji w ścisłej łączności z warunkami zewnętrznymi. Praca tego układu normalnie zależy od funkcji dwóch analizatorów, ściśle ze sobą skojarzonych: zewnętrznego skórniego, szczegółowo sygnalizującego mechaniczne stosunki zwierzęcia z otoczeniem i wewnętrznego ruchowego, analizującego i syntetyzującego odpowiednie akty ruchowe. Przy głębokim zniszczeniu obu tych analizatorów nie może być oczywiście mowy o należytych reakcjach ruchowych. Mamy podstawy do przypuszczenia, że niektóre rozrzucone po korze części wspomnianych analizatorów ocalały. Być może, tak

należy pojmować fakty, że drażnienie jednych miejsc powłoki skórnej wywoływało odruchy bezwarunkowe, jak obronny, drapania itp., powstające w niższych ośrodkach ruchowych układu nerwowego, natomiast drażnienie innych miejsc (głaskanie głowy i szyi) wywoływało warunkowe odruchy hamujące, neutralizujące ogólne podniecenie zwierzęcia. Powyższe ujęcie objaśniłoby też dobrze różnicę, jaka zachodzi między tymi psami, a psami pozbawionymi zupełnie kory mózgowej, które o wiele szybciej po operacji zaczynają podnosić się, stawać oraz chodzić i w ogóle wykazują mniejszą chaotyczność w ruchach, niż pierwsze. Za tym, iż resztki analizatora ruchowego u naszych psów pozostały, przemawia fakt, że zdarzały się u nich ataki epileptoidalne, polegające na drgawkach mięśni głowy, szyi, a niekiedy tułowia, nigdy jednak mięśni kończyn. Co się tyczy braku odruchów „społecznych”, mogę powołać się na to, co powiedziałem poprzednio. Prawdopodobnie, odruchy te powstają jedynie dzięki bodźcom zespołowym, o których u naszych psów nie mogło być nawet mowy, jeżeli się zważy, że nie było nawet elementarnych odruchów dodatnich. W ten sposób u pierwszego psa jedynie narząd o znaczeniu drugorzędnym dla stosunków ze światem zewnętrznym — gruczoł ślinowy — świadczył o tym, że mechanizm kory mózgowej, mechanizm wyższej działalności nerwowej zwierzęcia nie uległ zupełnemu zniszczeniu.

Zatrzymam się jeszcze na omówieniu jednego psa, którego analiza zajęła nam również sporo czasu. Wybitne zmiany w zachowaniu się wystąpiły u niego nie od razu po operacji, wskutek usunięcia określonej części kory, lecz później, w wyniku rozrastania się tkanki bliznowatej, przejawiającego się częstymi, niezbyt silnymi napadami drgawek. Dopiero w przeszło dwa lata po operacji nastąpiły silniejsze ataki, które doprowadziły zwierzę do śmierci. Był to młody i ruchliwy pies, posiadający silny system nerwowy. Zaczęto z nim pracę od wytworzenia wyłącznie odruchów skórnych — mechanicznych i cieplnych. Jak wspomnieliśmy poprzednio, bodźce tego rodzaju szczególnie sprzyjają przechodzeniu komórek korowych w stan hamowania tak, że pod ich wpływem zwierzę bardzo prędko staje się senne i zasypia. Ten jednak pies przez cały czas doświadczeń pozostawał rześki. Operacja składała się z dwóch zabiegów — 9 marca i 28 kwietnia 1910 roku; uszkodzono *gyrus postcruciativus* najpierw z jednej strony, potem z drugiej. Dopiero wówczas przy drażnieniu miejsc skóry, których punkty korowe ucierpiały podczas operacji, zaczęła się rozwijać senność, którą jednak w krótkim czasie usunięto przez wprowadzenie nowego silnego bodźca warunkowego — dzwonka. Nieznaczne braki,

kóre powstały zaraz po operacji, szybko ustąpiły i pies zachowywał się normalnie. Dn. 11 maja 1910 roku pojawił się pierwszy napad drgawek. Do tego czasu ukończono na tym zwierzęciu pierwszą pracę, pies jednak pozostawał nadal w pracowni, lecz doświadczeń na nim nie robiono. W lecie ataki drgawkowe powtórzyły się, w zimie zaś posługacz, który opiekował się psem, zwrócił uwagę, że zwierzę dziwnie się zachowuje, mianowicie, gdy je dotknąć, szczeka, wyje, szczyrzy zęby i w ogóle okazuje silne podniecenie, czego przedtem nigdy nie było. Z początkiem stycznia 1911 roku rozpoczynamy z psem nową serię badań (doświadczenia d-ra S a t u r n o w a). Ogólne zachowanie zwierzęcia przedstawia się w owym czasie w sposób następujący. Wyciągnięciu psa z klatki towarzyszy stan silnego podniecenia. Następnie stan ten szybko mija, pies uspakaja się i wówczas może stać w ciągu wielu minut, a nawet godziny prawie nieruchomo na jednym miejscu, poruszając tylko głową i obwąchując powietrze. Następnie zaczyna chodzić przed siebie lub krążyć, wreszcie oddaje mocz lub kał. Widocznie to właśnie jest przyczyną ruchu psa, gdyż potem znów stoi na miejscu. Gdy zbliża się zwykła pora jedzenia, zwierzę również zaczyna krążyć i obwąchiwać. Gdy podać mu miskę z jedzeniem, zbliża się do niej; jeżeli ją odsuwać, podąża za nią. Akt jedzenia odbywa się zupełnie prawidłowo. Pies stoi mocno, nie chwije się, jedynie przy biegu podrzuca nieco przednie nogi, a przy ostrych zakrętach na gładkiej podłodze ślizga się. Prawie nigdy jednak nie pada. Przeszkody zwierzę obchodzi, niekiedy uderza się o nie. Odruchu płciowego nie zauważono mimo specjalnych doświadczeń. Pies nie reaguje na zawołanie i w ogóle nie utrzymuje normalnego kontaktu ani z innymi psami, ani z ludźmi. Każde dotknięcie skóry zwierzęcia w którymkolwiek miejscu, zwłaszcza jednak na głowie i szyi, niezależnie od tego, czym jest wywołane — ręką, przez przedmiot, na który pies natrafił, przez inne zwierzę, przez krople deszczu, lub wiatr — natychmiast powoduje nadzwyczaj silne podniecenie; pies zaczyna skowyczeć, szczekać, szczyrzyć zęby i wykonywać gwałtowne ruchy. Zazwyczaj podnosi przy tym głowę ku górze i prawie nigdy nie kieruje jej do tego miejsca, gdzie nastąpiło dotknięcie. Natomiast przy stałym ucisku skóry, wywołanym na przykład przez przyklejane przyrządy, przez leżce podczas doświadczenia itp., zachowuje się spokojnie. Jak wspomniano, do końca życia pies miewał ogólne ataki drgawkowe, po których zazwyczaj dość szybko się poprawiał.

Zadaniem naszym było zbadać działalność odruchowo-warunkową tego osobliwego zwierzęcia i postarać się wyjaśnić w ten sposób mechanizm nerwowy jego zachowania. Okazało się, że dzia-

łalność odruchowo-warunkowa jest zachowana. Bardzo prędko pojawił się na nowo pokarmowy odruch warunkowy na dzwonek. Potem wytworzono nowy odruch warunkowy na ton piszczałki organowej o 300 drganiach na sekundę. Następnie otrzymano odruch na zapach kamfory. Również wytworzono różniczkowanie na inną wysokość tonu oraz hamulec warunkowy w stosunku do zapachu kamfory z uderzeń metronomu. Pierwszemu z eksperymentatorów, którzy badali chorego psa (d-rowi Saturnowi), nie udało się jednak przywrócić wytworzonych przed operacją odruchów skórnych. W badaniach tych zwrócono uwagę, że dodatnie odruchy warunkowe bardzo łatwo przechodzą w odruchy hamujące oraz że proces hamowania cechuje się dużą inercyjnością i wywiera długotrwały wpływ na bodźce dodatnie.

Następny eksperymentator (dr Kurajew), biorąc pod uwagę powyższą własność psa, stosował głównie bodźce warunkowe, nieznacznie odsunięte w czasie, i mógł w ten sposób z łatwością otrzymać również odruchy na bodźce skórne. Jednak w miarę powtarzania się ataków drgawkowych, skłonność do hamowania wciąż narastała, aż wreszcie, w maju 1912 roku seria ataków, trwająca niemal bez przerwy w ciągu 12 godzin, spowodowała śmierć zwierzęcia.

Sekcja mózgu wykazała, co następuje. Po usunięciu blizny, braki tkanki mózgowej dotyczyły następujących zakrętów: tylnej części *g. postcruciatius*, przedniej części *g. suprasplenialis*, *entolateralis* i *ectolateralis*, *g. suprasylvius medius*, górnej połowy *g. coronarius* i częściowo *g. ectosylvius medius*. Prócz tego płaty skroniowe i potyliczne znajdowały się w stanie znacznego zaniku. Mózg był tu zmniejszony, a zakręty spłaszczone. Przednie płaty, jak się zdaje, pozostały niezmienione.

Jak należy pojąć zmiany w zachowaniu się psa z punktu widzenia wymienionych uszkodzeń? Sekcja wykazała, że uszkodzeniom i zniszczeniu uległy głównie tylne połowy półkul mózgowych, przednie zaś pozostały prawie niezmienione. Tak więc, pies powinien być podobny do psa bez tylnych połów półkul, co się też uwydatniło w odruchach warunkowych. Nie badaliśmy, niestety, u zwierzęcia dźwiękowych i świetlnych bodźców zespołowych. Na ich brak wskazywał fakt, że pies nie reagował na zawołanie, ani nie nawiązywał kontaktu z ludźmi i z innymi psami. To ostatnie mogło też pochodzić od braku u takiego psa odruchów łańcuchowych. Pewna niezręczność przy chodzeniu zależała widocznie od nieznacznych uszkodzeń okolicy ruchowej. Trudno wyjaśnić, dlaczego pies stał wciąż na jednym miejscu, niejasna jest również owa niezwykła reakcja na dotykanie skóry. Co się tyczy pierw-

sze go faktu, to nie wiadomo, czy należy go pojmować jako objaw przewagi procesu hamowania w korze (pod wpływem powtarzających się wybuchów pobudzenia), czy też trzeba go uważać za skutek częściowego uszkodzenia analizatora skórno, tym bardziej, że głowa i szyja zachowały normalną ruchliwość. Jeżeli chodzi o działanie dotykania, to trudno powiedzieć, czy to jest odruch korowy, czy też pochodzi od niższych ośrodków mózgu. Ponieważ skórne odruchy warunkowe były zachowane, ostatnie przypuszczenie jest mało możliwe. Lecz w takim wypadku jak pogodzić wzmożoną pobudliwość analizatora skórno z ogólną przewagą w korze procesu hamowania? Rozwiązanie tych zagadnień wymagałoby wielu dodatkowych doświadczeń, które w swoim czasie nie były wykonane.

Przytaczając wypadki, opisane na tym wykładzie, bynajmniej nie rościłem sobie pretensji, aby dać zadawalające objaśnienie mechanizmu nerwowego wszystkich odchyłeń od normy w zachowaniu się zwierząt po operacjach mózgowych. Miałem jedynie na celu postawienie przed fizjologią kory mózgo, zagadnień, dotyczących tego mechanizmu, i pokazanie możliwości ich rozwiązania.

W ogólności, doświadczenia przytoczone na trzech ostatnich wykładach, stanowią przeważnie potwierdzenie analogicznych badań innych autorów, przy czym wnieśliśmy tu pewne uzupełnienia i postawiliśmy pewne nowe zagadnienia. Fakty nasze jednak pozostają w zdecydowanej sprzeczności z nauką o specjalnych ośrodkach kojarzeniowych i w ogóle z koncepcją istnienia jakiejś części kory o najwyższej funkcji nerwo, przeciw czemu występował już H. M u n k.

WYKŁAD DWUDZIESTY DRUGI

Ogólna charakterystyka badań: cele, trudności i nasze błędy.

Zajmując się w sposób naukowy zjawiskami życiowymi, można badanie przeprowadzać na rozmaitych płaszczyznach. Można rozważać wyłącznie fizyko-chemiczne podstawy zjawisk życiowych i analizować ich elementarne przejawy przy pomocy metod fizyki i chemii. Dalej, stojąc na stanowisku ewolucji, można się starać sprowadzać działalność złożonych struktur substancji żywej do własności jej form elementarnych. Wreszcie, można, obejmując działalność złożonych struktur w całym ich rzeczywistym ogromie, doszukiwać się ścisłych praw tej działalności, czyli, co na jedno wychodzi, badać warunki, które dokładnie określają jej przebieg i przemiany. W opisanych tutaj badaniach poruszaliśmy się właśnie na tej ostatniej płaszczyźnie. Na płaszczyźnie tej nie zajmowało nas zagadnienie: co to jest takiego pobudzenie i hamowanie w ich ostatecznej, najgłębszej istocie. Braliśmy te procesy, jako dwie dane faktyczne, dwie zasadnicze własności naszej złożonej struktury, dwa najważniejsze przejawy jej działalności. Nie było naszym celem sprowadzanie czynności półkul mózgowych do elementarnych własności tkanki nerwowej, podobnie, jak to zostało uczynione w stosunku do włókna nerwowego. Nawet nie zatrzymaliśmy się szczegółowo na zagadnieniu, dotyczącym możliwości odniesienia dwóch zasadniczych zjawisk działalności badanej przez nas struktury — pobudzenia i hamowania — do różnych jej elementów: do komórek nerwowych i do łączących je dróg. Zadowoliliśmy się jedynie tymczasowym przypuszczeniem, że oba procesy są funkcjami komórek nerwowych. Nie może być oczywiście wątpliwości, że badanie odruchów warunkowych jest jednocześnie badaniem czynności komórek kory mózgowej. Przemawia za tym fakt, iż kora przyjmuje zarówno ze świata zewnętrznego, jak i wewnętrznego niezliczone ilości oddzielnych pobudzeń, którym odpowiadają w korze izolowane punkty w postaci setek milionów i miliardów komórek, i że pobudzenia te odpadają wraz z usunięciem półkul mózgowych. Poza tym istnieje prawdopodobieństwo, że procesy pobudzenia i hamowania, tak ściśle ze sobą spojone, tak stale przechodzące jeden w drugi, stanowią jedynie różne fazy

procesu fizyko-chemicznego, odbywającego się w komórkach korych pod wpływem niezliczonych podnieć, dochodzących do nich zarówno ze świata zewnętrznego, jak i wewnętrznego, ze wszystkich części ciała oraz w szczególności z innych miejsc samej kory mózgowej. Naszym głównym zadaniem jest: rejestracja i charakterystyka poszczególnych aktów działalności kory, ścisłe ustalenie warunków ich występowania oraz ich systematyzacja, innymi słowy, określenie warunków, dotyczących wszelkich zmian natężenia procesu pobudzenia i hamowania i zbadanie wzajemnych stosunków między tymi procesami. W ten sposób praca nasza jest w swej istocie analogiczna do pracy Sherringtona i jego współpracowników nad rdzeniem kręgowym. Trudno nie zauważyć wielu punktów, w których nasze fakty, otrzymane przy badaniu półkul mózgowych, zgadzają się z faktami fizjologii rdzenia, co świadczy o tym, że zasadnicze stosunki, panujące i tam i tutaj, są identyczne.

