

TOWARZYSTWO NAUKOWE WARSZAWSKIE  
PRACE INSTYTUTU IM. NENCKIEGO  
ZAKŁAD BIOLOGJI OGÓLNEJ.

TRAVAUX DE L'INSTITUT NENCKI  
LABORATOIRE DE BIOLOGIE GÉNÉRALE.

Tom III, zesz. 2.

JAN DEMBOWSKI.

Badania doświadczalne nad zachowaniem się kraba  
*Dromia vulgaris* M. Edw. <sup>1)</sup>

II. Próba interpretacji ruchów kraba związanego.

(Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten von *Dromia vulgaris* M. Edw.

II. Versuch einer Deutung der Bewegungen eines gefesselten Krebses).

Zaznaczyłem w pracy poprzedniej (7), iż ruchy kończyn kraba, który usiłuje zdjąć krępującą go pętlę, mogą i powinny być analizowane na drodze anatomo-fizjologicznej. Taką analizę próbuję tu przedłożyć.

Aby nie komplikować niepotrzebnie kwestji, przestaną na anatomo-fizjologicznej podstawie ruchów przedniej tylko pary kończyn tułowia. Podane poniżej fakty anatomiczne nie stanowią nic zasadniczo nowego. O tyle tylko można je uważać za oryginalne, iż dotyczą one specjalnie mego obiektu — *Dromia vulgaris*. Nie rozciąga się to zresztą na budowę systemu nerwowego, którą podaję wyłącznie na zasadzie obcych badań nad układem nerwowym wyższych skorupiaków.

1. Człony.

Przednia pereiopoda *Dromia*, składa się, jak u innych krabów, z 7 członów, zestawionych ze sobą ruchomo lub nieruchomo. Zgodnie z terminologią, wprowadzaną przez Milne Edwardsa (17), człony te, poczynając

od nasady kończyny, noszą następujące nazwy: *coxopodit*, *basipodit*, *ischiopodit*, *meropodit*, *carpopodit*, *propodit* i *dactylopodit* (p. rys. 1 i 2). Pierwszy człon, czyli człon nasady jest zestawiony ze *sternum*. Następny człon, basipodit, jest nieruchomo zrośnięty z ischiopoditem, od którego go oddziela tylko dość głęboki rowek (rys. 1 d). Ischiopodit w swojej proksymalnej  $\frac{1}{3}$  części posiada poprzeczną ryse, która odpowiada preformowanej płaszczyźnie autotomji kończyny. Prawdopodobnie wskazuje ona, iż przednia pereiopoda *Brachyura* pochodzi od kończyny o 8 członach (rys. 1 d aut.).

Zdolność autotomizowania jest bardzo słaba u *Dromia*, jednak po bardzo silnem podrażnieniu ogólnem krab może odrzucać kończyny, najłatwiej 4 i 5-tą parę pereiopod.

Ze wszystkich członów, największą objętością odznaczają się propodit i meropodit, co wskazuje na znaczniejszą siłę zawartych w nich mięśni.

## 2. Stawy.

Wszystkie stawy przedniej pereiopody kraba są blokowe, czyli pozwalają one na ruch dwu zestawionych ze sobą członów w jednej tylko płaszczyźnie. Mimo to kończyna może wykonywać bardzo różnorodne ruchy, co zależy od różnego nachylenia wzajemnego osi poszczególnych stawów. Najczęściej osie dwu stawów sąsiednich tworzą ze sobą kąt, bliski do prostego.

Przy pomocy podanej przez Lista (15, str. 393) metody, stosunki te można przedstawić dokładniej. Oś każdego stawu posiada dwa końce, nieruchome w stosunku do ruchów połączonych przez nią członów. Morfologicznie końce osi odpowiadają główkom (*condyli*) i panewkom (*acetabula*), które łączą dwa człony sąsiednie. Punkty te u kraba są łatwo dostępne dla pomiarów. Dla dwóch nachylonych względem siebie i leżących w różnych płaszczyznach osi mamy więc 4 punkty, odległość pomiędzy którymi jest stała dla każdej poszczególniej kończyny. Z nich 3 leżą w jednej płaszczyźnie, czwarty zaś znajduje się w przestrzeni, wobec czego wszystkie 4 stanowią wierzchołki czworościanu, który można zbudować, znając długość sześciu jego krawędzi. Te ostatnie można bezpośrednio zmierzyć. Skonstruowany rzut płaski czworościanu zawiera również rzut wzajemnego położenia obu danych osi. Pozostaje teraz obrócić jedną z tych osi tak, aby kąt, który ona tworzy z drugą, padł w płaszczyznę papieru i kąt ten zmierzyć. List opisał swoją metodę w skomplikowanej formie (15, str. 395), zalecając ponadto wykreślanie rzutu boczego czworościanu, w celu oznaczenia jego wysokości. Jednak konstrukcja da się wykonać znacznie prościej.

Oznaczenie położenia osi stawowych względem ciała kraba sprawia pewne trudności, gdyż wobec zaokrąglonych kształtów *Dromia* pojęcie „płaszczyzn” symetrii jest dość względne. Aby osiągnąć większą ścisłość, wybrałem za zasadniczą—płaszczyznę trójkąta, którego wierzchołki leżą na obu *condyli posteriores coxae* i na *rostrum* (rys. 3). W normalnej pozycji kraba, płaszczyzna ta jest mniej więcej pozioma. Na wymierzonym przeze mnie osobniku, boki tego trójkąta wynosiły: odległość *rostrum* od każdego z *condyli* — 39.4 mm, odległość pomiędzy *condyli* — 12.5 mm.

Położeniem zasadniczym nazywam takie położenie kończyny, gdy staw łokciowy (t. j. staw pomiędzy carpo- i meropoditem) jest maksymalnie zgięty, łokieć i propodit są szczerlnie przyciśnięte do brzusznej powierzchni *carapax* i wierzchołek kleszczy dotyka nasady trzeciej pary *maxillipedes* (rys. 4). Jak powiem później, w położeniu tem, które zwykle zajmuje kończyna kraba podrażnionego, wierzchołek kleszczy leży mniej więcej w środku swego ogólnego zasięgu.

1. Staw pomiędzy *sternum a coxopodit*. (staw nasady). Coxopodit w swojej proksymalnej powierzchni posiada dwie główki stawowe, które zgodnie z ich położeniem wzajemnym względem ciała nazywam *condyli anterior et posterior coxae*. (rys. 1e, 2e oraz 3). Obydwa wchodzi w dwie głębokie panewki sternum. Oś tego stawu idzie w głąb ciała i jej koniec wewnętrzny *condylus anterior coxae* staje się dostępny dopiero po wyłamaniu części pancerza brzuszego.

W położeniu zasadniczym kończyny, staw jest zgięty mniej więcej do połowy. Efekt maksymalnego zgięcia i rozgięcia pereleopody w tym stawie, jak i we wszystkich innych, podam przy opisie ruchów (str. 7—9). Ogólna amplituda stawu wynosi około 67°.

Wymiary krawędzi czwororościanu wyobrażonego na rys. 3 wynoszą:  
 Odległość *cond. ant. coxae* od *cond. post. coxae* (długość osi) — 13.4 mm.  
 „ *rostrum* od *cond. ant. coxae* . . . . . — 31.9 mm.  
 „ *cond. ant. coxae* od *cond. post. coxae* przeciwległego — 21.7 mm.

Łącznie z przytoczonymi powyżej wymiarami trójkąta zasadniczego, mamy długości wszystkich krawędzi czwororościanu. Z konstrukcji, której tu nie przytaczam dla braku miejsca, wynika, iż oś stawu nasady jest nachylona względem podstawy trójkąta zasadniczego o 114°, zaś względem jego płaszczyzny o 41°.

2. Staw pomiędzy *coxo-i basipodit*. Na swojej powierzchni odgłej, coxopodit posiada głęboką panewkę — *acetabulum anterior coxae* — w którą wchodzi główka członu następnego — *cond. ant. basi* (p. rys. 1e, 2e i 1d). Od tyłu natomiast posiada człon nasady wydłużoną główkę — *cond. major coxae* (rys. 1e i 2e), która sięga poprzez cały basipodit, aż do panewki na bocznej powierzchni ischiopodit (*acetab. post. ischi*, rys. 1d).