Jednak, nawet w tych granicach, któreśmy sobie wyznaczyli, praca nad działalnością półkul mózgowych przedstawia wyjątkowe trudności. Wskutek niezwyklej reaktywności kory mózgowej i olbrzymiej ilości bodźców, jakie na nią stale padają, czynność tego narządu charakteryzuje się dwiema zasadniczymi właściwościami: nadzwyczajnym uzależnieniem od różnych czynników i związaną z tym płynnością zjawisk, z których składa się ta czynność. Nigdy niemal nie można być pewnym, że włada się wszystkimi warunkami istnienia badanego faktu. Często najmniejsza, ledwo dostrzegalna, albo też zupełnie nieoczekiwana zmiana w otoczeniu lub w organizmie zwierzęcia, może w znacznym stopniu zmienić przebieg zjawisk. Zrozumiałe jest, że w takim stanie rzeczy szczególnie silnie dają się odczuwać zwykłe niedoskonałości naszego myślenia: stereotypowość i skłonność do uprzedzeń. Myśl, jeśli można się tak wyrazić, nie może nadążyć za różnorodnością stosunków. Dlatego też w pracy tej tak trudno uniknąć popełniania błędów. Jestem przekonany, że w przedstawionym tu materiale znajduje się wiele rzeczy chybionych. Lecz kusząc się o opanowanie tak skomplikowanego przedmiotu, nie wstyd popełniać omyłki. Dlatego właśnie zwlekałem tak długo z systematycznym przedstawieniem dorobku naszej pracy. Ze względu na wymienione właściwości tematu, wciąż powstają nowe zagadnienia, a tymczasem wiele dawnych zagadnień pozostaje jeszcze nie rozwiązanych. Często nieoczekiwane zjawiska odciągają nas od planowanych zamierzeń, nierzadko też zbijają nas z tropu fakty niezrozumiałe z przyjętego przez nas punktu widzenia. Chciałbym na tym końcowym wykładzie dać obraz owych ogólnych właściwości badań nad

korą mózgową, opierając się na materiale faktycznym, którego nie uwzględniono na poprzednich wykładach.

Do jakiego stopnia złożone są zjawiska w dziedzinie należącej do naszych badań i w jak subtelny i różnorodny sposób są one uwarunkowane, uwydatnia się to w sposób specjalnie jaskrawy, jak mi się zdaje, w następujących obserwacjach, poczynionych w ostatnim okresie naszej pracy.

Oto pies, o którym nie raz była mowa na poprzednich wykładach; przebył on powódź, która podziałała na niego silnie, po zastosowanym zaś przez nas określonym zabiegu, wykazywał izolowany defekt funkcjonalny analizatora słuchowego. Przez cały miesiąc, przy wytwarzaniu różniczkowania na wysokość tonu, pies zachowywał się zupełnie normalnie. W ciągu zaledwie dziesięciosekundowego izolowanego działania bodźca warunkowego efekt ślinowy wynosił 5 kropeł. Wyraźnie zaznaczała się różnica między bodźcami silnymi i słabymi. Pokarm podawany po bodźcach warunkowych pies zjadał łapczywie. W stojaku stał spokojnie.

Wprowadzamy do doświadczenia pozornie niewielką zmianę. Izolowane działanie bodźca warunkowego przedłużamy o 5 sekund. Natychmiast cała prawidłowa działalność odruchowo-warunkowa zostaje wybitnie naruszona.

Oto dokładne protokoły tych doświadczeń.

Doświadczenie z dn. 19/VI 1926.

(Normalne).

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 10''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 10''	Uwagi
10 g. 33'	Ton 250 drgań na 1''	4½	Stoi spokojnie, na
38'	Ton 150 drgań (różniczkowy)	0	bodźce warunkowe
48'	Bułgotanie	5	reakcja pokarmowa,
52'	Zapalenie lampki	3½	pokarm chwyta natychmiast.
59'	Bułgotanie	5	

Doświadczenie z dn. 24/VI 1926.

(Nienormalne).

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 15''	Wydzielanie śliny w kroplach przez 15''	Uwagi
10 g. 28'	Ton 250 drgań na 1''	7	Reakcja pokarmowa, je Wprzerwie niespokojny.
34'	Zapalenie lampki	2	Słaba reakcja pokarmowa, je. W przerwie jak poprzednio.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 15"	Wydzielanie śliny w kroplach przez 15"	Uwagi
10 g. 49'	Dzwonek	0	Odwraca się od miski zaczyna jeść dopiero po 15"
54'	Zapalenie lampki	1½	Reakcja pokarmowa, je odrazu
11'g. 1'	Bulgotanie	0	Odwraca się od misk Nie je.

Pierwszy bodziec w drugim doświadczeniu daje efekt większy, niż zazwyczaj, co jest zrozumiałe ze względu na to, że działanie izolowane bodźca przedłużono o 5". Reakcja pokarmowa na bodziec warunkowy jest żywa, pies zjada pokarm od razu. Wszystko zapowiada się więc normalnie i nic nie wskazuje na jakąś w tym dniu niedyspozycję psa. W przerwie jednak daje się zauważyć szczególne podniecenie zwierzęcia. Następnie występuje wyraźna faza paradoksalna. Na bodźce silne reakcja wydzielnicza znika zupełnie, a pies za pierwszym razem zjada podany pokarm z opóźnieniem, a za drugim — nie je zupełnie. Na słaby bodziec wydzielanie śliny, choć zmniejszone, występuje i pies zjada pokarm od razu. Następnego dnia, mimo iż bodźce są odsunięte w czasie normalnie, na 10 sekund, stan rzeczy jeszcze się pogarsza. Reakcja warunkowa na wszystkie bodźce jest zerowa, a przy silnych bodźcach pies nie je podanego pokarmu. Trzeciego dnia pies powrócił do zwykłego stanu, jedynie ton, zastosowany na pierwszym miejscu z wydłużonym okresem izolowanym, miał efekt wydzielniczy zmniejszony do połowy w porównaniu z normą. Całe to doświadczenie powtórzono jeszcze raz z tym samym wynikiem. Cóż za niezwykła subtelność reagowania, skoro tak nieznaczne zmiany w warunkach doświadczenia mogły wyrzeć tak wielki wpływ na reakcje zwierzęcia.

Sprawa nie ogranicza się jednak tylko do reaktywności. U innego psa, wyjątkowo podatnego na hamowanie, o którym również poprzednio mówiono („Mądrała"), podobna zmiana warunków doświadczenia wywołała wynik odwrotny. Ponieważ zwierzę w monotonnym otoczeniu, na stojaku, szybko stawało się senne i wszystkie odruchy — nie tylko na bodźce warunkowe, ale i na podawanie pokarmu — zaczęły zanikać, zastosowano wypróbowany zabieg, wzmagający pobudzenie: skrócono do minimum (½ — 1") odstęp między początkiem bodźca warunkowego i podaniem jedzenia. W ciągu trzech tygodni, w czasie których prowadzono doświadczenia w ten sposób, senność psa znikła zupełnie, zwierzę zjadało natychmiast i łapczywie podawany pokarm. Gdy następnie przedłuży-

no izolowany okres bodźca warunkowego do 5", pojawił się też wydzielniczy odruch warunkowy. Odruch ten utrzymał się tylko kilka dni i pies znowu stał się senny. Wówczas przedłużono czas trwania bodźców warunkowych do 10 sekund i pies znowu stał się bardziej rześki, pojawiło się znowu wydzielanie śliny, przy czym, co ciekawe, występowało ono już w pierwszych 5-ciu sekundach. Następnie powtórzyła się stara historia. Po kilku dniach pies znowu zapadł w stan senności, a odruchy warunkowe zanikły. Wydłużenie bodźca warunkowego do 15 sekund miało ten sam efekt, co poprzednie wydłużenie do 10 sekund: stan rześkości i duży wydzielniczy odruch warunkowy, rozpoczynający się już w ciągu pierwszych 5 sekund. To samo wystąpiło przy dalszych przedłużeniach bodźca do 20 i 25 sekund.

Przytaczam protokoły doświadczeń.

Doświadczenie z dn. 28/II 1925.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 15''	Początek wy- dzielania śliny w sekundach	Wydzielanie śliny w kroplach przez 15''
8 g. 53'	Uderzenia metronomu	7	1
9 " 3'	Mechaniczne drażnienie skóry .	—	0
18'	Gwizdek	—	0

Następnego dnia bodźce warunkowe zostają przedłużone do 20 sekund.

Doświadczenie z dn. 3/III 1925.

Czas	Bodziec warunkowy w ciągu 20''	Początek wy- dzielania śliny w sekundach	Wydzielanie śliny w kroplach przez 20''
9 g. 2'	Uderzenia metronomu	4	5
12'	Gwizdek	2	8
24'	Mechaniczne drażnienie skóry .	10	3½

W ten sposób każde nieznaczne wydłużenie czasu trwania bodźca warunkowego wywoływało czasowe pobudzenie psa: stan senności ulegał rozproszeniu, warunkowy efekt wydzielniczy pojawiał się wcześniej, niż poprzednio. Efekt ten był więc niewątpliwie wynikiem ogólnego pobudzenia kory, nie zaś wydłużenia czasu, w którym można go było zaobserwować.

W ten sposób u dwóch psów ta sama, zupełnie nieznaczna zmiana warunków doświadczenia spowodowała całkowicie odwrotny skutek. U jednego psa zmiana ta wywoływała hamowanie, u dru-

giego, na odwrót, usuwała hamowanie. Należy przypuszczać, że przyczyną tych różnych efektów było to, iż pierwsze zwierzę znajdowało się w stanie rześkim (pobudzonym), drugie — w stanie sennym (zahamowanym).

Przytoczę przykład, w którym stosunki między zjawiskami uległy skażeniu wskutek jakichś drugorzędnych, nieznanych nam przyczyn. Jak wspomniano już wielokrotnie na poprzednich wykładach, bodźce warunkowe, utworzone z czynników świata zewnętrznego, należących do różnych analizatorów, dają *caeteris paribus* różne co do wielkości efekty. W ciągu długiego czasu, jedynie pod wpływem z góry powziętej myśli, że różnica, jaka zachodzi między naszymi doznaniem światła, dźwięku itd., musi mieć przecież jakąś materialną podstawę w różnicy odpowiednich komórek korowych, skoro procesy nerwowe, zachodzące w rozmaitych nerwach są, jak poucza współczesna fizjologia, te same, byliśmy skłonni różnicę wielkości efektu warunkowego również przypisywać właściwościom indywidualnym komórek różnych analizatorów. Jednak już w czasie tych wykładów pewne fakty zmusiły nas do specjalnego zajęcia się tą sprawą. Przy tym, jak podano uprzednio, okazało się, że różnica wielkości efektu warunkowego czynników należących do różnych analizatorów niewątpliwie zależy w sposób istotny od ilości energii, posyłanej przez dany czynnik do kory mózgowej. Pamiętają Państwo, że wynik ten otrzymano w sposób następujący. Wiedzieliśmy już od dawna, że warunkowy bodziec zespołowy, składający się z dwóch stosowanych przez nas stale czynników, należących do różnych analizatorów, działa przeważnie albo nawet prawie wyłącznie jednym ze swych składników. Wskazuje na to próba zastosowania każdego ze składników oddzielnie. Zwykle nasze czynniki dźwiękowe maskują znajdujące się z nimi w zespole czynniki świetlne, mechaniczne czynniki skórne, maskują czynniki cieplne itd. Jednak przez umyślne silne osłabienie czynnika dźwiękowego, a wzmożenie czynnika świetlnego otrzymaliśmy stosunki odwrotne, przez co zostało doowiedzione zasadnicze znaczenie energii bodźca. Ten zasadniczy fakt zależności efektu warunkowego od ilości energii niekiedy, wprawdzie rzadko, u pewnych zwierząt nie występuje i, choć zwracamy na tę sprawę specjalną uwagę, nie potrafimy dotychczas wskazać określonych przyczyn tych odchyień. Poszczególne przyczyny zarysowują się mniej lub bardziej wyraźnie, lecz całego ich zespołu uchwycić nie umiemy. Odchylenia te są, jak się zdaje, związane z takim albo innym typem układu nerwowego: pobudzeniowym, albo hamującym. U psów z przewagą hamowania zwykła zależność wielkości efektu warunkowego od siły bodźca występuje

bardzo wyraźnie, niemal bez wyjątku, nie licząc wypadków wyraźnie patologicznych. Prócz tego określone znaczenie posiada również długość izolowanego okresu bodźca warunkowego. Jeśli okres ten jest nieznaczny, różnice mogą nie wystąpić. Reakcja na silne i słabe podniety rozpoczyna się zazwyczaj jednakowo, lecz w czasie dalszego trwania bodźca reakcja na słabą podniętę wzrasta powoli, albo wcale nie wzrasta, podczas gdy reakcja na podniętę silną powiększa się zazwyczaj znacznie. U psów bardzo pobudliwych i żarłocznych dzieje się jednak odwrotnie: skracanie izolowanego okresu bodźca warunkowego uwidacznia normalną zależność wielkości efektu od siły podniety, zacierającą się przy bardziej długotrwałym działaniu bodźca warunkowego.

I znowuż wskutek wielkiej złożoności zjawisk, składających się na czynność kory mózgowej, odczuwaliśmy często jeszcze braki naszej obecnej analizy fizjologicznej nawet wobec wielu zjawisk na pozór prostych i, zdawałoby się, dokładnie zbadanych. Weźmy jeden z naszych ostatnich wypadków (doświadczenia d-ra Podkopaiewa i S. N. Wyrżikowskiego). Wytwarzano u psa odruchy warunkowe na różne bodźce w sposób następujący. Pierwszy czynnik obojętny był stosowany na przemian, bądź razem z bodźcem bezwarunkowym (jedzeniem), bądź bez niego — i to powtarzano wiele razy. Odruch warunkowy wytworzył się dość prędko (po 20 razach). Następny bodziec był wzmacniany przez pokarm raz na trzy razy. Odruch również wytworzył się nawet prędzej, niż poprzednio (po 7 razach), lecz pies wpadł przy tym w stan silnego podniecenia. Wreszcie bodziec, po którym tylko raz na cztery jego powtórzenia następował pokarm, w ogóle nie stał się bodźcem warunkowym, przy czym pies zaczął się stawać cołkowiek senny. Bodziec ten ogółem był zastosowany 240 razy, przy czym 60 razy towarzyszył mu pokarm. Spróbujmy, opierając się na innych naszych zasadniczych faktach, zrozumieć mechanizm tego zjawiska: dlaczego w danym wypadku odruch warunkowy nie wytworzył się albo przynajmniej, jeśli przyjąć, że przy jeszcze większej liczbie powtórzeń mógłby się on wytworzyć, to dlaczego wytwarzanie jego tak się opóźniło? Zasadniczy mechanizm wytwarzania się odruchu warunkowego polega na jednoczesnym występowaniu, spotykaniu się pobudzenia określonego punktu kory mózgowej z silniejszym pobudzeniem innego punktu, prawdopodobnie również kory, wskutek czego między obydwojma tymi punktami prędzej czy później toruje się droga, tworzy się połączenie. Na odwrót, gdy przez długi czas owe spotkania nie następują, utworzona droga zanika, połączenie zostaje zerwane. Gdy jednak połączenie osiągnęło maksimum, wówczas może się ono utrzymywać

bez dalszej praktyki całe miesiące i lata. Jest rzeczą zrozumiałą, że przy spełnieniu odpowiedniego warunku, polegającego na spotykaniu się podniet, torowanie drogi winno się zacząć wytwarzać od pierwszego razu, a w dalszym ciągu winno się ono wzmacniać, sumować. Powstaje wówczas naturalne pytanie: dlaczego w ostatniej odmianie opisanego doświadczenia odruch warunkowy nie wytworzył się? Przecież spotkanie nastąpiło 60 razy, podczas gdy w zwykłych warunkach wystarczy w najlepszym wypadku 3 do 5 takich spotkań; w danym doświadczeniu, odruch wytworzył się w pierwszej odmianie po 20 razach, jak to się w naszych warunkach najczęściej zdarza przy wyrabianiu pierwszego odruchu. Oczywiście przede wszystkim przychodzi na myśl możliwość działania odstępu czasu między poszczególnymi spotkaniami. To jednak nie ma tutaj żadnego znaczenia. Bez wątpienia, przy tych samych odstępach czasu, gdyby nie były one wypełnione powtórzeniami bodźca obojętnego bez podawania pokarmu, odruch warunkowy wytworzyłby się. Przeszkoda zatem nie na tym polega. Musimy przyjąć, że właśnie częste stosowanie czynnika obojętnego bez bodźca bezwarunkowego było przeszkodą do wytworzenia się odruchu warunkowego. Na czym ta przeszkoda mogła polegać? Jak wiemy, każdy nowy bodziec wywołuje z początku odruch orientacyjny. Odruch ten następnie zanika, co jak wiemy oparte jest na rozwijaniu się procesu hamowania w komórce, do której skierowana jest dana podnieta. Wynika stąd, że w trzeciej odmianie, przy powtarzaniu trzy razy pod rząd danego bodźca bez podawania pokarmu, mogło pojawić się w odpowiedniej komórce hamowanie, które uniemożliwiło powstanie w niej procesu pobudzenia, potrzebnego do połączenia się jej z komórką właściwą pobudzeniu pokarmowemu. Przypuszczenie to wydaje się zupełnie uzasadnione, a jednak nie możemy go uznać za słuszne. Gdy bodziec stosowany w trzeciej odmianie był powtórzony już 240 razy, zaczęto badać jego właściwości. W krótkim odstępie czasu po nim (30 sekund) stosowano dawniej wytworzone bodźce warunkowe; okazało się, że nie są one w najmniejszym stopniu zahamowane. Czynniki ten nie był zatem bodźcem hamującym i nie wywoływał następczego hamowania. Lecz jego działanie hamujące mogło być wskutek długiego stosowania silnie skoncentrowane. I to jednak nie potwierdziło się. Gdy bowiem po 240 razach zaczęto dany czynnik wzmacniać przez pokarm stale, okazało się, że już za trzecim razem dał on znaczny warunkowy efekt wydzielniczy. Trzeba jeszcze dodać, że owego dnia, w którym czynnik ten zaczęto stale wzmacniać przez pokarm, inne odruchy warunkowe były małe, co świadczyło, iż pies znajdował się w stanie niewielkiej pobudliwości. Wobec tego szybkość wytworzenia się no-

wego odruchu warunkowego należy uznać w tych warunkach za maksymalną i nie ma podstaw, aby uważać, że komórka czynnika obojętnego znajdowała się w stanie zahamowania. Tak więc, sprawdziliśmy przypuszczenia, wynikające ze znanych nam faktów i nie znaleźliśmy przyczyny omawianego zjawiska. Będziemy poszukiwać jej w dalszym ciągu i należy mieć nadzieję, że ją znajdziemy. Widzimy jednak z tego, że nie znamy jeszcze wszystkich warunków, które określają funkcjonowanie mechanizmu wytwarzania się odruchu warunkowego. Przytoczone na drugim wykładzie warunki były być może dostateczne, aby podporządkować im wszystkie te odruchy, z którymi mieliśmy do czynienia dotychczas, nie są one jednak zupełne, skoro przy ich pomocy nie możemy od razu pojąć wyniku analizowanego obecnie wypadku. Istnieje widocznie jakiś warunek, którego nie bierzemy pod uwagę. Znowuż więc mamy do czynienia z niezwykle, trudną do ogarnięcia, złożonością przedmiotu.

Jeśli więc w obecnym czasie nie może być nawet mowy o wytłumaczeniu całej działalności kory mózgowej przy pomocy procesów fizyko-chemicznych, co jest zrozumiałe samo przez się; jeśli według wszelkiego prawdopodobieństwa nie ma szans na zrozumienie tej działalności na zasadzie elementarnych własności tkanki nerwowej; i jeśli nie posiadamy nawet pełnej wiedzy o najbardziej podstawowym zjawisku tej działalności, cóż pozostaje dla naszych badań, do czegoż sprowadza się nasza praca? Najwidoczniej, najbliższe i najbardziej realne zadanie w obecnym stadium badań nad fizjologią kory mózgowej winno polegać na sprowadzaniu nieskończonej mnogości różnorodnych faktów do coraz mniejszej ilości ogólnych i podstawowych zjawisk. Tym właśnie obecnie się zajmujemy: w poszczególnych wypadkach zbliżamy się nieco do celu, w innych stajemy wobec zagadnień, których nie rozumiemy, nie rezygnując wszakże z ich rozwiązania, a w jeszcze innych popełniamy błędy.

Na początku naszej pracy, opierając się na wyraźnych, choć czysto powierzchniowych cechach, odróżniliśmy trzy rodzaje hamowania: zewnętrzne, wewnętrzne i senne. Nagromadzony następnie materiał doświadczalny pozwolił nam, jak Państwo wiedzą, połączyć ostatnie dwa rodzaje, sprowadzając ich powierzchniową różnicę do czynników drugorzędnych. Okazało się, że oba te przypadki należą do hamowania wewnętrznego, przy czym w jednym wypadku jest ono ograniczone do małych przestrzeni i rozdzielone, w drugim — szeroko rozprzestrzenione i zlane. Gdy przy dalszych badaniach nad odruchami warunkowymi zaznajomiliśmy się ze zjawiskami wzajemnej indukcji, rzuciło nam się w oczy podo-

bieństwo między faktem indukcji ujemnej i faktem hamowania zewnętrznego. Obecnie skłonni jesteśmy mniemać, iż u podstawy wszystkich naszych trzech dawnych rodzajów hamowania leży jeden i ten sam proces nerwowy, przy czym przystąpiliśmy do zbierania dalszych materiałów w tym kierunku. Materiały te były częściowo już przedstawione, częściowo omówię je teraz. Na wykładzie dotyczącym indukcji przytoczono doświadczenie, w którym obronny odruch warunkowy na drażnienie określonego miejsca skóry następczo hamował pokarmowy odruch warunkowy na drażnienie innych miejsc skóry. Przy tym pewna okoliczność wskazywała na to, że oba punkty biorące udział w tym hamowaniu (tj. punkt pobudzony i hamowany) znajdują się w korze mózgowej. Na wykładzie o fazach przejściowych, doprowadzających do stanu pełnego hamowania wewnętrznego, były podane przykłady przemawiające za tym, iż fazy te można również obserwować przy hamowaniu zewnętrznym. Obecnie mogę podać nowe argumenty i fakty, przemawiające na korzyść przypuszczenia o identyczności hamowania zewnętrznego i wewnętrznego. W przytoczonym wyżej fakcie maskowania, tłumienia słabego bodźca przez silny w zespołowym bodźcu warunkowym należy niewątpliwie widzieć przejaw hamowania zewnętrznego. Komórka silnego bodźca hamuje komórkę słabego bodźca, wskutek czego ta ostatnia nie ma możliwości dość silnie połączyć się z komórką bodźca bezwarunkowego. Mamy bowiem podstawę uważać, że stopień utorowania drogi, łączącej obydwie komórki, odpowiada sile bodźca warunkowego. Czym zaś różniłaby się od tego hamowania zewnętrznego indukcja ujemna, w której punkt dodatniego bodźca warunkowego wzmacnia lub nawet przywraca stan hamowania w punkcie ujemnego bodźca warunkowego. Wreszcie dla dowodu przeprowadzonego tutaj twierdzenia mogą także służyć następujące fakty. Już dawno wielu naszych współpracowników (d-rzy Misztowt, Krzyszkowski i Leporski) wskazywało na to, że przy wytwarzaniu hamulca warunkowego, dla szybkiego otrzymania pełnego hamowania jest rzeczą ważną, aby czynnik, z którego mamy wytwarzać hamulec warunkowy nie był słabszy (w znaczeniu fizycznym) od czynnika będącego dodatnim bodźcem warunkowym, dodatnim składnikiem zespołu hamującego. Specjalne doświadczenia (d-ra Fursikowa) potwierdziły w zupełności te dane, przy czym zostało także stwierdzone, że często hamowanie zewnętrzne, od którego rozpoczyna się działanie nowego czynnika, wywołującego odruch badawczy, niepostrzeżenie przechodzi w hamowanie wewnętrzne, wynikające z udziału tego czynnika w zespole hamującym. W dalszym ciągu jednak pozostaje kwestia

otwarta: czy fakty te są dostateczne dla uznania tożsamości hamowania zewnętrznego i wewnętrznego?

Na 19-ym wykładzie poruszono sprawę istnienia trzech rodzajów bodźców zewnętrznych, wywołujących z natury rzeczy od razu stan hamowania w korze mózgowej: bardzo słabych bodźców, bardzo silnych i niezwykłych. Podano też przypuszczalne znaczenie biologiczne tego faktu. Zagadnienie mechanizmu fizjologicznego działania tych rozmaitych bodźców odłożono do tego wykładu. Jednak i obecnie nie widzę możliwości stawiania i rozważania kwestii hamowania w całej rozciągłości. Mimo, iż odpowiedni nasz materiał doświadczalny jest już bardzo znaczny, pozostaje on w dalszym ciągu wyraźnie niedostateczny, aby można było na jego zasadzie w sposób ogólny ująć proces hamowania i jego stosunek do procesu pobudzenia. Objaśnienia, które pasują dobrze do jakiejś jednej grupy faktów, nie obejmują innych grup. Wiele faktów zdecydowanie opiera się analizie teoretycznej i musieliśmy już wielokrotnie zmieniać nasze poglądy na ich mechanizm, nie znajdując do dzisiaj zadowalającego dla nich objaśnienia. Tak więc i tutaj, jak i w całej naszej pracy, obecne zadanie polega przede wszystkim na grupowaniu faktów. Stoimy przed ogromnym zbiorem nierozwiązanych zagadnień, dotyczących rozhamowania, dodatkiego działania hamujących bodźców warunkowych, hamującego działania dodatkich bodźców warunkowych, jakie często występuje przy uszkodzeniach kory mózgowej, przeważającego działania hamującego bardzo słabych i bardzo silnych bodźców dodatkich itd. itd. W wielu wypadkach nie możemy powiedzieć, które fakty są sobie bliskie lub nawet identyczne, a które zupełnie odmienne i radykalnie różne. Dla ilustracji trudności takich wypadków przytoczę następujący przykład. Dlaczego nowe zjawiska lub nowe połączenia zjawisk działają na zwierzę hamująco? Na czym polega mechanizm fizjologiczny tego zahamowania? Podajemy zwierzęciu po bodźcu warunkowym pokarm innym sposobem niż zwykle, np. zamiast miseczki, która ukazuje się z poza zastony, pokarm spada przez rurkę z „rezerwuaru“, znajdującego się u góry, do miseczki umieszczonej przed psem. Wiele psów przestaje w tych warunkach jeść i odruchy warunkowe znikają. Zjawia się oczywiście hamowanie. Powstaje pytanie, do czego je należy sprowadzić, obok jakiego ze znanych nam faktów należy je postawić. Być może obok faktu, o którym mówiono na 13 wykładzie, że gdy nagle zmienić stale stosowaną kolejność następujących po sobie w doświadczeniu bodźców warunkowych, wówczas u niektórych psów występuje mniej lub bardziej wybitne hamowanie całej działalności odruchowo-warunkowej, utrzymujące się kilka dni nawet wtedy, gdy

zostanie przywrócony stary porządek. To samo można sobie wyobrazić i w stosunku do całej otaczającej psa rzeczywistości. Zjawiska zewnętrzne, powtarzając się stale i w tej samej kolejności, stwarzają w półkulach mózgowych psa określoną, jeśli można się tak wyrazić, stereotypową działalność. Wszelkie nowe zjawisko lub stare w nowych połączeniach narusza ów stereotyp i wywołuje hamowanie podobnie, jak to się dzieje w doświadczeniach ze zmianą kolejności bodźców warunkowych. Powstaje tu jednak następujące zagadnienie: na mocy jakiego bliżej określonego procesu fizjologicznego zachodzi w danym wypadku hamowanie lub ściślej, z jakim innym wypadkiem hamowania ten wypadek jest identyczny. Czy nie jest to wynik hamującego działania odruchu badawczego, wywołanego przez zmianę zaszłą w środowisku otaczającym? A może jest to zjawisko zupełnie odrębne i samodzielne? Za pierwszym przypuszczeniem przemawiałoby to, że u psów łatwo poddających się hamowaniu istnieje ścisły związek między nadzwyczaj przeczulonym odruchem orientacyjnym a silnym hamowaniem następczym (zjawisko, które niezwykle wyraźnie występowało u „Mądrali”). Tak więc u tych psów podobny mechanizm wydaje się prawdopodobny. Lecz w innych wypadkach nie ma danych, wskazujących na istnienie odruchu orientacyjnego, a hamowanie mimo to występuje.