Staw ten należy do najruchliwszych: jego amplituda wynosi około 95°. W położeniu zasadniczym kończyny, staw jest maksymalnie rozgięty. Wymiary krawędzi czwororościanu, zbudowanego na osiach stawów 1 i 2 są następujące:

*Cond. ant. coxae* — *cond. post. coxae* 13.4 mm.  
*Cond. ant. coxae* — *cond. ant. basi* 9.3 mm.  
*Cond. ant. coxae* — *acet. post. ischii* 12 mm.  
*Cond. ant. basi* — *cond. post. coxae* 10.4 mm.  
*Cond. ant. basi* — *acet. post. ischii* 14.3 mm.  
*Cond. post. coxae* — *acet. post. ischii* 14 mm.

Oś stawu 2 jest nachylona względem osi stawu 1 o 92°.

3. Staw pomiędzy *basi-i ischiopodit*. Zrost obu członów jest zupełny i w ruchach zwierzęcia staw nie gra żadnej roli.

4. Staw pomiędzy *ischio-* i *meropodit*. Konstrujeją swoją różni się zasadniczo od innych. Nie posiada on ani właściwych główek, ani panewek. Obydwa człony odnośne tworzą razem wydłużoną trójgraniastą rurkę, której dwie ścianki są przecięte wpoprzek, trzecia zaś bezpośrednio łączy ischiopodit z meropoditem. Dzięki elastyczności chityny, możliwe jest w tym miejscu niewielkie wygięcie, przy którym linja graniczna pomiędzy obydwoma członami służy za oś stawową. Połączenie tego rodzaju Burmeister nazywa „Klappenverbindung“ (p. Klunzinger str. 130). Amplituda stawu nie przekracza  $15^{\circ}$  i w ruchach kraba gra on rolę bardzo niewielką. W położeniu zasadniczym kończyny, staw jest maksymalnie rozgięty, pomagając szczelniej przycisnąć łokieć do pancerza brzuszego. Dla jednolitości terminologii nazywam oba końce osi stawowej *condylii ant. et post. meri*. Wymiary krawędzi czworościanu zbudowanego na osiach stawów 2 i 4:

*Cond. ant. meri* — *acet. post. ischii* 11.2 mm.

*Cond. ant. meri* — *cond. ant. basi* 15.4 mm.

*Cond. ant. meri* — *cond. post. meri* 12.4 mm.

*Acet. post. ischii* — *cond. ant. basi* 14.3 mm.

*Acet. post. ischii* — *cond. post. meri* 7.4 mm.

*Cond. ant. basi* — *cond. post. meri* 15.1 mm.

Oś stawu 4 z osią stawu 2 tworzy kąt  $79.5^{\circ}$ .

5. Staw pomiędzy *mero-* i *carpopodit* (staw łokciowy). Jest doskonałym typem stawu blokowego. Proksymalna część carpopoditu posiada dwie główki, skierowane w położeniu zasadniczym kończyny naprzód i w tył (*cond. ant. et post. carpi*) i wchodzące w odpowiednie panewki meropoditu (rys. 1c, 1d i 2c). Dzięki głębokiemu wycięciu brzusznej ścianki meropoditu (rys. 1d), amplituda stawu jest bardzo znaczna, wynosząc około  $110^{\circ}$ . W położeniu zasadniczym kończyny, staw jest maksymalnie zgięty. Obok stawu 2, gra on najważniejszą rolę w ruchach kończyny.

Krawędzie czworościanu na osiach stawów 4 i 5 wynoszą:

*Cond. ant. meri* — *cond. post. meri* 12.4 mm.

*Cond. ant. meri* — *cond. ant. carpi* 12 mm.

*Cond. ant. meri* — *cond. post. carpi* 15.3 mm.

*Cond. post. meri* — *cond. ant. carpi* 18.3 mm.

*Cond. post. meri* — *cond. post. carpi* 20.8 mm.

*Cond. ant. carpi* — *cond. post. carpi* 10.2 mm.

Kąt pomiędzy osiami stawów 4 i 5 wynosi  $88^{\circ}$ .

6. Staw pomiędzy *carpo-* i *propodit*. Dwie duże główki stawowe carpopoditu (*cond. distales carpi*, rys. 1c i 2c) wchodzi w dwie odpowiednie panewki propoditu (*acetab. ant. et post. propi* rys. 1b i 2b). W położeniu zasadniczym kończyny, staw jest maksymalnie zgięty. Ogólna amplituda stawu wynosi około  $92^{\circ}$ .

Wymiary krawędzi czworościanu na osiach stawów 5 i 6 wynoszą:

*Cond. ant. carpi* — *cond. post. carpi* 10.2 mm.

*Cond. ant. carpi* — *acet. ant. propi* 17.7 mm.

*Cond. ant. carpi* — *acet. post. propi* 14 mm.

*Cond. post. carpi* — *acet. ant. propi* 15.9 mm.

*Cond. post. carpi* — *acet. post. propi* 8.2 mm.

*Acet. ant. propi* — *acet. post. propi* 11.3 mm.

Kąt pomiędzy osiami stawów 5 i 6 wynosi 66.7°.

7. Staw pomiędzy *pro-* i *dactylopodit.* (kleszczę). Po bokach swej nasady *dactylopodit* posiada dwie główki stawowe, w położeniu zasadniczym kończyny skierowane w dół i górę (*cond. superior et inferior dactyli*), rys. 1a i 2a. Główki wchodzą w panewki *propoditu*, zakryte z boków wystającą chityną. Amplituda stawu wynosi około 53°.

Wymiary krawędzi czworościanu na osiach stawów 6 i 7.

*Acet. ant. propi* — *acet. post. propi* 11.3 mm.

*Acet. ant. propi* — *cond. inf. dactyli* 10.9 mm.

*Acet. ant. propi* — *cond. sup. dactyli* 12.5 mm.

*Acet. post. propi* — *cond. inf. dactyli* 19.4 mm.

*Acet. post. propi* — *cond. sup. dactyli* 19.2 mm.

*Cond. sup. dactyli* — *cond. inf. dactyli* 5.4 mm.

Kąt pomiędzy osiami stawów 6 i 7 wynosi 112.8°.

Położenie osi poszczególnych stawów w stosunku do płaszczyzny zasadniczej ciała jest względne, zmienia się bowiem przy ruchach zwierzęcia. Wogóle, w położeniu zasadniczym kończyny, oś stawu 1 leży ukośnie (41°), osie stawów 2, 4 i 6 są poziome, zaś stawów 5 i 7 pionowe.

### 3. Mięśnie.

Ponieważ stawy kraba są blokowe, dla każdego z nich mamy dwa mięśnie, lub dokładniej dwa systemy mięśni antagonistycznych: zginacze (*flexores s. adductores*) i rozginacze (*extensores s. abductores*). Jak zobaczymy poniżej, co jest zresztą wiadome dla wszystkich wyższych skorupiaków, mięśnie zginające są znacznie silniejsze od rozginających. Stosunki rzeczywiste nieco odbiegają od podanego schematu, gdyż nie wszystkie stawy posiadają obie kategorie mięśni, w innych zaś mięśnie każdego rodzaju mogą być podwójne, lub nawet potrójne. Ogólnie można powiedzieć, iż mięśnie danego stawu mają punkty przyczepu: proksymalnie na ścianie wewnętrznej proksymalnego członu stawu, często posiadającej skomplikowane wyrostki, distalnie zaś na ścięgnie sąsiedniego członu distalnego. Jednak i ten schemat nie jest absolutny, albowiem mięsień może przechodzić przez człon, nie przyczepiając się w nim, tylko w członie następnym.

System mięśniowy *Macrura* jest szczegółowo opisany w pracach Milne-Edwardsa, Parkera i Richa oraz Lista. Dla *Brachyura* brak jest natomiast podobnie wyczerpujących badań, jednak według świadectwa Lista (16 str. 132), zasadniczy układ mięśni, jak się mogłem częściowo przekonać w przypadku *Dromia*, jest ten sam. Używam terminologii nieco skomplikowanej, starając się jednak tak oznaczyć mięsień, aby z samej nazwy jasne było działanie mięśnia oraz położenie jego punktów przyczepu.

Staw 1. *M. adductor coxae* jest podwójny. Jego przyczep wewnętrzny znajduje się na endofragmie szkieletu wewnętrznego tułowia. Przy-

czep obwodowy obu mięśni leży na jednym szerokim ścięgnię (rys. 1c i 2c f, *adcx*), przytwierdzonem do brzegu coxopoditu w okolicy *acetab. ant. coxae*. Podobnie podwójny jest *m. abductor coxae* (tamże, *eabcx*).

Staw 2. System mięśniowy basipoditu jest bardziej skomplikowany. Mięsień zginający (*m. flexor basi-sternalis*) jest podwójny; jego przyczep proksymalny nie leży w sąsiednim członie, tylko mięsień przechodzi przez coxopodit, przyczepiając się na sternum. Podwójne jest również odnośne ścięgno (rys. 1d i 2d, f). Wobec silnych ruchów kończyny w stawie 2, coxopodit nie mógłby służyć dostatecznem oparciem. Mięsień antagoniczny, *m. extensor basi* jest potrójny. Przyczep proksymalny dwu z tych mięśni (*mm. extensores basi-sternales*) leży na endosternit i epimerit szkieletu wewnętrznego, trzeci mięsień (*m. extensor basi-coxalis*) jest znacznie mniejszy i przyczepia się na ścianie wewnętrznej coxopoditu.

Staw 3. Staw jest nieruchomy, a ponadto trochę powyżej leży preformowane miejsce autotomji. Wobec tego jest zrozumiałe, iż żadne mięśnie przezeń nie przechodzą.

Staw 4. Jest zupełnie pozbawiony mięśnia zginającego. Zgięcie kończyny jest tu bierne, związane z ruchami w innych stawach. Rozginacz, *m. extensor mero-ischiadicus* przyczepia się: proksymalnie na ścianie ischiopoditu, distalnie zaś na niewielkiem ścięgnię (rys. 1d, oznaczone linią kropkowaną), przytwierdzonem do końca tylnej krawędzi meropoditu.

Staw 5. Staw ten, jak i dwa pozostałe, posiada pojedynczy zginacz i rozginacz, których miejsca przyczepu znajdują się w dwóch członach sąsiednich. *Mm. flexor et extensor mero-carpales* wypełniają całe wnętrze meropoditu. Obydwa mięśnie odznaczają się szczególnym układem włókien. Włókna są krótkie i umocowane ukośnie wzdłuż całego ścięgna, przytwierdzając się do całej prawie wewnętrznej powierzchni meropoditu. Dzięki temu mięśnie przypominają swym wyglądem kłos.

Staw 6. *Mm. flexor i extensor pro-carpales*, o układzie włókien, jak w stawie poprzednim.

Staw 7. Pojedyncze *mm. adductor i abductor chelae*, o tym samym układzie włókien. Mięsień zginający bardzo przeważa nad rozginaczem. Ze wszystkich mięśni, największą objętością odznaczają się *mm. adductor chelae, flexor mero-carpalis* i *adductor coxae*.

Rola, jaką poszczególne mięśnie grają w ruchach przedniej kończyny kraba, jest bardzo niejednakowa. Aby uprościć kwestję, będziemy dalej pomijali mięśnie stawów, fizjologicznie mało ważnych, przedewszystkiem stawu 4. Ponadto będziemy uważali wielokrotne mięśnie stawu, działające w tym samym kierunku, za jeden mięsień. Wobec tego będziemy mieli do czynienia z pięcioma tylko stawami: 1, 2, 5, 6 i 7, poruszaniem przy pomocy pięciu par mięśni.

#### 4. Ścięgna.

Jak podaje List dla *Astacus* i jak mogę potwierdzić dla *Dromia*, distalny przyczep mięśnia nie leży na samym członie, tylko na położonej bardzo blisko brzegu członu części błony stawowej, która tworzy czworo-

kątną zwapniałą płytkę (p. zwłaszcza rys. 1c—x). Z płytką tą łączy się w kierunku proksymalnym ścięgno chitynowe, w postaci płaskiego listka, bardzo różnej formy i wielkości. Ścięgna mięśni silnych posiadają z obu stron grzebienie (*cristae*), znacznie powiększające powierzchnię przyczepu mięśnia. Zwłaszcza potężne grzebienie posiada ścięgno *m. adductor chelae*. (rys. 1a i 2a). Ścięgna niekiedy są tak długie, jak mięsień, np. ścięgno *m. extensor mero-carpalis*.

Z pewnym stopniem prawdopodobieństwa można przyjąć, że siła mięśnia jest wprost proporcjonalna do powierzchni jego ścięgna. Tę ostatnią łatwo jest wymierzyć. Oczywiście uzyskane wielkości mają wartości przybliżone tylko, wobec wspomnianych już *cristae*, bardzo wpływających na wielkość powierzchni, czego przy mojej pierwotnej metodzie pomiarowej nie mogłem cyfrowo uwzględnić. Z tem zastrzeżeniem podaję jednostronną powierzchnię wszystkich ścięgien, którą wymierzyłem, odrysowując ścięgna na papierze milimetrowym (p. rys. 5).

Ścięgno *m. adductor coxae* 50 mm<sup>2</sup>; *m. abductor coxae* 18 mm<sup>2</sup>.

Ścięgno *m. flexor basi* 39+10 mm<sup>2</sup>; *m. extensor basi-sternalis* 14 mm<sup>2</sup>.

Ścięgno *m. extensor mero-ischiadicus* 13 mm<sup>2</sup>.

Ścięgno *m. flexor mero-carpalis* 51 mm<sup>2</sup>; *m. ext. mero-carpalis* 31 mm<sup>2</sup>.

Ścięgno *m. flexor pro-carpalis* 34 mm<sup>2</sup>; *m. ext. pro-carpalis* 27 mm<sup>2</sup>.

Ścięgno *m. adduct. chelae* 128 mm<sup>2</sup>; *m. abductor chelae* 13 mm<sup>2</sup>.

We wszystkich przypadkach powierzchnia ścięgien zginaczy jest większa, niż rozginaczy.

## 5. Możliwe ruchy.

Jak zaznaczyłem powyżej, będę uwzględniał ruchy przedniej kończyny chodnej *Dromia* w tych stawach jedynie, które istotnie wpływają na zmianę jej położenia. Są to cztery stawy: 1, 2, 5 i 6. Każdy z nich może być zgięty (oznaczam *f*) lub rozgięty (oznaczam *e*). Otrzymujemy zatem 8 możliwych ruchów w stawach: 1*f*, 1*e*, 2*f*, 2*e*, 5*f*, 5*e*, 6*f*, 6*e*, jako części składowe ruchów całej kończyny. Każde poruszenie kończyny musi mieć za odpowiednik określony stan każdego z czterech stawów, jeśli więc uwzględnimy wszystkie możliwe kombinacje stawów, otrzymamy wszystkie możliwe ruchy kończyny. Takich kombinacji jest 16, które kolejno rozpatrzę. Biorę pod uwagę tylko ruchy maksymalne.

1. 1*f* 2*f* 5*f* 6*f*. Łokieć jest skierowany naprzód i ku wewnątrz, leży blisko sagitalnej płaszczyzny symetrii kraba. Kleszcze oparte o sternum w okolicy nasady drugiej pary kończyn chodnych, przeszkadzając trochę ruchowi.

2. 1*f* 2*f* 5*f* 6*e*. Łokieć jak poprzednio. Brzuszna powierzchnia propoditu prawie równoległa do płaszczyzny poziomej. Koniec kleszczy skierowany wbok i wtył.

3. 1*f* 2*f* 5*e* 6*f*. Meropodit skierowany trochę ukośnie w dół, propodit leży poziomo. Wierzchołek kleszczy skierowany wbok i trochę wtył, zachodząc dość daleko na przeciwległą stronę. Łokieć leży w płaszczyźnie sagitalnej.