Przykład ten wskazuje, jak daleko jeszcze jesteśmy od zadawalającego grupowania poszczególnych faktów.

Oto powody, dla których wzbraniam się dotychczas od wypowiedzenia się za tą lub inną z panujących obecnie teorii hamowania, względnie od rozwinięcia nowej teorii. Dotychczas dla systematyzacji naszego materiału faktycznego i projektowania nowych doświadczeń posługujemy się tymczasowymi przypuszczeniami.

Na zakończenie przechodzę do naszych błędów, których w przeszłości popełnialiśmy niemało i które następnie wciąż poprawialiśmy i poprawiamy nadal. Opiszę tu jeden, wykryty i poprawiony w ciągu tych wykładów przy powtarzaniu starych doświadczeń, oraz inny prawdopodobny, którego badaniem obecnie się zajmujemy.

Na czwartym wykładzie, gdy była mowa o wskrzeszaniu ugaśzonego odruchu warunkowego, przytoczyłem trzy różne wypadki tego wskrzeszania: spontaniczne, po upływie pewnego czasu, następujące powoli lecz trwałe, oraz przyspieszone, bądź przy pomocy wzmacniania, tj. zastosowania specjalnego odruchu, bądź przy pomocy zastosowania jakichś odruchów ubocznych. Dwa ostatnie wypadki były tam traktowane jako zasadniczo odmienne. Uważano, że w pierwszym z nich odbudowa odruchu jest nie tylko

szybka, ale i trwała. Co się tyczy ostatniego wypadku stwierdziliśmy, że choć odruch zostaje przywrócony szybko, przywrócenie to jest chwilowe i szybko znika po ustaniu działania następczego odruchu ubocznego, po czym znów następuje hamowanie, które trwa tak długo, jak zwykle, gdy żaden odruch uboczny nie został zastosowany. Z tych powodów temu rodzajowi czasowego wskrzeszenia odruchu nadaliśmy specjalną nazwę rozhamowania. Wskazano tam również na trudność, jaka się wiąże z tym rozróżnieniem, jeśli się weźmie pod uwagę, że wygasanie nie jest ostatecznym zanikiem odruchu warunkowego. W ostatnich czasach wobec otrzymanych faktów z zakresu wzajemnego oddziaływania na siebie bodźca warunkowego i bezwarunkowego, uznaliśmy za słuszne powtórzyć możliwie ściśle dawne doświadczenia i przekonaaliśmy się, że były one błędne (nowe doświadczenie d-ra P o d k o p a j e w a). Przywrócenie do stanu czynnego wygasłego odruchu warunkowego zarówno przy zastosowaniu odruchu specjalnego, jak i ubocznego, jest zawsze przemijające, tj. jakiś czas po zastosowaniu każdego z tych odruchów wygasły bodziec warunkowy działa dodatnio, a następnie znów zostaje pozbawiony tego działania aż do późniejszej — spontanicznej odbudowy. Gdy odruch warunkowy jest pokarmowy, a odruch uboczny — kwasowy, tj. gdy odruchy są natury chemicznej, wówczas chwilowe przywracanie działania odruchu, czyli rozhamowanie przebiega zupełnie tak samo. Doświadczenia wykonano na dwóch psach i dały one jeden i ten sam wynik. Przytaczam dokładny opis doświadczeń na jednym psie. Po ugaszeniu do zera pokarmowego odruchu warunkowego na uderzenia metronomu efekt zerowy utrzymywał się przez 20 minut po ostatnim powtórzeniu nie wzmocnionego przez pokarm bodźca warunkowego. Następnie rozpoczynał się samoistny powrót do dawnego stanu, przy czym po 30 minutach odruch warunkowy wynosił 40% swej pierwotnej wielkości. Gdy po pierwszym efekcie zerowym bodziec natychmiast wzmacniano, a po 20 minutach próbowano go znowu, pozostawał jeszcze bez efektu. Gdy zaś w innym doświadczeniu stosowano bodziec już po 10 minutach od takiego wzmocnienia wygasłego odruchu, dawał on efekt dodatni. Doświadczenie przebiegało w sposób zupełnie podobny, gdy zamiast pokarmu w odpowiednim momencie wlewano psu kwas i po tych samych odstępach czasu próbowano działanie bodźca warunkowego.

Oto dokładne liczby wzięte dla przykładu z kilku doświadczeń

Bodziec warunkowy zastosowany w doświadczeniu na pierwszym miejscu wywołał wydzielanie 6 kropel przez 20"; po zakoń-

czeniu wygasania wzmocniono go natychmiast przez pokarm i wypróbowano jego działanie po 10 minutach; otrzymano wówczas 3 krople.

Innego dnia bodziec warunkowy dał na pierwszym miejscu 7 kropeł; gdy wzmocniono go przez pokarm natychmiast po zakończeniu wygasania, a następnie wypróbowano po 20 minutach, licząc od końca wygasania, okazało się, że nie wywołuje wcale wydzielania.

Bodziec warunkowy zastosowany na pierwszym miejscu dał 5 kropeł w ciągu 20"; po zakończeniu wygasania bodźcowi temu towarzyszyło wlewanie do pyska psa kwasu; zastosowany w 10 minut później, licząc od końca wygasania, dał on 2 krople śliny.

Kiedy indziej bodziec warunkowy dał na pierwszym miejscu 5 kropeł; gdy wraz z zakończeniem wygasania po bodźcu tym nastąpiło wlewanie kwasu do pyska, a w 20 minut później, licząc od końca wygasania, zastosowano ten bodziec — otrzymano efekt zerowy.

Maksimum rozhamowania występuje w czasie krótszym, niż 10 minut od końca wygasania.

Poprzedni błąd był najwidoczniej oparty głównie na nieściśłości w przeprowadzaniu doświadczeń: porównywanie okresu powracania do normy w wypadku odruchu specjalnego i w wypadku odruchów ubocznych odbywało się najczęściej przy zastosowaniu odruchów ubocznych, mających krótkie działanie następcze (jak dźwiękowe, wzrokowe i inne) nie zaś odruchów o długim działaniu następczym, jak chemiczne. Poza tym do przyjmowania dawnego poglądu skłaniała nas myśl, że bodziec bezwarunkowy, z którym dany bodziec warunkowy został skojarzony, winien posiadać specjalne znaczenie dla odbudowy tego ostatniego. Obecny wynik daje jeszcze jeden powód do przyjęcia, że hamowanie nie zachodzi wzdłuż drogi, łączącej komórkę bodźca warunkowego z komórką odpowiedniego bodźca bezwarunkowego, lecz w samej komórce nerwowej. W przeciwnym wypadku trudno by było sobie wyobrazić, dlaczego obydwa omawiane bodźce (pokarm i kwas) miałyby posiadać zupełnie takie same działanie rozhamujące.

Co się tyczy drugiego błędu, to jesteśmy obecnie w stadium jego wyświelenia. Pomimo, iż odpowiednie badania kontrolne dopiero się rozpoczynają, uważam za wskazane mówić o nim teraz, ponieważ kwestia ta jest bardzo ważna, prócz tego zaś przyczynia się ona do ogólnej charakterystyki naszej dziedziny, obfitującej w zupełnie wyjątkowe trudności, jeśli chodzi o ustalanie ścisłych stosunków między zjawiskami.

Na drugim wykładzie przytoczono wszystkie zdawałoby się wa-

runki, przy których wytwarzają się odruchy warunkowe i wszystko, co temu wytwarzaniu przeszkadza. Na drugim miejscu — po warunku, że czynnik obojętny musi towarzyszyć bodźcowi bezwarunkowemu — postawiono warunek, iż przyszły bodziec warunkowy musi koniecznie poprzedzać w czasie, choćby na krótko, bodziec bezwarunkowy. U wielu psów stosowano wielokrotnie (nawet 300—400 razy) połączenie bodźca obojętnego z bezwarunkowym w taki sposób, że najpierw dawano bodziec bezwarunkowy i dopiero po 5—10 sekundach przyłączano do niego czynnik obojętny; odruch warunkowy w tych warunkach nie wytwarzał się, chociaż u tych samych psów na inne czynniki, łączone z bodźcem bezwarunkowym w zwykły sposób, odruchy warunkowe wytwarzały się po 7—20 połączeniach. Należało oczywiście sądzić, że silne pobudzenie bezwarunkowe, skupione w określonym miejscu półkul mózgowych, powodowało na zasadzie mechanizmu hamowania zewnętrznego tak silny stan zahamowania w innych częściach kory, że podniety padające na te części pozostawały nieskuteczne; podobnie dzieje się z nami, gdy silnie czymś zajęci nie widzimy i nie słyszymy, co się dzieje naokoło. W ten sposób fakt wydawał się zrozumiały zarówno z naszego punktu widzenia, jak i z ogólnożyciowego. To właśnie sprawiło, że do ostatnich czasów nie mieliśmy co do niego najmniejszych wątpliwości. Obecnie stan rzeczy się zmienił. Niedawno zajęliśmy się zagadnieniem: w jaki sposób wczesne wzmocnienie bodźca warunkowego, tj. skrócenie jego izolowanego działania do minimum, przeszkadza rozwijaniu się hamowania w odpowiednim punkcie kory. Pewne nowe odmiany doświadczeń na ten temat doprowadziły nas do nieoczekiwanych wyników. Okazało się, że bodziec bezwarunkowy hamuje również wytworzony odruch warunkowy. Wtedy zwróciliśmy uwagę na następujące zestawienie faktów. Bez względu na to, czy mamy do czynienia z wytworzonym już bodźcem warunkowym, czy z czynnikiem obojętnym, z którego bodziec warunkowy będzie się dopiero wytwarzał, wpływ jaki wywiera nań bodziec bezwarunkowy, jest dokładnie ten sam. Jednocześnie zaś wpływ ów jest tego rodzaju, że przy minimalnej zmianie warunków zewnętrznych, mianowicie czasowych, następuje wytworzenie się odruchu warunkowego, tj. przekształcenie się czynnika obojętnego w określony bodziec warunkowy. Należało uznać, że mechanizm wytwarzania się odruchu warunkowego i mechanizm hamowania zewnętrznego jakoś zbliżają się a nawet utożsamiają, mówiąc inaczej, że proces hamowania zewnętrznego stanowi podstawę dla wytworzenia połączenia między komórkami. Przypominałoby to inny nasz fakt, mianowicie wytwarzanie wtórnej od-

ruchu warunkowego (drugiego rzędu) i rozwijanie się hamowania warunkowego, gdzie również przy tych samych warunkach zewnętrznych, lecz przy różnych stosunkach czasowych, następuje bądź proces pobudzenia, bądź proces hamowania. Jeżeli te wywody były słuszne, należało by oczekiwać, że i przy poprzedzaniu od samego początku czynnika obojętnego przez bodziec bezwarunkowy może się wytworzyć połączenie między odpowiednimi punktami w korze, może powstać odruch warunkowy, który następnie przy dalszym powtarzaniu tej kombinacji zostaje zahamowany. To właśnie wykazały pierwsze nasze orientacyjne doświadczenia. Opierając się na tym, że gdy bodźce warunkowe są poprzedzane przez bezwarunkowy, wówczas zmniejszenie ich efektu następuje stopniowo — przy słabych bodźcach pręcej i niekiedy do zera a przy silnych powoli i często nieznacznie — w nowych kombinacjach bodźca bezwarunkowego z czynnikiem obojętnym sprawdzaliśmy efekt bodźca już po małej ilości powtórzeń, aby hamowanie nie zdążyło się rozwinąć. W wielu wypadkach otrzymaliśmy istotnie to, czegośmy oczekiwali. Po powtórzeniu pewnej ilości razy takiej kombinacji czynnik obojętny, zastosowany oddzielnie, wykazywał działanie warunkowe (doświadczenia W. I. Pałowej, Krepsa, Podkopajewa i Kupałowa). Gdy mając na uwadze te wyniki zwróciliśmy się do naszych dawnych doświadczeń (doświadczenia Krestownikowa) zobaczyliśmy, że po pierwsze prawie zawsze sprawdzano tam działanie warunkowe czynników obojętnych dopiero po wielkiej ilości połączeń, w których czynniki te następowały po początku bodźca bezwarunkowego, a po drugie, nawet i wówczas, silne bodźce obojętne długo wykazywały efekt wydzielniczy. Efekt ten jednak traktowano jako przypadkowy i zależący od czynników ubocznych, nie zaś jako prawdziwy efekt warunkowy, a to wskutek z góry powziętej idei, że prawdziwy efekt warunkowy musiałby stopniowo wzrastać przy powtarzaniu połączeń bodźca warunkowego z bezwarunkowym i nie mógłby się zmniejszać, jak to zachodziło w owych doświadczeniach. Możliwe, że i drugie zjawisko, mianowicie brak przy próbach wyraźnej warunkowej reakcji ruchowej, ocenialiśmy również na skutek owego uprzedzenia niezupełnie obiektywnie. U jednego psa wytworzenie się odruchu warunkowego powinno było być uznane bez wątplenia, a jednak wytłumaczono fakt ten przy pomocy okoliczności ubocznych, oczywiście nie bez podstaw, ale czyż były one dostateczne? Temat ten zbadamy teraz ściśle i wielostronnie korzystając z obecnego znacznie powiększonego zapasu naszych wiadomości o przedmiocie i większego treningu naszej myśli w nowej dziedzinie badań. Jeżeli

obecne przypuszczenia się sprawdzą i pierwsze orientacyjne doświadczenia zostaną potwierdzone, fizjologia kory mózgowej będzie ważna, jeśli chodzi o zastosowanie do człowieka, twierdzenie, iż wytwarzanie nowych połączeń w korze może się odbywać nie tylko w obszarach kory o optymalnej pobudliwości, lecz i w odciśnięciach mniej lub więcej zahamowanych.