4. *1f 2f 5e 6e*. Meropodit jak poprzednio, propodit prawie pionowy. Kleszcze trochę zachodzą na przeciwległą stronę, ich wierzchołek skierowany wdół leży prawie w płaszczyźnie sagitalnej.

5. *1f 2e 5f 6f*. Położenie, bliskie do zasadniczego, od którego się różni maksymalnem zgięciem stawu 1.

6. *1f 2e 5f 6e*. Łokieć jak poprzednio, przyciśnięty do boku ciała. Kleszcze skierowane wdół, propodit leży z boku ciała, zwracając naprzód swą powierzchnię brzuszną. Przy tym ruchu, rozgięcie stawu 4 pomaga szczególnie przycisnąć łokieć.

7. *1f 2e 5e 6f*. Łokieć jak poprzednio. Kleszcze z boku, skierowane naprzód, ich wierzchołek prawie sięga linii, łączącej oba oczy. Propodit prawie pionowy.

8. *1f 2e 5e 6e*. Łokieć jak poprzednio. Kleszcze ukośnie skierowane w bok i naprzód, ich wierzchołek na przodzie sięga trochę za rostrum. Płaszczyzna brzuszna propoditu pionowa, jego oś podłużna pozioma.

9. *1e 2f 5f 6f*. Łokieć skierowany ukośnie wdół, trochę ku zewnątrz. Kleszcze oparte o sternum.

10. *1e 2f 5f 6e*. Łokieć jak poprzednio. Kleszcze skierowane prosto w tył, ich wierzchołek leży na poziomie tylnego końca ciała. Płaszczyzna propoditu pozioma.

11. *1e 2f 5e 6f*. Łokieć jak poprzednio. Kleszcze skierowane ukośnie ku wewnątrz, ich wierzchołek na poziomie płaszczyzny sagitalnej ciała. Powierzchnia brzuszna propoditu ukośna.

12. *1e 2f 5e 6e*. Łokieć jak poprzednio. Kończyna prawie wyprostowana, kleszcze skierowane wdół, w tył i trochę w bok.

13. *1e 2e 5f 6f*. Łokieć przyciśnięty do ciała, ale cofnięty trochę w tył. Położenie różni się od zasadniczego tem, że propodit i kleszcze nie przylegają do pancerza brzusznego. Powierzchnia brzuszna propoditu równoległa do piersi, wierzchołek kleszczy leży blisko nasady 3 pary maxillipedes.

14. *1e 2e 5f 6e*. Łokieć jak poprzednio. Powierzchnia brzuszna propoditu lekko ukośna, skierowana naprzód, oś propoditu pionowa.

15. *1e 2e 5e 6f*. Łokieć jak poprzednio. Kleszcze skierowane naprzód i trochę w górę. Powierzchnia propoditu pionowa, jego oś pozioma.

16. *1e 2e 5e 6e*. Łokieć jak poprzednio. Kleszcze skierowane w bok i trochę naprzód, płaszczyzna propoditu prawie pionowa. Kończyna wyprostowana.

Pomimo tej różnorodności ruchów, na ciele kraba jest pole stosunkowo niewielkie, wszystkich punktów którego może osiągnąć wierzchołek kleszczy. Rys. 4 wyobraża taki zasięg przedniej kończyny lewej.

Podany przed chwilą przegląd ruchów uwzględnia tylko maksymalne zgięcia i rozgięcia. Jednak pomiędzy nimi możliwa jest cała skala stopniowania, dzięki czemu różnorodność ruchów, w obrębie zasięgu kończyny, staje się nieskończona. Żaden z przytoczonych 16 ruchów nie pokrywa się całkowicie z ruchami kraba przy ściąganiu pętli, wiążącej kończynę, jak opisano w pracy poprzedniej, prócz może ruchu 13, który mniej więcej



odpowiada ruchowi 1 poprzedniej pracy. Olbrzymia większość ruchów rzeczywistych odznacza się pośredniem położeniem stawów.

Przy położeniu zasadniczym kończyny, staw 1 jest zgięty do połowy tylko. Pozatem mamy  $2e + 5f + 6f$ .

Ruch 1 pracy poprzedniej.  $1e\ 2e\ 5f\ 6f$  (wysiłek — *m. abduct. coxae*).

Ruch 2. Stawy 1 i 2 jak w pozycji zasadniczej. Wysiłek kraba pada na rozgięcie stawu 6, głównie zaś 5 (działa *m. extensor mero-carpalis*).

Ruch 3. Stawy 5 i 6 pozostają zgięte, zaś ruch polega na zgięciu stawów 1 i 2 (*mm. flexores basi i adductor coxae*).

Ruch 4. Wysiłek kraba pada na rozgięcie stawów 1 i 2 (*mm. ext. basi-sternalis i abduct. coxae*).

Ruch 5. Wysiłek pada na rozgięcie 5 i 6 oraz na słabe zgięcie 2 (*mm. ext. mero-carpalis i pro-carpalis*, oraz *flexores basi*).

Ruch 6. Wysiłek pada na te same ruchy stawów, co poprzednio, z dodatkiem  $1f$  (*m. adduct. coxae*).

Ruch 7. Charakterystyczne dla tego ruchu pronatio propoditu zostaje osiągnięte dzięki  $1f$  i  $6e$  (*mm. adduct. coxae i ext. pro-carpalis*).

Ruch 8. Biorą w nim udział obie kończyny. Kończyna skrępowana uruchamia te same stawy, co w ruchu 3. Kończyna wolna wykonywa wysiłek w kierunku  $1f\ 2f\ 6e$  (*mm. adduct. coxae, flex. basi i ext. pro-carpalis*).

Ruch 9. Te same stawy, co w ruchu 7, ale wysiłek wielokrotny. Pozostałe trzy ruchy nie są wykonywane przez kończynę przednią.

W opisie ruchów 4, 5, 6, 7, 8 i 9 podałem tylko, na jakie stawy pada główny wysiłek. Jednak kończyna musi przedtem chwycić sznurek, czyli wykonać szereg ruchów, które również można analizować. Poczynając od pozycji zasadniczej, mógłbym dokładnie podać jakie mięśnie i w jakiej kolejności się kurezą, aż do chwytu, co uwzględniam poniżej (str. 25 sq.).

## 6. Unerwienie kończyny.

Posiadamy już pokazaną literaturę, systemu nerwowego wyższych skorupiaków. Poczynając od prac Milne Edwardsa cytuję tu badania Lemoine'a, Yunga, Kriegera, Retziusa, Allena, zwłaszcza zaś kilka prac Bethego. Większość tych badań została wykonana na *Macrura*, głównie na raku rzeczonym i tylko częściowo prace Yunga oraz prace Bethego dotyczą *Brachyura (Carcinus Maenas)*.

System nerwów obwodowych u *Brachyura* jest znany dość powierzchownie, gdy dla raka rzeczynego już Lemoine podaje szczegółowy opis makroskopowego przebiegu nerwów w kończynie (14, str. 139—140). Od każdego zwoju środkowej części rdzenia kraba odchodzi 5—6 nerwów do odpowiedniej kończyny. Jeśli przeciąć te nerwy i drażnić prądem elektrycznym odcinki środkowe, to zachodzi tylko ogólna, nieumiejscowiona reakcja całego zwierzęcia, jak podaje Bette dla *Carcinus* (4, str. 540). Natomiast drażnienie odcinków obwodowych powoduje za każdym razem skurcz zupełnie określonych mięśni. Drażnienie tylnego nerwu 4 zwoju thorax powoduje zgięcie dactylopoditu, drażnienie przedostatniego—ruch propoditu

wtył, drażnienie przedniego—ruch propoditu naprzód. Stosunki te przedstawia *Bethe* w kilku wierszach zaledwie i jest rzeczą jasną, iż otrzymane przez niego odruchy są ruchami wypadkowemi, powstałemi z podrażnienia kilku mięśni naraz. Na 5 nerwów obwodowych, kończyzna posiada conajmniej 11 mięśni. Wszystkie nerwy kończyzny, zdaniem cytowanego autora, są natury mieszanej.