W tym ostatnim wykładzie poświęconym częściowo danym doświadczalnym chciałem głównie, jak mogłem najlepiej, zobrazować ogólny charakter pracy w naszej dziedzinie. Wydaje mi się, że wielka ilość faktów, jakie były omówione na wszystkich poprzednich wykładach, świadczy w sposób dostateczny o tym, iż poważna i ścisła naukowo-przyrodnicza praca w tej dziedzinie jest całkowicie możliwa. Dlatego też nie obawiałem się, iż to, co zostało przytoczone na tym wykładzie, może zdyskredytować nasze przedsięwzięcie. Zawsze lepiej jest zdawać sobie sprawę z niebezpieczeństw, niż je ignorować. Poza tym chciałem uprzedzić ewentualnych przyszłych pracowników w tej dziedzinie o owych wyjątkowych trudnościach, z którymi się spotkają.

W ogólności zaś ten nowy rozdział fizjologii jest zaiste pociągający czyniąc zadość dwóm zasadniczym tendencjom umysłu ludzkiego, którymi są dążenie do ogarniania wciąż nowych prawd, oraz bunt przeciw przeświadczeniu o mającej się jakoby gdzieś kończyć wiedzy. Tutaj góra niewiadomego będzie jeszcze długo nieskończenie większa od wyrwanych z niej strzępów poznane go.

WYKŁAD DWUDZIESTY TRZECI

Zastosowanie do człowieka danych doświadczalnych, otrzymanych na zwierzętach.

Jeżeli wiadomości, otrzymane z doświadczeń nad zwierzętami wyższymi, dotyczące czynności serca, żołądka i innych narządów, tak podobnych do ludzkich, można stosować do człowieka jedynie przy zachowaniu odpowiednich ostrożności, stale sprawdzając, czy rzeczywiście w obydwu wypadkach zachodzi podobieństwo w czynnościach tych narządów, to jakąż ogromną rezerwą należy zachować przy przenoszeniu dopiero co po raz pierwszy otrzymanych ścisłych wiadomości naukowo-przyrodniczych o wyższej działalności układu nerwowego zwierząt na wyższą działalność człowieka. Przecież właśnie ta działalność w sposób tak uderzająco jaszkrawy wyróżnia człowieka spośród innych zwierząt i stawia go tak niezmiernie wysoko ponad całym światem zwierzęcym. Byłoby wielką lekkomyślnością uważać pierwsze kroki fizjologii kory mózgowej (nauki, której jedynie program jest całkowicie opracowany, lecz, oczywiście, nie treść), za jakieś rozwiązanie olbrzymiego zadania, dotyczącego najwyższego mechanizmu natury ludzkiej. Dlatego też nadmierna schematyzacja w obecnym stadium pracy nad tym przedmiotem świadczyłaby niewątpliwie o ograniczeniu myślenia. Z drugiej jednak strony, nadzwyczaj uproszczone traktowanie przedmiotu ze strony nauki przyrodniczej nie powinno spotkać się obecnie z wrogim nastawieniem, co niestety nierzadko się zdarza. Nauka musi przystępować do opanowywania złożonego przedmiotu jedynie stopniowo i urywkowo, obejmując jednak w ten sposób coraz większe jego części. Będziemy przeto żywić nadzieję i czekać cierpliwie, aż ścisła i całkowita znajomość naszego najwyższego narządu — kory mózgowej — stanie się naszym istotnym dobytkiem i wraz z tym również główną podstawą trwałego szczęścia ludzkiego.

Po tym, co zostało przytoczone na wszystkich poprzednich wykładach, wątpię, czy można nie zgadzać się, że najbardziej ogólne podstawy wyższej działalności układu nerwowego, związanej z korą mózgową, są jedne i te same u zwierząt wyższych i u ludzi; dlatego też również elementarne zjawiska tej działalności powinny

być w obu tych wypadkach jednakowe i to zarówno w normie, jak i w stanach patologicznych. Co się tyczy stanów normalnych, to na nich zatrzymam się krótko, przytaczając tylko kilka przykładów, gdyż nie budzą one większych wątpliwości, natomiast głównie zajmę uwagę państwa wypadkami patologicznymi.

Oczywiście, nasze wychowanie, nauczanie, różnego rodzaju karność, wszelkie możliwe nawyki stanowią długie szeregi odruchów warunkowych. Któż nie wie, jak ustalone, nabyte połączenia pewnych warunków (tj. określonych bodźców) z naszymi czynnościami uparcie występują same przez się, często nawet mimo umyślnego przeciwstawienia im się z naszej strony? Dotyczy to w jednakowej mierze zarówno wykonywania tych lub innych czynności, jak i wyrobionego ich powstrzymywania, tj. zarówno dodatnich, jak i ujemnych odruchów. Dalej, wiadomo, jak trudno niekiedy wytworzyć potrzebne hamowanie czy to w wypadku, gdy chodzi o poszczególne zbyteczne ruchy w rozmaitych grach lub rękoczynach, czy też o całe czynności. Tak samo również wiemy od dawna z praktyki, iż wypełnianie trudnych zadań jest możliwe jedynie przez stopniowe i ostrożne ich pokonywanie. Wszyscy wiedzą, jak bardzo bodźce niezwykle powstrzymują i dezorganizują dobrze opanowaną zwykłą czynność i jak płaczą i utrudniają prawidłową kolejność ustalonego porządku ruchów, czynności i całego układu życia. Podobnie, jest rzeczą powszechnie znaną, iż słabe i jednostajne bodźce czynią ludzi apatycznymi i ospałymi, a niektórych wprost usypiają. Wszystkim też dobrze są znane różne wypadki częściowego czuwania przy zwykłym śnie, na przykład wypadek śpiącej matki przy chorym dziecku itd. itd. Wszystko to są fakty, z którymi spotykaliśmy się poprzednio na tych wykładach u naszych zwierząt.

Przechodzę do wypadków patologicznych.

Medycyna współczesna rozróżnia choroby nerwowe i psychiczne, nerwice i psychozy. Rozróżnienie to jednak jest oczywiście całkowicie względne. Ścisłej granicy między jednymi i drugimi nie potrafiłby nikt przeprowadzić dlatego po prostu, że granica taka nie istnieje. Jak można byłoby sobie wyobrazić zaburzenie psychiczne bez uszkodzenia tkanki mózgowej, jeżeli nie w znaczeniu strukturalnym, to czynnościowym? Rozróżnienie między chorobą psychiczną i nerwową opiera się bądź na różnym stopniu komplikacji, bądź na różnej subtelności zaburzenia funkcji nerwowej. Do tego wniosku skłaniają nas również doświadczenia nad naszymi zwierzętami. Dopóki mamy do czynienia ze zwierzętami, u których działalność nerwową zakłócają stosowane przez nas wpływy natury czynnościowej, niezwykłość warunków życiowych (proszę sobie

przypomnieć wypadek z powodzią), albo wreszcie niewielkie operacje kory mózgowej, dopóty mechanizm tych zakłóceń możemy wyjaśnić w sposób mniej lub bardziej wystarczający w terminach fizjologii układu nerwowego. Lecz gdy tylko zniszczyliśmy większe połacie kory mózgowej lub gdy uczyniła to rozrastająca się tkanka bliznowata, powstaje zawsze przed nami trudność przedstawienia sobie w sposób jasny i pełny mechanizmu występujących zaburzeń czynności nerwowej i musimy wówczas snuć przypuszczenia, których zgodność z rzeczywistością nie jest jeszcze stwierdzona. Oczywiście, sytuacja nasza w obu wypadkach jest różna dlatego, że zaburzenia w ostatnim wypadku są bardziej skomplikowane i obecna analiza fizjologiczna nie wystarcza jeszcze dla ich zrozumienia. Na pewno wielu lekarzy i psychologów patrząc na zwierzęta należące do jednej i drugiej kategorii, powiedziałyby o pierwszych, że są chore nerwowo, a ostatnie nazwałyby chorymi psychicznie. My zaś zrzekając się wkraczania w przypuszczalny świat wewnętrzny naszych psów powtórzylibyśmy jedynie, że mamy przed sobą zakłócenie czynności kory mózgowej — w pierwszym wypadku lżejsze i prostsze, w drugim — cięższe i bardziej skomplikowane.

Zestawmy obecnie różne zaburzenia nerwowe, występujące u naszych zwierząt, z zaburzeniami występującymi u ludzi.

Na psach zaznajomiliśmy się z dwoma warunkami, wywołującymi na drodze czynnościowej zaburzenia nerwowe. Są nimi: trudne spotkanie, konflikt procesów pobudzenia i hamowania oraz silne i niezwykle podniety. Czynniki te stanowią również zwykłe przyczyny nerwowych i psychicznych schorzeń ludzkich. Sytuacje życiowe, podniecające nas w najwyższym stopniu, np. w wypadku głębokiej zniewagi, wielkiego nieszczęścia itp. i zmuszające nas jednocześnie do opanowania, do zdławienia naturalnych na nie reakcji, często właśnie prowadzą do głębokiego i długotrwałego zakłócenia równowagi nerwowej i psychicznej. Z drugiej strony, ludzie wpadają często w chorobę nerwową lub psychiczną pod wpływem niezwykle niebezpieczeństw, które zagrażają im, czy też osobom dla nich drogim i bliskim, a nawet wskutek samej tylko obecności przy strasznych wydarzeniach, które ich samych bezpośrednio nie dotyczą. Przy tym daje się z reguły zauważyć, że te same okoliczności nie pozostawiają żadnych następstw u osób, nie posiadających, jak mówią, skłonności do zachorowania, tj. obdarzonych silnym układem nerwowym. Zupełnie to samo można było spostrzec u naszych psów. Mieliliśmy psy, u których jeden z najbardziej czynnych środków zakłócających równowagę nerwową, mianowicie bezpośrednia zmiana rytmu hamującego podrażnień mechanicznych pewnego miejsca skóry na rytm pobudzający, mimo

codziennego powtarzania tego zabiegu w ciągu długiego okresu czasu, absolutnie nie wywierał szkodliwego wpływu na zwierzę. U innych zaburzenie nerwowe pojawiało się dopiero po wielokrotnym powtórzeniu. Były zaś psy, u których chorobliwy stan nerwowy występował już po jednorazowym zastosowaniu powyższego zabiegu. Tak samo również, jak już wspominaliśmy wyżej, niezwykła powódź wywołała chorobę, prawdopodobnie analogiczną do wstrząsu pourazowego u ludzi, tylko u niewielu psów, mianowicie u tych, które łatwo ulegają hamowaniu.

Następnie, jak już mówiliśmy poprzednio, dopiero co wspomniany zabieg wywołuje różne postacie schorzeń w zależności od różnych typów układu nerwowego: u psów obdarzonych silniejszym układem nerwowym zaburzenie charakteryzuje się przewagą procesu pobudzenia, u psów posiadających słabszy układ nerwowy — przewagą procesu hamowania. O ile można sądzić na podstawie zwykłych obserwacji, to wydaje mi się, że tym dwom odmianom zaburzeń czynności nerwowej u zwierząt odpowiadają dwie postacie nerwic ludzkich, mianowicie, neurastenia i histeria, przy czym pierwszą należałoby określić jako przewagę procesu pobudzenia i słabość hamowania, a drugą, odwrotnie, jako przewagę hamowania i słabość procesu pobudzenia. Istnieją praktyczne podstawy, aby uznać neurasteników, przynajmniej niektórych, za ludzi silnych, zdolnych nawet do bardzo dużej pracy; histerycy zaś są to przedstawiciele typu nie przystosowanego do życia, ułomnego. Że neurastenicy mają również okresy bezsilności i niezdolności życiowej — jest to zrozumiałe, ponieważ kiedy indziej są oni przez długi czas pobudliwi i produkcyjni: rozrzutność nerwowa musi być przecież skompensowana. Można by było powiedzieć, że we wzajemnej zmianie pracy i odpoczynku wykazują oni inną, mianowicie dłuższą od zwykłej okresowość i dlatego okresy pobudzenia i hamowania są u nich w porównaniu ze zwykłymi, zrównoważonymi ludźmi tak wybitnie zaznaczone. To, że również i u histeryków występują stany pobudzenia, nie przemawia oczywiście ani trochę za siłą ich układu nerwowego. Pobudzenie to jest bezcelowe, bezowocne, że tak powiem, zupełnie mechaniczne. W naszym materiale obserwacyjnym na psach znajdują się, jak mi się wydaje, pewne dane, wskazujące na pochodzenie i charakter tego pobudzenia. Mieliśmy psa (opisanego przez d-ra F r o ł o w a) typu niezmiernie łatwo ulegającego hamowaniu; mówiąc językiem potocznym, było to stworzenie tchórzliwe i pokorne. Pies ten służył do doświadczeń nad wydzielaniem żółdkowym i musiał po wiele godzin wystawać na stojaku. Można było przy tym zauważyć, że nigdy wówczas nie spał, lecz utrzymując