Brak dokładniejszych wiadomości o topografji nerwów obwodowych jest ważną luką, która uniemożliwia wyczerpującą analizę ruchów. Na razie pozostaje tylko spróbować wypełnić tę lukę na drodze dedukcji, co do pewnego stopnia stanie się możliwe po rozważeniu budowy ośrodków nerwowych.

System nerwowy centralny wyższych raków jest znany stosunkowo dobrze. U *Dromia*, jak wogóle u krabów, składa się on z mózgu i masy nerwowej brzusznej (rdzenia). Obie te części są połączone ze sobą za pomocą dwóch długich konektywów, okalających przełyk. Tuż za przełykiem, obydwa konektywy są związane ze sobą za pośrednictwem komisury poprzecznej. Mózg unerwia narządy głowy: obie pary anten (za pośrednictwem *nn. antennarii I et II*), oczy (*nn. optici i oculomotorii*) oraz część skóry grzbietu (*n. tegumentarii*). Masa nerwowa brzuszna krabów może przedstawiać bardzo różne stopnie skupienia. U *Dromia* stoi ona na poziomie *Carcinus*, czyli można w niej dość wyraźnie wyróżnić część przednią, złożoną z 6 par zwojów, unerwiających części paszczowe, średnią z 5 par zwojów, unerwiających kończyzny chodne i tylną—z 6 par drobnych zwojów oraz jednego zwoju nieparzystego, unerwiających odwłok. Zwoje kończyn chodnych będą nas specjalnie interesowały.

Szereg prac wybitnych badaczy dotyczy subtelniejszej budowy systemu nerwowego. W niezwykle starannej pracy podał *Kriegel* wyczerpujący opis grubszej topografji mózgu i rdzenia *Astacus*, zwracając specjalną uwagę na układ wzajemny skupień komórek zwojowych, mas neuropilu (*His = „Punktsubstanz“ Leydiga*) i głównych włókien nerwowych. *Retzius* pięknymi rysunkami ilustrował przebieg wielu neuronów w systemie nerwowym ośrodkowym raka rzecznego. Jednak najbardziej szczegółowo budowa mikroskopowa ośrodków nerwowych *Decapoda* została przedstawiona w czterech obszernych pracach *Bethego*, badania którego i z tego jeszcze względu mają dla nas szczególną wagę, iż zostały wykonane na krabie (*Carcinus Maenas*). Autor ten kładzie nacisk zwłaszcza na przebieg neuronów, w ścisłym związku z zachowaniem się zwierzęcia. Z nader obszernego materiału przytoczę te tylko dane, które mają bezpośredni związek z naszym przypadkiem.

Zwoje kończyn chodnych posiadają każdy po jednej masie neuropilu, w której można odróżnić części boczną i środkową. W rdzeniu *Bethe* opisuje trzy rodzaje neuronów:

A. Neuron y ruchowe. Komórka neuronu leży wewnątrz masy centralnej, włókno obwodowe idzie do odnośnej pereiopody. Autor odróżnia 4 typy: *Typ I*. Nić osiowa neuronu łączy neuropille obu zwojów tej samej pary, ponadto daje odgałęzienia do neuropilów zwoju poprzedniego

i następnego jednej strony. *Typ 2.* Włókno łączy podobnie neuropile obu zwojów danej pary oraz neuropil jednego zwoju następnego, ale nie poprzedniego. *Typ 3.* Wszystkie dendryty pozostają w obrębie jednego tylko zwoju. *Typ 4.* Łączy neuropile czterech kolejnych zwojów tej samej strony i neuropil jednego zwoju przeciwległego. Neuron ten posiada cztery włókna obwodowe, wchodzące do czterech pereiopod tej samej strony.

B. Neurony czuciowe. Komórka neuronu leży na obwodzie ciała, u nasady włoska czuciowego. Neurony mogą być dwojakie. *Typ 5.* Wszystkie rozgałęzienia pozostają w obrębie neuropilu tego tylko zwoju, do którego wchodzi włókno obwodowe. *Typ 6.* Włókno wstępuje na brzuszną stronę zwoju i tam rozgałęzia się na podobieństwo T; gałęzie skierowują się jedna wtył, druga naprzód, prawdopodobnie idąc aż do mózgu, po drodze oddają małe odgałęzienia do wszystkich neuropili bocznych całego rdzenia, ale jednej tylko strony.

C. Neurony asocjacyjne. Pozostają całkowicie w systemie ośrodkowym, nie łącząc się z obwodem. Z 13 typów podaję te tylko, które mają związek ze zwojami kończyn chodnych. *Typ 7.* Wszystkie odgałęzienia pozostają w obrębie jednego zwoju. *Typ 8.* Łączy neuropile boczne ostatniego zwoju przedniej części rdzenia (unerwiającego 3 parę *maxillipedes*) i pierwszego zwoju kończyn chodnych tej samej strony. *Typ 9.* Włókno ma swój początek w przedniej części rdzenia, przechodzi na stronę przeciwległą i ciągnie się prawdopodobnie aż do odwłoku, oddając odgałęzienia do wszystkich neuropili jednej strony. *Typ 10.* Włókno przebiega od pierwszego zwoju kończyn chodnych aż do tylnego końca rdzenia, oddając odgałęzienia do wszystkich neuropili obu stron. *Typ 11.* Włókno rozgałęzia się na dwa, idące bokami od 1 zwoju kończyn chodnych aż do 5-go. Łączy wszystkie odnośne neuropile obu stron. *Typ 12.* Włókno przychodzi do rdzenia z konektywu okołoprzelykowego (z mózgu), ciągnie się przez cały rdzeń, łącząc wszystkie środkowe neuropile jednej strony. *Typ 13.* Włókno również z konektywu okołoprzelykowego, przebiega jak poprzednie, ale łączy neuropile boczne jednej strony, zamiast środkowych. *Typ 14.* Neuron należy do przedniej części rdzenia, ale daje odgałęzienie do przeciwległego pierwszego zwoju kończyn chodnych. *Typ 15.* Włókno z konektywu okołoprzelykowego; neuron składa się z dwóch włókien podłużnych, idących bokami aż do 5 pary zwojów kończyn chodnych i połączonych pojedynczym włóknem poprzecznym na poziomie 2 lub 3 pary zwojów. Obydwa włókna oddają obfite odgałęzienia do neuropili wszystkich zwojów kończyn chodnych. *Typ 16.* Włókno z konektywu okołoprzelykowego bez wszelkich odgałęzień wchodzi do neuropilu jednego, przeciwległego, pierwszego zwoju kończyn chodnych.

Z przytoczonych 10 typów neuronów asocjacyjnych, cztery (12, 13, 15 i 16) przyczodzą z konektywów okołoprzelykowych, a więc muszą mieć związek z mózgiem. Każdy konektyw jest zwartym pęczkiem wielu setek włókien, indywidualizowanie których u kraba jest rzeczą technicznie nie-

wykonaną<sup>1)</sup>). Dlatego też nie wiemy, z jakimi częściami mózgu są połączone neurony rdzenia. Jest to druga ważna luka w naszych wiadomościach, której nie wypełni żadna spekulacja. Można jedynie zbadać, jakie neurony mózgu wysyłają włókna do obu konektywów.

Nie będę wchodził w szczegółową anatomję mózgu, która jest nader skomplikowana. Zaznaczę tylko, iż każdy z nerwów obwodowych posiada swój własny neuropil. Otóż z 23 typów neuronów, należących do nerwu wzrokowego, trzy typy łączą się jednocześnie z rdzeniem. Z nich jeden neuron nie daje w mózgu żadnych odgałęzień. Wydaje mi się dość prawdopodobne, iż łączy się on z neuronem 16 rdzenia, co tłumaczyłoby szybkie ruchy obronne kleszczy przy różnych podnieciach wzrokowych.

Neurony innych nerwów obwodowych mózgu, *oculomotorii*, *antennarii I i II* i *tegumentarii* nie mają bezpośredniego związku z rdzeniem.

Z neuronów asocjacyjnych mózgu, aż 16 typów wiąże się z rdzeniem. Nie wdając się w jeszcze dalsze szczegóły zaznaczę tylko, iż wszystkie bez wyjątku masy neuropilowe mózgu mają bezpośredni związek z rdzeniem, częściowo wprost, częściowo ze skrzyżowaniem włókien.

Wykonana przez *Bethę* próba jeszcze subtelniejszej analizy morfologii ośrodków nerwowych kraba nie dała wyników większej doniosłości. Dla wielu neuronów opisał *Bethe* przebieg włókienek pierwotnych („*Primitivfibrillen*“) i ustalił, iż w obrębie jednego neuronu włókienka te łączą wszystkie jego części we wszystkich kierunkach. Jakkolwiek gorący rzecznik poglądów *Apáthyego*, nie waha się *Bethe* przyznać, iż „*einen directen Zusammenhang dieser feinsten Fibrillen von zwei Neuronen habe ich bei Carcinus nie constatieren können*“ (6, str. 399), uważając to zresztą za wynik niedokładności metody.

### Doświadczenia fizjologiczne nad systemem nerwowym.

Jak wykazał *Bethe*, wyrwanie obu pierwszych anten, których nasady zawierają narządy równowagi, powoduje pewne nieregularności chodu, przy zachowaniu ogólnej koordynacji odnośnych ruchów. Krab, położony na grzbiet, odwraca się nie przez odwłok, jak zwykle, tylko przez głowę. Jeśli go podnieść i ręką dotknąć grzbietu od góry, to zwierzę wykonywa ruchy, normalnie towarzyszące odwracaniu ciała, co jest teraz zupełnie bezcelowe. Krab traci orientację względem działania siły ciężkości.

Jeśli przeciąć nerwy głowy i podrażnić prądem elektrycznym ich odcinki, to zachodzi ruch ogólny kończyn, rzadziej ruch obronny kleszczy. Nie dotyczy to zresztą *n. oculomotorius*, który jest jedynym nerwem czysto motorycznym.

<sup>1)</sup> *Allen* zdołał prześledzić całkowity przebieg niektórych neuronów po przez konektywy. Badania jego zostały jednak wykonane na zardkach *Homarus*.

Ważne znaczenie mają próby przecięcia obu konektywów okołoprzełykowych. Po operacji, krab często przez kilka godzin pozostaje bez ruchu. Siła mięśni spada przytem o 60 — 80%. Narządy głowy funkcjonują normalnie. Kończyny chodne są silniej zgięte (staw 2), niż normalnie i skierowane wtył, ciało jest podniesione nad dnem i często pada naprzód. Chód jest utrudniony przez ciągle padanie, jest jednak możliwy, jeśli padaniu przeszkodzić. Większość operowanych krabów mogła się odwrócić sposobem normalnym, choć reakcja trwała długo. Kraby bez ustanku czyszczą sobie kończyny, maxillipedes są w ciągłym ruchu, kopulacja trwa nienormalnie długo. Jedzenie odbywa się normalnie, ale zwierzę pochłania takie ilości pokarmu, że nieraz żołądek pęka (!). B e t h e wnosi, że mózg jest ośrodkiem hamującym odruchy. Czynności pobierania pokarmu, odwracania się, obrony, autotomji, kopulacji i chodu naprzód (odziedziczonego, zdaniem autora, po *Macrura*) mają swe ośrodki w rdzeniu, natomiast ośrodki korelacji ruchów chodu bocznego (specjalny nabytek *Brachyura*) oraz ośrodki dla rozpoznawania samicy leżą w mózgu.

Liczne i różnorodne operacje mózgowo-rdzeniowe wykazały, iż korelacja ruchów chodu bocznego ma swój ośrodek w *globuli* (dwie duże masy neuropilowe po bokach mózgu), które są jednocześnie ośrodkiem równowagi. Ośrodek ruchów odwracania się leży w przedniej części rdzenia („Mundganglien“). Poprzeczna komisura pomiędzy dwoma zwojami dwóch kończyn chodnych jest jedyną drogą, po której podrażnienie kończyny może się udzielić kończynie przeciwległej. W rdzeniu każdy poszczególny zwój jest ośrodkiem zginaczy i rozginaczy danej kończyny.

W interpretacji swych wyników, B e t h e zachowuje swoje znane stanowisko, uważając, że zwierzęta są jedynie skomplikowanymi maszynami odruchowymi. Zdaniem jego, zachowanie się kraba jest pozbawione wszelkiej plastyczności, zwierzę nie posiada żadnej zdolności uczenia się czegokolwiek, żadnej zmienności działań instynktowych, żadnych wogóle „psychische Causalitäten“. Celowość działań płynie li tylko z czynności hamującej mózgu, jest ona jednak wrodzona i jednakowa u wszystkich osobników.

Powyższe doświadczenia nad przecinaniem konektywów powtórzyłem na *Dromia*. Jeśli istotnie ośrodki wszystkich ważniejszych ruchów pereiopod leżą w rdzeniu, to krab operowany powinien wykazać tę samą zdolność celowego rozwiązywania pętli, jaką opisałem w pracy poprzedniej. Ponieważ doświadczenia moje wykazały, iż w wielu ważnych szczegółach *Dromia* zachowuje się zupełnie inaczej niż *Carcinus*, pozwolę sobie przytoczyć ich wyniki<sup>1)</sup>.

Metodyka tego rodzaju operacyj została podana przez Bethego (5, str. 590). Wyniki doświadczeń tak dokładnie się powarzają za każdym razem, że mogę poprzestać na opisie jednego typowego przypadku. Ogółem operowałem około 20 krabów różnego wieku. Większość zginęła po 2 — 5 dniach, co przypisuję infekcji, niektóre jednak żyły dłużej, pozostając pod obserwacją w ciągu dni 12.

Natychmiast po operacji krab wykonywa kilka energicznych ruchów wszystkimi kończynami, kleszcze wielokrotnie chwytają wierzchołki 3 maxillipedes. Jednak już wkrótce wszelkie ruchy kończyn ustają. Bardzo prędko powracają normalne ruchy oddechow, może nawet trochę wzmożone, oraz charakterystyczne ruchy pierwszych anten.

Bardzo swoiste jest położenie kończyn chodnych. W pozycji spoczynkowej krab normalny opiera ciężar ciała głównie na 2 i 3 parze kończyn, które są prawie wyprostowane i skierowane ukośnie naprzód. Kończyny przednie bliskie do pozycji zasadniczej, zlekka tylko rozgięty jest staw łokciowy. Przód ciała jest znacznie podniesiony nad dnem, zaś tył prawie go dotyka. Podrażniony, krab kurczy wszystkie kończyny, szczerlnie przyciskając je do pancerza brzuszego. W zupełnym przeciwieństwie do tego, kończyny kraba operowanego bardzo rzadko zajmują położenie zasadnicze, chyba po silnem podrażnieniu i zawsze na kilka sekund zaledwie. Kończyny 2 i 3 są zgięte silniej (staw 5), zaś 1 słabiej, niż normalnie, dzięki czemu pozycja wszystkich trzech par kończyn przednich staje się podobna: łokieć przyciśnięty do ciała, staw rozgięty do połowy, proci dactylopodity skierowane wdół i ku wewnątrz. Ciało znacznie

<sup>1)</sup> Według Yunga przecięcie konektywów u *Carcinus* pozbawia zwierzę wszelkiej koordynacji ruchów (22, str. 514).

podniesione nad dnem, koniec tylny prawie na jednym poziomie z przednim. Położenie takie jest położeniem równowagi niestalej i lekkie popchnięcie powoduje upadek naprzód. Ciało wówczas jest oparte na rostrum i na propoditach obu kończyn przednich, gdy kończyny 2 i 3 sterczą poziomo, nie dotykając dna. W tej pozycji, z odwłokiem skierowanym ku górze („Kopfstellung“ B e t h e g o) krab może pozostawać całymi dniami, nie robiąc najmniejszych wysiłków zajęcia pozycji normalnej. Przecięcie obu konektywów pozbawia rdzeń połączenia z narządami równowagi, co tłumaczy wynik. Krab wykonywa przytem pewien toniczny wysiłek mięśniowy, utrzymując ciężar ciała na nawpół rozgiętych kończynach. Wysiłek ten pada na *mm. ext. mero-carpales* i częściowo *flex. basi-sternales*. Zgodnie z obserwacją B e t h e g o, siła mięśni jest znacznie zmniejszona.