rześką pozycję stał zadziwiająco spokojnie, prawie bez ruchu, zrzadka tylko, ostrożnie przestępując z nogi na nogę. Nie było to jednak osłupienie. Na zawołanie reagował. Lecz w chwili zdejmowania ze stojaka, gdy zaczynało uwalniać go z opasek, wpadał w stan zupełnie nieprawdopodobnego podniecenia: piszczał i wyrwał się w sposób niezwykle silny tak, że o mało nie przewracał stojaka. Podniecenia tego nie można było niczym usunąć, ani głośnymi okrzykami, ani razami, pies zmieniał się zupełnie nie do poznania. Kilka minut przechadzki po dziedzińcu — i pies wracał do poprzedniego stanu: sam wchodził do pokoju doświadczalnego, wskakiwał na stojak i znów stał nieruchomo. Odruchy defekacyjne w opisanym zjawisku nie odgrywały istotnej roli. Fakt podobny obserwowano niekiedy i u innych psów, lecz nigdy nie przejawiał się on w tak jaskrawej formie. Najprościej jest rozumieć go jako krótkotrwałą indukcję dodatnią, wyładowanie się pobudzenia po długotrwałym i silnym hamowaniu. Lecz możliwe, że wchodzi tu również w rachubę inna przyczyna, która wystąpiła wyraźnie u innego psa (opisanego przez d-ra Podkopaiewa). Jest to zwierzę spokojne, zrównoważone, mało ruchliwe, na stojak nigdy samo nie wskazuje, na stojaku zachowuje się nieruchomo, lecz bynajmniej nie śpi, dodatnie i ujemne odruchy warunkowe są stałe i ściśle. U zwierzęcia tego od podudzia wzdłuż całego tułowia aż do nadgarstka po jednej stronie ciała rozmieszczono szereg przyrządów do mechanicznego drażnienia skóry. Z podrażnienia podudzia zrobiono dodatni pokarmowy bodziec warunkowy, z drażnienia wszystkich pozostałych miejsc — bodźce ujemne. Ostatnie wytworzyły się szybko i były stałe. Pies w czasie działania wszystkich podnieć skórnych pozostawał spokojny, brak było nawet ruchowej reakcji pokarmowej; pokarm zjadał bez pośpiechu. Odruchy ujemne zaczęto wyrabiać od nadgarstka, jako od punktu najbardziej oddalonego od miejsca odruchu dodatniego. Taki stan rzeczy trwał w ciągu jakiegoś czasu. Następnie, nieoczekiwanie podrażnieniu nadgarstka zaczęła towarzyszyć reakcja ruchowa w postaci nagłego podrywania drażnionej kończyny. Niekiedy podrywanie to występowało w rytmie podrażnień mechanicznych. Wkrótce takie same reakcje miejscowe zaczęły się pojawiać na pozostałych miejscach hamujących coraz bliżej miejsca podnieć dodatniej; prócz tego opisana reakcja ruchowa stawała się coraz rozleglejsza, występując w postaci przestępowania z jednej kończyny na drugą. Głowa i szyja pozostawały nieruchome nie biorąc, że tak powiem, udziału w tym, co się działo w tylnej części tułowia. Wydzielania śliny przy tym nie było. Gdy drażnienie punktu znajdującego się najbliżej punktu dodatniego —

na udzie — przerobiono na bodziec dodatni, występująca na nie reakcja ruchowa znikła całkowicie. To samo nastąpiło również z reakcją na podrażnienie innych miejsc, gdy przekształcono je na dodatnie, z wyjątkiem dwóch miejsc najbardziej oddalonych, które przy drażnieniu, jednocześnie z całkowitym efektem wydzielnicznym, nadal ujawniały, wprawdzie w osłabionej postaci, miejscową reakcję obronną. Przebieg opisywanego zjawiska (nie od początku doświadczeń z bodźcem skórnym, lecz dopiero po wyrobieniu bodźców różniczkowych) i jego miejscowy charakter dają podstawę do wniosku, że są to odruchy rdzeniowe, które pojawiły się dzięki czynnościowemu wyłączeniu części korowego analizatora skórniego. To samo można było by przyjąć w niektórych wypadkach i u osobników histerycznych przy ich korowych hamowaniach.

Posiadamy w naszym materiale również i inne wypadki, które odpowiadają w mniejszym lub większym stopniu znanym stanom patologicznym układu nerwowego u ludzi. Proszę sobie przypomnieć psa (d-ra R i k m a n a), który został wprowadzony w taki stan, że nie znosił zupełnie bodźców warunkowych, jeżeli były nimi czynniki silne pod względem fizycznym, i wpadał pod ich wpływem natychmiast w stan zahamowania; działalność odruchowo-warunkowa tego psa mogła się odbywać i trwać jedynie przy stosowaniu bodźców słabych. Sądzę, że nie należy uważać za sztuczną analogię (dotyczącą, oczywiście, jedynie mechanizmu występujących zjawisk), jaka daje się przeprowadzić pomiędzy tym wypadkiem, a wypadkami długotrwałego, wieloletniego snu u ludzi, z których jeden (dotyczący młodej dziewczyny) został opisany przez Pierre Janeta, inny zaś (u dorosłego mężczyzny) był obserwowany w jednym ze szpitali petersburskich. Chodziło tu o pacjentów, którzy, jak się zdawało, byli pogrążeni w stały sen. Nie wykonywali żadnych ruchów, nic nie mówili, trzeba było ich sztucznie karmić i utrzymywać w czystości. Tylko w nocy, gdy uspakajało się życie dzienne z jego różnorodnymi i silnymi podnieťami, pojawiała się dla nich niekiedy możliwość pewnej czynności. Pacjentka Pierre Janeta czasami w nocy jadła, a nawet pisała. O petersburskim chorym również mówiono że zrzadka po nocy wstawał, Gdy chory ten prawie po 20-letnim śnie zaczął, w 60-ym roku życia, przychodzić do normalnego stanu i mógł już mówić, oznajmił, że często i dawniej zarówno słyssał, jak i widział, co zachodziło wokoło niego, lecz nie miał siły wykonać jakiegokolwiek ruchu lub odezwać się. W obu tych wypadkach mieliśmy wyraźnie do czynienia ze znacznego stopnia osłabieniem układu nerwowego, a zwa-

szcza kory mózgowej, którą silne podniety zewnętrzne szybko wprawiły w stan trwałego hamowania, w sen.

Na psie, o którym wyżej mówiłem, zaznajomiliśmy się również z innym jeszcze objawem patologicznym czynności nerwowej, spotykany, jak mi się zdaje, dość często w kazuistyce neuropatologicznej u ludzi. Pies ten miał chroniczne uszkodzenie czynnościowe określonego miejsca analizatora słuchowego w korze, polegające na tym, że pobudzenie tego miejsca przez odpowiedni bodziec wywoływało następnie stan hamowania w całej korze mózgowej. Ilekroć u ludzi spotyka się wypadki chorobowego stanu nerwowego, w którym normalna jako tako działalność utrzymuje się tylko dopóty, dopóki nie zostaną poruszone choćby nawet bardzo nieznaczne składniki (w postaci np. odpowiedniego słowa) pewnych silnych i złożonych bodźców, które pierwotnie wywołały schorzenie nerwowe.

Wreszcie należy tutaj przypomnieć wypadek przytoczony na 19-ym wykładzie, dotyczący jednego z naszych psów, który ulegał okresowym iluzjom. Zależały one najprawdopodobniej od skomplikowania zewnętrznego podrażnienia kory przez podrażnienie wewnętrzne, powodowane przez działanie rozrastającej się blizny. W ten sam sposób mogą być pojmowane również pewne wypadki iluzji u ludzi przy tych lub innych wewnętrznych podrażnieniach kory.

To wszystko, jeżeli chodzi o zakres patologii. Również, jeśli chodzi o leczenie zaburzeń nerwowych, to zarówno u ludzi, jak i u naszych zwierząt doświadczalnych dają się zauważyć daleko idące podobieństwa, jeżeli pominąć nawet identyczne działanie w obu wypadkach środków farmakologicznych. Jak już komunikowaliśmy poprzednio, odpoczynek i w ogóle przerwa w doświadczeniach często sprzyjały powrotowi do normy. Udaje się przy tym zaobserwować niektóre szczegóły, z których jeden uważam za stosowne tutaj przytoczyć. Jeden z naszych psów na skutek konfliktu procesów hamowania i pobudzenia został wprawiony w stan niezwykłego podniecenia (doświadczenia dr P i e t r o w e j). Wszystkie postacie hamowania wewnętrznego uległy zakłóceniu, tj. wszystkie jego ujemne odruchy warunkowe przekształciły się w dodatnie. Przy wszystkich bodźcach warunkowych, zarówno tych, które były poprzednio dodatnie, jak i tych, które były ujemne, pies zaczynał dyszeć, co stanowi zazwyczaj objaw silnego podniecenia. Zaprzymanie stosowania odruchów ujemnych nie zmieniło stanu rzeczy. Dyszenie utrzymywało się i dodatnie odruchy były nadal zwiększone w porównaniu z normą. Wówczas postanowiono stosować tylko słabe pod względem fizycznym dodatnie bodźce warunkowe, tj.

światłne i dotykowe, nie stosując bodźców dźwiękowych, jako zwyczaj w naszych doświadczeniach fizycznie silniejszych. Dodatni skutek zaznaczył się natychmiast. Pies przestał dyszeć. Wielkość efektu wydzielniczego wróciła do normy. Po pewnym czasie można było stopniowo wprowadzić również i silne bodźce dodatnie nie naruszając wyniku leczenia. Co więcej, po upływie jeszcze kilku dni i skórny bodziec różniczkowy (różniący się miejscem od bodźca dodatniego), stanowiący stosunkowo łatwą postać hamowania wewnętrznego, okazał się zahamowany i nie wywołał podniecenia zwierzęcia. Niestety doświadczenie na tym zostało przerwane ze względu na okoliczności uboczne. Jest to ciekawy wypadek, pokazujący, jak zmniejszenie ilości energii zewnętrznej, dochodzącej do kory mózgowej pod postacią bodźców warunkowych, doprowadziło do obniżenia się chorobliwie wzmożonego dodatniego napięcia kory. Oczywiście, ludzka terapia schorzeń nerwowych szeroko stosuje pod postacią różnorodnych przepisów życiowych ograniczanie bodźców zewnętrznych, trafiających do chorobliwie pobudzonej kory.

Pozwolę sobie przytoczyć tutaj szczegółowo jeszcze jeden nasz wypadek, który wydaje mi się bardzo pouczającym z punktu widzenia terapii. Wypadek ten dotyczy psa, który posiadał zupełnie niezwykłą, wyraźnie nienormalną reakcję na mechaniczne drażnienie skóry, reakcję, noszącą charakter jakiegoś silnego pobudzenia kory mózgowej (obserwacje i doświadczenia d-ra P r o r o k o w a). Przy zwykłym naszym mechanicznym drażnieniu skóry pies natychmiast zaczynał kręcić tylną częścią tułowia, przestępował z nogi na nogę, zarzucał jakoś dziwacznie głowę ku górze, skowyczał i niekiedy ziewał. Po podaniu pokarmu, w czasie jedzenia reakcja ta ustawała. Wbrew temu, co można było oczekiwać, owa swoista reakcja zupełnie nie przeszkodziła wytworzeniu się odruchu warunkowego na drażnienie skóry, jak to się zwykle dzieje u innych psów pod wpływem miejscowych odruchów ruchowych (takich jak cofanie odpowiedniej kończyny lub lokalne drżenie *platysma myoides* pod miejscem drażnienia). Tutaj, na odwrót, skórny odruch warunkowy wytworzył się szybko i, co jest już zupełnie wyjątkowe, był on pod względem efektu wydzielniczego w ogromnej większości wypadków większy, niż przy najsilniejszych bodźcach dźwiękowych. Również i ruchowa reakcja pokarmowa, która poczynając od połowy okresu izolowanego skórnej podniety warunkowej zazwyczaj pojawiała się zamiast opisanej reakcji swoistej, była wyraźnie wzmożona w porównaniu z tą, jaka występowała przy innych bodźcach. Trwające zwykle jeszcze przez pewien czas po przerwaniu jedzenia pokarmowe pobudzenie zwierzęcia było wówczas również

silniejsze i bardziej długotrwałe. Prócz tego w ciągu doświadczeń, w których stosowano podniecie skórą, pies stał się w ogóle bardzo pobudliwy. Na najmniejszy dźwięk pochodzący z poza drzwi, za którymi znajdował się eksperymentator, pies reagował zespołem tych niezwykłych ruchów. Ze wszystkiego tego nasuwał się wniosek, że podniecie skórą wywoływała u tego psa silne rozlane pobudzenie kory mózgowej. Co to było za pobudzenie, pozostało dla nas niewyjaśnione. Przeciwnie płciowej jego naturze przemawiał brak erekcji. Zatrzymaliśmy się na przypuszczeniu, że jest to coś w rodzaju reakcji na łechtanie. W każdym bądź razie, było to zjawisko nerwowe niezwykle, nienormalne i postawiliśmy sobie za zadanie, aby je usunąć. W tym celu zastosowaliśmy metodę rozwijania hamowania wewnętrznego przez wytwarzanie różniczkowania na drażnienie różnych miejsc skóry. Drażnienie w okolicy ramienia z początku dało, na zasadzie początkowej generalizacji bodźca warunkowego, zarówno ową swoistą reakcję, jak i zwykłą warunkową. Lecz przy powtarzaniu tego drażnienia bez podawania pokarmu wkrótce znikła podstawowa reakcja pokarmowa tak ruchowa, jak i wydzielnicza (przy 8-ym powtórzeniu), a następnie (przy 40-ym powtórzeniu) również owa swoista reakcja ruchowa. Na udzie natomiast drażnienie dawało poprzedni obraz reakcji ruchowych — swoistej i pokarmowej, które nawzajem się zastępowały. Następnie dodano drażnienie skóry w miejscu bardziej zbliżonym do uda, na boku, które również uległo odróżnicowaniu. Powtórzyło się zupełnie to samo, co miało miejsce przy drażnieniu okolicy ramienia, lecz swoista reakcja na udzie pozostawała nadal i nie zmniejszała się. W końcu wyrobiono różniczkowanie na tylnej łapie. Tym razem swoista reakcja występująca przy drażnieniu uda zaczyna słabnąć i w końcu znika całkowicie. W ten sposób wytworzenie rozległego hamowania w korowym zakończeniu analizatora skórnoego usunęło uboczny, specyficzny odruch skórny, osłabiając zarazem i czyniąc normalnym pierwotnie nadmiernie wzmożony skórny pokarmowy odruch warunkowy. Wypadek ten, jak i pewne inne obserwacje, poddał nam myśl stosowania metody stopniowego rozwijania hamowania w korze, w celu przywracania w tym narządzie, zakłóconej poprzednio, równowagi. Metodę tę stosujemy obecnie na psie, który (jak o tym mówiliśmy na 18-ym wykładzie) posiada ściśle zlokalizowany punkt chorobowy w analizatorze dźwiękowym. Ponieważ punkt ten jest specjalnie związany z uderzeniami metronomu, przeto w stosunku do innych podnieć dźwiękowych, działających na zdrowe punkty analizatora, wytwarzamy hamowanie różniczkowe licząc, że promieniowanie tego procesu na chory punkt metronomu być może podziała nań dodatnio przywracając mu normalną pobudliwość

i czynność. Doświadczenia te są w toku. Nie wiem, czy coś podobnego stosuje się w terapii nerwowej u ludzi, jeśli nie liczyć różnych zabiegów uspokajających w postaci gorących kąpeli itp.