Obie pary anten i oczu zachowują zwykłą wrażliwość. Już na skutek lekkiego dotknięcia, narządy te chowają się w swoich wgłębieniach. Jeśli szybko zbliżyć rękę do ścianki akwarjum ze strony oczu, to chowają się anteny I, jak u zwierzęcia normalnego. Jednak w tych warunkach krab normalny zgina zwykle kończyny w stawie 5, dzięki czemu ciało przypada do dna. U kraba operowanego natomiast żadne, nawet najsilniejsze podrażnienie narządów głowy nie wywołuje jakiegokolwiek reakcji ze strony kończyn, o ile oczywiście nie zostało przytem wstrząśnięte całe ciało.

Odwłok często wykonywa rytmiczne ruchy, to przyciskając się do sternum, to rozginając się trochę. Zwykle odwłok stale jest nieznacznie przyciśnięty do pancerza brzuszego, co się nigdy nie zdarza u kraba normalnego.

Słabe dotknięcie zewnętrznej powierzchni pro- lub carpopoditu kończyn 1–3 nie wywołuje żadnej reakcji. Podrażnienie trochę silniejsze powoduje ruch tylko kończyny dotkniętej. Przytem dotknięcie od zewnątrz pociąga za sobą rozgięcie stawów, zaś od wewnątrz — ich zgięcie, czyli za każdym razem ruch przeciwdziałający uciskowi. Najwrażliwsza na dotknięcie jest błona stawowa, zwłaszcza stawu 5. W przeciwieństwie do kraba normalnego, łatwo jest wywołać reakcję czysto lokalną, nie rozciągającą się na kończyny sąsiednie. Zachowanie się zwierzęcia normalnego w tych samych warunkach jest nierównie bardziej różnorodne: słabe dotknięcie może spowodować skurczenie

odnośnej kończyny do pozycji zasadniczej, chwyt obronny kleszczy jednej lub obu kończyn przednich, najczęściej zaś ucieczkę na stronę niepodrażnioną.

Kraby operowane wykonywują wyraźne ruchy obronne. Następują one po silnem uszczygnięciu lub przytrzymaniu jednej z kończyn przednich, drażnieniu końca odwłoku nasady, 3 maxillipedes, lub zwłaszcza ich wierzchołka. Ruchy obronne są naogół słabe, zachodzą powoli i polegają na tem, iż kleszcze jednej lub obu stron chwytają przedmiot drażniący, starając się go odepchnąć od ciała. Chwyt jest o tyle słaby, iż niepodobna w ten sposób wyciągnąć zwierzęcia z wody. Zaznaczę jeszcze, że ruchy obronne kleszczy są znacznie gorzej realizowane, niż u kraba normalnego i zwierzę nie od razu znajduje przedmiot drażniący.

Silne szczypanie kończyn 2—5 powoduje energiczne ruchy ogólne kończyn pozostałych, nigdy nie widziałem jednak przytem ruchu obronnego. Charakter ruchów odpowiadałby temu, co Lemoine nazywa u raka rzecznoego „mouvements de douleur“.

Umieszczone w pozycji normalnej, krab nie robi samorzutnych prób chodzenia. Jeśli podrażnić kończyny 2 — 3 jednej strony, to często następuje ich słabe zgięcie, związane z przechyleniem ciała na stronę podrażnioną. Przy silniejszym drażnieniu następują albo ogólne nieskoordynowane ruchy wszystkich kończyn, albo też krab zaczyna chodzić, przeważnie naprzód, rzadko wtył i nigdy bokiem. Chód jest zawsze niesłychanie niedołężny i powolny, w ciągu kilku minut krab może się posunąć najwyżej o parę długości ciała, poczem ruchy ustają. Nieraz miałem wrażenie, iż chód ten sprowadza się jedynie do wywołanych podrażnieniem ruchów ogólnych kończyn, jednakowych w położeniu normalnem i u zwierzęcia odwróconego grzbietem nadół. Ponieważ ruchy te nie są czysto boczne, tylko następują trochę z przodu wtył, ciało może się przytem posunąć trochę naprzód, po wypadkowej wszystkich wysiłków. W każdym razie chodzenie kraba operowanego niema cech wyraźnej koordynacji ruchów. Raz tylko obserwowałem chodzenie tyłem; nosiło ono ten sam charakter wielkiego niedołęstwa. Nie uważam też za rzecz dowiedzioną, iż krab o przeciętych konektywach potrafi chodzić we właściwem znaczeniu tego wyrazu. Jak to zauważył B e t h e, często chodzenie jest utrudnione przez ciągłe padanie



naprzód. Tył ciała jest anormalnie uniesiony w górę, zaś kończyny przednie, które mogłyby utrzymać ciało w równowadze, są do  $\frac{3}{4}$  zgięte w stawie łokciowym, wobec czego upadek na rostrum jest zjawiskiem pospolitem.

Położony na grzbiet, krab absolutnie nie potrafi się odwrócić. Pomimo wielogodzinnych obserwacji, nigdy nie widziałem, aby krab robił jakiegokolwiek próby w tym kierunku, ani samorzutnie, ani po najsilniejszym nawet drażnieniu. Na fakt ten specjalną zwróciłem uwagę, kładąc stale wszystkie kraby operowane na grzbiet. Niektóre leżały w ten sposób w ciągu wielu dni i nigdy żaden z nich się nie odwrócił. Przypominam zresztą, iż kraby całymi dniami mogą pozostawać w „Kopfstellung“.

Krab operowany potrafi jeść, jednak i w tym przypadku ruchy jego są bardzo niedołężne. Jeśli krabowi, leżącemu na grzbiecie, położyć na powierzchnię szczelnie zwartych 3 maxillipedes niewielki kawałek mięsa, to natychmiast maxillipedes się otwierają, ich czułki chwytają mięso i kierują go do wewnętrznych części aparatu paszczowego. Widać słabe ruchy maxillipedes 1 i 2 par, oraz nieznaczne drgnięcie mandibulae. Najczęściej, pomimo wysiłków części paszczowych, kawałek się wysuwa i pada na dno. Ponowne położenie go na 3 maxillipedes wywołuje te same ruchy. Widziałem parę razy, iż kleszcze jednej kończyny przedniej chwyciły mięso, przy pomocy kleszczy przeciwległych oddarły odeń mały kawałeczek i skierowały go do ust, gdzie ostatecznie został połknięty. Jednak po tym jednorazowym wysiłku, trzymające mięso kleszcze, znieruchomiał w pozycji, zwykłej dla zwierzęcia operowanego. Znieruchomiał również i cały aparat paszczowy. Następnego dnia znalazłem kraba w tem samym położeniu, trzymającego mięso w kleszczach. Istnienie korelacji ruchów pobierania pokarmu jest niewątpliwe, ale korelacja ta jest tak niedołężna, iż nie może nawet być mowy o porównaniu jej z normalną.