Obecnie zajmę uwagę Państwa takimi stanami działalności nerwowej naszych psów, o charakterze częściowo normalnym, częściowo patologicznym, które, gdyby je przenieść na człowieka, należałoby nazwać psychicznymi. Chodzi mi tu o fazy hipnotyczne, przejściowe pomiędzy stanem czuwania i snem, oraz o bierny odruch obronny.

Widzieliśmy na 16-ym wykładzie, że przejście zwierzęcia ze stanu czuwania w stan snu zależy od rozwijania się w mózgu procesu hamowania, zaczynającego się w korze pod wpływem określonych podniet i wykazującego różne stopnie rozległości i nasilenia w rozmaitych fazach zbliżającego się stanu sennego. Nie sądzę, by można było obecnie wątpić, że ilość faktów otrzymanych na zwierzętach jest dostateczna, aby zrozumieć z punktu widzenia fizjologicznego podstawowe zjawiska hipnotyzmu ludzkiego.

Przede wszystkim powstaje zagadnienie, dotyczące warunków, które wywołują stany hipnotyczne. U zwierząt, jak to już wiemy, stany te powstają bądź stopniowo — pod wpływem słabych lub niezbyt silnych podniet, działających jednostajnie, w ciągu dłuższego czasu (zjawisko zwykle w naszych doświadczeniach) bądź też nagle — pod wpływem silnych podniet (zjawisko dawnego hipnotyzmu zwierzęcego). Przy tym bodźce działające bezpośrednio, zarówno słabe, jak i silne, mogą być sygnalizowane przez inne podniety, występujące w stosunku do pierwszych w roli bodźców warunkowych. Proszę sobie przypomnieć specjalny sposób wytwarzania ujemnych odruchów warunkowych, opisany na końcu 6-go wykładu (doświadczenia d-ra Folborta), gdy bodźce obojętne, powtórzone kilka razy jednocześnie z uprzednio wyrobionymi bodźcami hamującymi, również stawały się hamulcami. Postępowanie przy hipnotyzowaniu ludzi całkowicie odtwarza warunki opisane u zwierząt. Dawny klasyczny sposób hipnotyzowania polega na tzw. passach, tj. słabych, jednostajnie powtarzających się podrażnieniach skóry, podobnie jak w naszych doświadczeniach. Obecnie stale stosowany sposób — to powtarzające się słowa (do tego wypowiedziane w jednostajnym, minorowym tonie), opisujące czynności fizjologiczne wykonywane w czasie zasypiania. Słowa te są oczywiście bodźcami warunkowymi, które wywołują stan senny, gdyż są u nas wszystkich ściśle z tym stanem związane. Na tej podstawie wszystko to, co dawniej łączyło się kilkakrotnie ze stanem sennym, posiada działanie hipnotyzujące. Występujące zjawiska są analogiczne do łańcuchowych odruchów ujemnych (d-ra Folborta),

podobnych do dodatnich łańcuchowych odruchów warunkowych, tj. do odruchów wyższych rzędów opisanych na trzecim wykładzie. Wreszcie hipnotyzowanie osób histerycznych osiąga się według Charcota przy pomocy silnych, nieoczekiwanych bodźców tak, jak przy dawnym sposobie hipnotyzowania zwierząt. Oczywiście, mogą tu również działać i bodźce słabe pod względem fizycznym, które sygnalizują bodźce silne, tj. takie, które dzięki skojarzeniu ich w czasie z tymi ostatnimi są w stosunku do nich bodźcami warunkowymi. Zarówno u zwierząt, jak i u ludzi, większość zabiegów hipnotyzujących tym prędzej i pewniej prowadzi do celu, im częściej się je stosuje.

Jednym z pierwszych przejawów hipnozy jest utrata przez człowieka ruchów dowolnych i katalepsja, tj. utrzymywanie części ciała w położeniu nadanym im przez siłę zewnętrzną. Oczywiście jest to skutek izolowanego hamowania analizatora ruchowego (korowej sfery ruchowej), hamowania, nie opuszczającego się na ośrodki ruchowe położone poniżej kory mózgowej. Jednocześnie inne części kory mogą funkcjonować prawidłowo. Zahipnotyzowany może rozumieć, co się do niego mówi, może dowiedzieć się od nas, jaką cudacką postać nadaliśmy mu, może chcieć ją zmienić, a jednak nie być w stanie tego uczynić. Podobne zjawiska udaje się zaobserwować w stanie hipnotycznym u zwierząt. Na wykładzie o stanach hipnotycznych wspominałem, jak niektóre psy zachowują całkowicie aktywną postawę, lecz tracą zupełnie wszystkie odruchy warunkowe. Jest to wypadek zahamowania całego obszaru kory mózgowej, bez przejścia hamowania poniżej kory. Inne psy reagują wydzielaniem śliny na wszystkie bodźce warunkowe, lecz pokarmu nie przyjmują. Jest to wypadek zahamowania jedynie analizatora ruchowego. Wreszcie u zwierząt zahipnotyzowanych według dawnego sposobu tułów i kończyny pozostają nieruchome, a oczy często śledzą za tym, co się wokół nich dzieje; zwierzęta te mogą niekiedy nawet spożywać podawane im jedzenie. Będzie to wypadek jeszcze bardziej ograniczony hamowania, w którym, oprócz całego pozostałego obszaru kory mózgowej, również i analizator ruchowy nie jest zahamowany całkowicie. Oczywiście, rozumie się samo przez się, że przy całkowitym zahamowaniu tego analizatora zarówno u zwierząt, jak i u ludzi, mogą wystąpić miejscowe odruchy toniczne na odpowiednie podniety zewnętrzne.

Co się tyczy bardziej złożonych postaci stanu hipnotycznego, to jest zupełnie zrozumiałe, że przeprowadzanie ścisłej analogii pomiędzy zwierzętami a człowiekiem staje się trudne, a nawet obecnie z kilku powodów niemożliwe. Być może, nie uchwyciliśmy jeszcze wszystkich faz stanu hipnotycznego, zwłaszcza, jeżeli cho-

dzi o stopnie jego nasilenia, poza tym zaś, jak na to wskazywałem poprzednio, nie wiemy na pewno, jaka jest kolejność faz i sposób ich wzajemnego zastępowania się. Nie są nam zapewne znane wszystkie formy, w jakich stan hipnotyczny przejawia się u zwierząt, ponieważ nie obserwujemy zwierząt w ich życiu indywidualnym i zbiorowym, a tylko w zwężonych okolicznościach doświadczenia laboratoryjnego, tj. jakby w oderwaniu od ich całkowitego zachowania. Nie potrafimy przeto jeszcze odpowiednio modyfikować doświadczeń, a być może, niekiedy nie orientujemy się, jak należy prawidłowo notować i tłumaczyć wszystkie odnoszące się tutaj zjawiska. U człowieka zaś zaznajomiliśmy się z nimi w bardziej różnorodnych warunkach życia, wywołujemy je i badamy, posługując się olbrzymią sygnalizacją mowy. Poza tym trzeba też pamiętać, że zachowanie się człowieka jest bez porównania bardziej skomplikowane od zachowania się zwierząt i że wobec tego zwierzęta mogą w ogóle nie wykazywać pewnych form i przejawów stanu hipnotycznego. Dlatego też, rozpatrując stany hipnotyczne, występujące u człowieka, należy korzystać z elementarnych danych, otrzymanych na zwierzętach jedynie w celu pewnych próbnych wyjaśnień z punktu widzenia fizjologicznego różnych przejawów hipnotyzmu ludzkiego.

Zastanówmy się nad automatyzmem ludzi zahipnotyzowanych, który polega na tym, że wykonywują oni wszystko to, co robi przed nimi hipnotyzer, lub na tym, że prawidłowo wypełniają ruchy (chodzą) po skomplikowanej, poplątanej i trudnej drodze. Oczywiście w tym wypadku części kory mózgowej znajdują się w pewnym stanie zahamowania, które uniemożliwia normalną, skomplikowaną działalność tego narządu, kierowaną przez nowe, lub choćby i stare, lecz występujące stale w nowych kombinacjach bodźce danej chwili. Zahamowanie to jednak nie tylko, że nie narusza, ale przeciwnie, wzmacnia jeszcze dawne, trwałe i dobrze wyrobione połączenia danych podniet z określonymi czynnościami i ruchami, połączenia, niezależne od wpływów nowych, skomplikowanych czynników. W ten sposób w jaskrawej postaci występuje w hipnozie odruch naśladownictwa, przy pomocy którego w dzieciństwie u wszystkich nas urabia się i wytwarza skomplikowane indywidualne i społeczne zachowanie. Tak samo również szeregi przedmiotów obdarzonych pewnymi cechami, wywołujących poprzednio wielokrotnie odpowiednie ruchy i czynności, drażniąc kolejno dane analizatory znajdującego się w określonym stadium hipnozy człowieka, kierują nim bezbłędnie i stereotypowo ku oznaczonemu celowi. Czyż nie jest rzeczą zwykłą, że zaabsorbowani głównie jakąś czynnością lub myślą możemy jednocześnie spełniać

inną czynność, do której bardzo dobrze przywykliśmy, tj. możemy również wykonywać pracę przy pomocy tych części kory, które znajdują się w częściowym stanie hamowania zewnętrznego, spowodowanego przez to, iż punkt kory związany z naszą główną czynnością, znajduje się wówczas w stanie silnego pobudzenia. Ze powyższy pogląd odpowiada rzeczywistości, upewniam się teraz stale przez obserwację samego siebie w związku ze starczym upadkiem reaktywności mózgu (pogarszająca się pamięć zdarzeń obecnych). Coraz to bardziej tracę zdolność wykonywania sprawnie jakiegś czynności w czasie, gdy jestem zajęty inną. Widocznie, skoncentrowane podrażnienie określonego punktu przy ogólnie zmniejszonej pobudliwości kory mózgowej indukuje tak silne hamowanie w pozostałych jej częściach, że bodźce warunkowe starych, mocno utrwalonych odruchów znajdują się poniżej progu pobudliwości.

Być może, udałoby się przeprowadzić analogię pomiędzy opisanym stanem osobników zahipnotyzowanych, a tym stadium hipnotycznym psów, które nazywamy narkotycznym, kiedy silne i stare odruchy istnieją nadal, a słabe i świeże zanikają.

Wśród zjawisk hipnotycznych u człowieka, ze względów zupełnie zrozumiałych, zwraca na siebie szczególną uwagę tak zwana sugestia. Jak ją należy wytłumaczyć fizjologicznie? Oczywiście słowo jest dla człowieka takim samym realnym bodźcem warunkowym, jak i wszystkie pozostałe bodźce wspólne ludziom i zwierzętom, lecz jednocześnie jest ono dlań tak wszechogarniające, jak żaden inny bodziec, i nie może się pod tym względem zupełnie porównać ani jakościowo, ani ilościowo z bodźcami warunkowymi zwierząt. Słowo, dzięki całemu ubiegłemu życiu dorosłego człowieka, jest związane ze wszystkimi zewnętrznymi i wewnętrznymi podniętami, dochodzącymi do kory mózgowej, sygnalizuje je wszystkie i zastępuje i dlatego może wywoływać wszystkie te czynności, reakcje organizmu, które są wywoływane przez te podniety. W ten sposób sugestia jest najbardziej uproszczonym i typowym odruchem warunkowym człowieka. Słowo tego, kto zaczyna hipnotyzować danego osobnika, przy pewnym nasileniu rozwijającego się w korze mózgowej hamowania, koncentrując pobudzenie na zasadzie ogólnego prawa na określonym wąskim obszarze, jednocześnie wywołuje z natury rzeczy głębokie hamowanie zewnętrzne (jak w dopiero co przytoczonym moim własnym wypadku) w całej pozostałej korze i tym samym wyklucza jakikolwiek współzawodniczący wpływ wszystkich innych podnietałnych oraz śladów bodźców dawnych. Stąd pochodzi wielka, prawie nieodparta siła sugestii, jako bodźca, w czasie hipnozy oraz po jej ustąpieniu. Również potem, po ustąpieniu hipnozy słowo

utrzymuje swoje działanie, pozostając niezależne od innych bodźców, niewrażliwe na nie, ponieważ w chwili pierwotnego zadziaania nim na korę nie było z nimi w żadnym związku. Ze względu na wszechogarniające własności słowa jest zrozumiałe, że przy pomocy sugestii można wywołać u hipnotyzowanego człowieka tak wiele różnorodnych czynności skierowanych zarówno ku światu zewnętrznemu, jak i wewnętrznemu człowieka. Można by się dziwić, skąd pochodzi taka siła sugestii w porównaniu z widzeniami sennymi, które zazwyczaj ulegają zapomnieniu i tylko w rzadkich wypadkach posiadają jakieś znaczenie życiowe. Lecz marzenie senne jest śladem podniet po większej części dawno już minionych, a sugestia jest skutkiem podniet aktualnych. Następnie, hipnoza stanowi słabszy stopień hamowania, niż sen, przeto siła pobudzająca sugestii jest o wiele większa od marzenia sennego. Wreszcie zaś, sugestia jest podnietą krótką, izolowaną i całościową, a więc przez to i silną; marzenie senne stanowi łańcuch różnorodnych i sprzecznych śladów najrozmaitszych pobudeń. Fakt, że zahipnotyzowanemu można wmówić coś sprzecznego z rzeczywistością i wywołać reakcję wprost przeciwną tej, jaka powinna pojawić się na podniety rzeczywiście istniejące, że można mu zasugerować słodki smak, zamiast gorzkiego, niezwykłą podnietę wzrokową zamiast najbardziej zwykłej itd., można by wytłumaczyć (nie wpadając przy tym w sztuczność), jako fazę paradoksalną stanu układu nerwowego, kiedy podniety słabe dają większy efekt pobudzający, niż silne. Podnietą realną, pochodzącą np. od substancji gorzkiej, trafiając wprost do odpowiedniej komórki nerwowej jest według wszelkiego prawdopodobieństwa silniejsza od podniety wywołanej przez słowo „gorzki”, która do właściwej komórki odpowiadającej realnej podniecie dociera poprzez komórki dźwiękowe. Wnosimy to stąd, że bodziec warunkowy pierwszego rzędu jest zawsze silniejszy od bodźca warunkowego drugiego rzędu. Faza paradoksalna posiada, być może, o wiele szersze znaczenie, niż to, o którym dotychczas mówiliśmy. Można sobie wyobrazić, że przejawia się ona i u takich ludzi normalnych, którzy więcej ulegają wpływowi słów, niż faktom otaczającej rzeczywistości.

Jest rzeczą możliwą, że nauczymy się kiedyś wpływać sugestią również na zwierzęta w czasie stanu hipnotycznego.

Fakt, że pewne fazy stanu hipnotycznego u ludzi pozostają w mniejszym lub większym stopniu stacjonarnymi, powtarza się i u psów. Podobnie też, zarówno u ludzi, jak i u zwierząt, w określonych warunkach zewnętrznych stany hipnotyczne po krótszym lub dłuższym czasie (co zależy od osobniczych właściwości układu nerwowego) przechodzą w sen całkowity.

W pewnym związku ze stanem hipnotycznym pozostaje bierny odruch obronny. Jak już mówiliśmy poprzednio, istnieje podstawa, aby dawną postać hipnozy zwierząt rozpatrywać jako bierny odruch obronny, polegający na różnego stopnia obezwładnieniu zwierzęcia drogą zahamowania (rozwijającego się przede wszystkim w korze mózgowej) działalności mięśni szkieletowych, przy spotkaniu z niezwykłymi lub silnymi bodźcami zewnętrznymi. Odruch ten wielokrotnie pojawiał się u naszych zwierząt doświadczalnych w rozmaitym natężeniu i w nieco różnych postaciach, zachowując jednak stale swój zasadniczy hamujący charakter. Odmiany jego polegały zarówno na większym lub mniejszym ograniczeniu ruchów zwierzęcia, jak i na osłabieniu i zniknięciu jego odruchów warunkowych. Bierny odruch obronny zazwyczaj pojawiał się pod wpływem niezwyklej i silnej podniecy zewnętrznej. Lecz niezwykłość i siła podniecy zewnętrznych są to oczywiście wielkości bardzo względne. Miernikiem niezwykłości są wpływy, których zwierzę doświadczało poprzednio, a siła działania podniecy zewnętrznej zależy od stanu danego układu nerwowego: od jego właściwości wrodzonych, od jego zdrowia lub choroby, wreszcie od różnych stadiów jego zdrowego bytowania. Wszystko to widzieliśmy na naszych psach. Psy pokazywane dawniej wielokrotnie licznemu audytorium zachowywały się przed nim w końcu zupełnie normalnie, te zaś, które po raz pierwszy się tam znalazły, wpadały w stan silnego zahamowania. Opisany poprzednio, wyjątkowy pies „mądrala” odnosił się do najmniejszych wahań środowiska jako do bodźców silnych i był przez nie w wysokim stopniu hamowany. Niektóre psy, które uległy wpływowi niezwyklej powodzi i które widocznie wpadły w chroniczny stan chorobowy, były hamowane przez silne bodźce warunkowe, które poprzednio takiego działania nie posiadały. Wreszcie niektóre psy wykazują taką skłonność do hamowania jedynie przy pewnym nasileniu stanu hipnotycznego. Ostatni wypadek wywiera na obserwatora niezwykle wrażenie. Mamy psa, który w warunkach naszych doświadczeń pozostawał zawsze rześki, szybko i żarłocznie zjadał podawany mu po bodźcach warunkowych pokarm. Przy pomocy częstego i ciągłego stosowania słabych bodźców warunkowych wprowadziliśmy go w okolicznościach doświadczenia w pewne stadium trwałego stanu hipnotycznego; pies stał się mało ruchliwy. I oto pojawia się następujący stan rzeczy. Stosujemy silne bodźce warunkowe; pies parokrotnie zwraca się do miejsca, skąd podaje się pokarm, następnie nagle odwraca się w bok i pokarmu nie rusza. Każdy, kto patrzy na psa, niewątpliwie powie, że pies się czegoś boi. Puszcza my w ruch słaby bo-

dziec warunkowy — pies natychmiast podchodzi do miski i spokojnie zjada podany pokarm. Gdy rozproszymy, usuniemy stan hipnotyczny, wówczas wszystkie bodźce warunkowe zaczynają dawać normalne efekty. Jest oczywiste, że w owym specjalnym stanie zwierzęcia bodźce, będące poprzednio zwykłymi, działają jako bardzo silne i wywołują odruch hamujący. Na odwrót zaś, u naszego wyjątkowo podatnego na hamowanie psa, „mądrali”, gdy tylko przy pomocy pewnych zabiegów udało się nam nieco podnieść tonus pobudliwości kory mózgowej, natychmiast można było zaobserwować osłabienie jego biernego odruchu obronnego, który w przeciwnym razie występował prawie bez przerwy.

We wszystkich dopiero co przytoczonych wypadkach rzucają się w oczy charakterystyczne bierne pozycje obronne, jakie zwierzę przybiera. Gdy obserwuje się wszystkie te doświadczenia, nasuwa się natarczywie wniosek — i wniosek ten przynajmniej w wielu wypadkach należy uznać za słuszny — że fizjologicznym podłożem tego, co psychologicznie nazywa się strachem, tchórzostwem, bojaźnią, jest hamowanie kory mózgowej i że stan ten polega na pewnym nasileniu biernego odruchu obronnego. Oczywiście na tej podstawie staje się zupełnie usprawiedliwione rozpatrywanie urojeń prześladowczych i lęku, jako naturalnego objawu hamowania chorobliwie osłabionego układu nerwowego.

Są postacie strachu i tchórzostwa, jak paniczna ucieczka lub pewne uległe pozy, które jak gdyby przeczą wypowiedzianemu wnioskowi, że u ich podstawy leży proces hamowania. Należy przyjąć, że są to odruchy bezwarunkowe, pochodzące od ośrodków znajdujących się bezpośrednio poniżej kory mózgowej i występujące na jaw właśnie przy jej zahamowaniu. Jako dowód tego ostatniego może służyć to, że odruchy warunkowe wówczas znikają.

Jeszcze kilka słów w sprawie naszych doświadczeń, opisanych przy końcu poprzedniego wykładu. Jeżeli przy następnych powtórzeniach i modyfikacjach znajdą one swe całkowite potwierdzenie, to będą mogły, być może, rzucić pewne światło na niewyjaśnione zjawiska naszego świata subiektywnego, dotyczące stosunków pomiędzy tym, co jest świadome, a tym, co nieświadome. Doświadczenia te wykazałyby, że tak ważny akt korowy, jak synteza, może się również odbywać w tych częściach kory mózgowej, które są do pewnego stopnia zahamowane pod wpływem dominującego w danej chwili w korze silnego pobudzenia. Niechaj by akt ten był wówczas nieświadomy, jeżeli on zachodzi, może następnie w sprzyjających warunkach pojawić się w świadomości.

mości, jako gotowy, i wydawać się, że powstał nie wiadomo w jaki sposób.

Kończąc moje wykłady powtarzam, że wszystkie nasze doświadczenia, jak i podobne doświadczenia innych autorów, mające na celu ściśle fizjologiczną analizę wyższej działalności układu nerwowego, uważam za pierwszą próbę, która jednak, jestem o tym głęboko przekonany, znalazła swe całkowite usprawiedliwienie. Mamy teraz bezsprzeczne prawo twierdzić, że badanie przedmiotu tak niezwykle skomplikowanego wkroczyło na właściwą drogę i że zostanie ono uwieńczone, wprawdzie nie prędko, całkowitym powodzeniem. Jeśli chodzi o nas, to możemy powiedzieć, że mamy obecnie przed sobą więcej zagadnień, niż ich mieliśmy dawniej. Poprzednio z konieczności traktowaliśmy cały przedmiot w sposób sztucznie uproszczony i schematyczny. Obecnie zaś, przy pewnej znajomości ogólnych jego podstaw, obstępuje nas, a właściwie przytłacza ogromna ilość szczegółów wymagających zdeterminowania.

K O N I E C

SPIS RZECZY

	Str.
PRZEDMOWA	7
PRZEDMOWA DO DRUGIEGO WYDANIA	8
WYKŁAD PIERWSZY. Uzasadnienie i historia podstawowej metodyki badania kory mózgowej. — Pojęcie odruchu. — Różnorodność odruchów. — Czynność sygnalizacyjna kory mózgowej jako jej ogólna charakterystyka fizjologiczna	9
WYKŁAD DRUGI. Metodyka obiektywnego badania pracy kory mózgowej. — Sygnalizacja jako odruch. — Odruchy bezwarunkowe i warunkowe. — Warunki wytwarzania się odruchów warunkowych	23
WYKŁAD TRZECI. Wytwarzanie odruchów warunkowych przy pomocy bodźców warunkowych i automatycznych. — Czynniki, które mogą się stać bodźcami warunkowymi. — Hamowanie odruchów warunkowych: 1) hamowanie zewnętrzne	36
WYKŁAD CZWARTY. 2) Hamowanie wewnętrzne odruchów warunkowych: a) wygasanie odruchów warunkowych	50
WYKŁAD PIĄTY. 2) Hamowanie wewnętrzne: b) hamowanie warunkowe	65
WYKŁAD SZÓSTY. 2) Hamowanie wewnętrzne: c) opóźnianie	81
WYKŁAD SIÓDMY. Analizująca i syntetyzująca działalność kory mózgowej: a) pierwotny, uogólniony charakter bodźców warunkowych; b) hamowanie różniczkowe	98
WYKŁAD ÓSMY. Analizująca i syntetyzująca działalność kory mózgowej: c) przykłady pracy analitycznej; d) synteza i analiza zespołów bodźców jednoczesnych; e) synteza i analiza zespołów bodźców następujących po sobie	115
WYKŁAD DZIEWIĄTY. Promieniowanie i koncentracja procesów nerwowych w korze mózgowej: a) promieniowanie i koncentracja procesu hamowania w poszczególnych analizatorach (skórnym i dźwiękowym)	130
WYKŁAD DZIESIĄTY. Promieniowanie i koncentracja procesów nerwowych w korze mózgowej: b) promieniowanie i koncentracja procesu hamowania w całej korze mózgowej; c) promieniowanie i koncentracja procesu pobudzenia	144
WYKŁAD JEDENASTY. Indukcja wzajemna procesów pobudzenia i hamowania: a) dodatnia faza indukcji, b) ujemna faza indukcji	161
WYKŁAD DWUNASTY. Współzależność pomiędzy rozprzestrzenianiem się procesów nerwowych i ich wzajemną indukcją	175
WYKŁAD TRZYNASTY. Kora mózgowa, jako mozaika: a) przykłady mozaiki korowej i najprostsze sposoby jej powstawania; b) zmienność fizjologicznej roli poszczególnych punktów; c) stałość pewnych punktów. — Kora, jako scalający, złożony układ dynamiczny	188
WYKŁAD CZTERNASTY. Rozwijanie się w komórce korowej stanu hamowania pod wpływem bodźca warunkowego	201

	Str.
WYKŁAD PIĘTNASTY. Hamowanie wewnętrzne i sen są pod względem swej istoty fizyko-chemicznej jednym i tym samym procesem . . .	215
WYKŁAD SZESNASTY. Stadia przejściowe między stanem czuwania i snem (stany hipnotyczne)	229
WYKŁAD SIEDEMNASTY. Różne typy układu nerwowego. — Stany patologiczne kory mózgowej, powstające skutkiem wpływów czynnościowych	245
WYKŁAD OSIEMNASTY. Stany patologiczne kory mózgowej, powstające skutkiem wpływów czynnościowych	260
WYKŁAD DZIEWIĘTNASTY. Stany patologiczne kory mózgowej, powstałe skutkiem wpływów operacyjnych: a) zaburzenia ogólne działalności kory mózgowej; b) zaburzenia działalności analizatora dźwiękowego	277
WYKŁAD DWUDZIESTY. Stany patologiczne kory mózgowej powstałe skutkiem wpływów operacyjnych: c) zaburzenia działalności analizatora świetlnego; d) zaburzenia działalności analizatora skórno-mechanicznego; e) zaburzenia po usunięciu płatów czołowych; f) zaburzenia działalności analizatora skórno-ciepłego; g) zaburzenia po usunięciu <i>g. pyriformis</i> ; h) zaburzenia analizatora ruchowego	294
WYKŁAD DWUDZIESTY PIERWSZY. Stany patologiczne kory mózgowej powstałe skutkiem wpływów operacyjnych: i) próba wyprowadzenia odchyłeń od normy w zachowaniu się zwierząt z poszczególnych uszkodzeń kory mózgowej	311
WYKŁAD DWUDZIESTY DRUGI. Ogólna charakterystyka badań: cele, trudności i nasze błędy	325
WYKŁAD DWUDZIESTY TRZECI. Zastosowanie do człowieka danych doświadczalnych, otrzymanych na zwierzętach	342

Biblioteka
Inst. Biologii Dośw.
im. M. Nenckiego

Nr. inw.

600

POLSKA AKADEMIA NAUK
BIBLIOTEKA
Instytutu M. Smolczyńskiego

69

RCIN
REPOZYTORIUM CYFROWE
INSTYTUTÓW NAUKOWYCH

I. P. PAWŁOW

WYKŁADY O
CZYNNOŚCI
MÓZGU