Ciekawe jest zachowanie się kraba operowanego, któremu zwykłym sposobem związano jedną przednią kończynę, przyciskając propodit do meropoditu i uniemożliwiając rozgięcie w stawie łokciowym. Prawie zawsze zwierzę próbuje pętlę ściągnąć, jednak ruchy jego są w charakterystyczny sposób różne od ruchów kraba normalnego w analogicznych warunkach. W związku

z ogólnem osłabieniem mięśni, wszystkie ruchy są powolne i słabe. Próby trwają najwyżej 3—4 minuty, w ciągu których krab zdąży 5—6 razy pociągnąć za sznurek, poczem wpada w zwykłą nieruchomość, często trzymając koniec zupełnie nienapiętego sznurka w kleszczach. Jeśli teraz kraba podrażnić, szczypiąc koniec odwłoku, nasadę 3 maxillipedes, lub mocno przyciskając kończynę związaną do ciała, to kończyna przeciwległa znowu wykonywa ten sam szereg ruchów i w ciągu tego samego czasu, po upływie którego nieruchomieje w sposób zupełnie podobny. Da się to powtórzyć wiele razy z rzędu. Sposoby, jakich używa krab są nader mało urozmaicone i zawsze te same. Kończyna wolna chwytą koniec sznurka i albo pociąga go wprost ku górze (krab na grzbiecie), co odpowiada ruchowi 5 pracy poprzedniej, albo też wykonywa dość słaby ruch pronacyjny propoditu, zginając lekko staw 5 i rozginając 6 (sposób 7 poprzedniej pracy). Wyłącznie tylko te dwa sposoby zostają użyte.

Zasługuje na specjalne podkreślenie zupełny brak współpracy ze strony kończyny skrępowanej. Gdy z 9 ruchów normalnego kraba związanego, wykonywanych kończynami przednimi, trzy są wykonywane wyłącznie przez kończynę skrępowaną, pozostałe zaś prawie zawsze przy jej współpracy, u kraba operowanego wszystkie wysiłki padają na kończynę wolną. Rzuci się w oczy ponadto wielkie podobieństwo wzajemne ruchów poszczególnych osobników. Niekiedy idzie ono tak daleko, iż dwa kraby, jednocześnie związane i w jednakowy sposób podrażnione wykonywują swe próby rozwiązywania równie synchronicznie, jak żołnierze na paradzie. Niejednokrotnie to obserwowałem co najmniej w ciągu kilkunastu sekund. W każdym razie wszystkie ważniejsze ruchy dadzą się dokładnie przewidzieć.

Sądzę, iż przyczynę tej jakrawej różnicy w zachowaniu się kraba normalnego a operowanego nietrudno jest wykryć. W przypadku zwierzęcia o przeciętych konektywach okołoprzełykowych nie chodzi bynajmniej o prawdziwe próby zdjęcia pętli, tylko raczej o zwyczajne ruchy obronne. Podobne ruchy wykonywa krab niezwiązany, jeśli np. przycisnąć koniec odwłoku. Wówczas kleszcze chwytają przedmiot cisnący i starają się go odepchnąć w kierunku ku górze, czyli w kierunku odwrotnym do ciśnienia. Podobnie pętla, zwłaszcza mocno zaciągnięta, uciska propodit, wywołując ruchy kleszczy przeciwległych, które po pewnych

błądzeniach natrafiają wreszcie na sznurek, przedmiot obcy, i ciągną go ku górze. Przemawia za tem i krótkotrwałość prób. W chwili wiązania, pętla przezwycięża tonyczny skurcz *m. ext. mero-carpalis*, przyciskając propodit do meropoditu i to właśnie może stanowić część podrażnienia. Drugą część, jednak część tylko, stanowi ucisk pętli na włoski czuciowe propoditu. Istotnie, jeśli przewiązać poprzecznie sam tylko propodit, w niczem nie tamując ruchów kończyny, to krab albo nie reaguje wcale, albo bardzo krótko tylko, próbując ściągnąć pętlę. Po zaprzestaniu tych ruchów, krab do nich już nie powraca, nawet po silnem podrażnieniu. Dlatego też powiedziałem, iż ciśnienie sznurka może być najwyższą częścią składową podniety, wyzwalającej ruchy rozwiązywania.

W innej serji doświadczeń przecinałem jeden tylko konektyw, prawy lub lewy. Efekt operacji wyraził się przedewszystkiem w znacznem osłabieniu kończyn strony operowanej. Położenie kończyn po podrażnieniu jest bliskie do pozycji zasadniczej, ale propodit przedniej kończyny strony operowanej jest nieszczelnie przyciśnięty do pancerza brzuszego. Krab dość dobrze odwraca się przez odwłok i przez głowę, przyczem czynne są kończyny obu stron. Zdolność chodu jest zachowana, ale zwierzę wykonywa ruchy manewrowe, idąc kończynami strony operowanej naprzód. Po przecięciu lewego konektywu krab zakreśla koło w kierunku strzałki zegara, zwracając głowę do środka koła. Przecięcie nowego konektywu daje efekt odwrotny. Związanie którejkolwiek z kończyn przednich wyzwala typowe próby zdjęcia pętli, jednak rzadsze i słabsze, niż zwykle. Krab stosuje sposoby 2, 3+4, 4+1, 5, 8, 10, obie kończyny przednie wyraźnie współpracują ze sobą.

Zaznaczę w końcu, iż każdy krab operowany po śmierci zostawał poddany sekji. W paru przypadkach zetknąłem się ze zjawiskiem, którego nie potrafię wytłumaczyć. Krab, który odrazu po operacji i w ciągu kilku dni zachowywał się, jak po przecięciu obu konektywów, w rzeczywistości miał przecięty tylko jeden. Nie zdołałem sprawdzić, czy drugi był jakkolwiek uszkodzony, naderwany lub zmiążdżony, co wydaje się najprawdopodobniejsze. W każdym razie wynikło podejrzenie, iż zaobserwowane przeze mnie zjawiska wogóle nie są wynikiem

przecięcia konektywów, tylko jakichś ubocznych skutków operacji, infekcji i tp.

Wykonałem kilka prób kontrolnych. Kilka krabów operowałem w ten sam sposób, co poprzednio, stosując ten sam rodzaj krępowania, tak samo przecinając pancerz brzuszny i t. d. Jednak, zamiast małego haczyka o zaostrowym brzegu wewnętrznym, którym przecinałem konektywy, wprowadzałem do obu ranek odpowiedniej wielkości igłę, którą wykonywałem w ranie te same wielokrotne ruchy, jak przy operacji rzeczywistej. We wszystkich przypadkach wynik był najzupełniej jasny: zachowanie się operowanego w ten sposób kraba w niczem nie odbiegało od normy. Dwa osobniki zginęły po paru dniach, prawdopodobnie na skutek infekcji, ale do ostatniej chwili nie wykazywały żadnych objawów, tak charakterystycznych dla krabów o przeciętych konektywach. Położenie kończyn, siła mięśni, wrażliwość, chód, odwracanie się, ruchy rozwiązywania się, wszystko to pozostało bez żadnej zmiany. Jeśli jednak takiemu krabowi przeciąć konektywy, to od razu całe zachowanie się ulega zmianie zasadniczej. Teraz operacja przecięcia jest bardzo drobnym zabiegiem, polegającym tylko na wprowadzeniu haczyka do obu ranek i pociągnięciu go. Konektywy leżą zupełnie powierzchownie i o ile pancerz był przedtem przecięty, operacja zajmuje kilka sekund zaledwie. Uływ krwi jest wogóle nieznaczny. Przytem przecięcie jednego konektywu od razu zmienia zachowanie się kończyn specjalnie strony operowanej, przecięcie drugiego niezawodnie zamienia kraba na pół-automat.

Mogę więc wnioskować, iż opisane zmiany zachowania się zależą nie od jakichś czynników ubocznych, tylko od przerwania połączenia nerwowego pomiędzy mózgiem i rdzeniem.

### Interpretacja ruchów.

Zacznę od dwóch cytat.

„Durch die Leichtigkeit und Bequemlichkeit, mit denen man die verwickelten Erscheinungen und Vorgänge des tierischen Nervensystems unter Anwendung von ohne weiteres der Psychologie entnommenen Bezeichnungen beschreiben und definieren kann, lässt man sich ja leicht verleiten vom mechanischen Gesichtspunkt unhaltbare Anschauungen aufzustellen, von vornherein unlösliche Scheinfragen aufzuwerfen und dieselben mit zweckloser Mühe

und unnützen Zeitverlust zu behandeln“ (Baglioni, 2, str. 14).

„Wenn man sich früher mit der Beobachtung und der möglichst genauen Beschreibung des instinktiven Verhaltens begnügte, sucht man heutzutage dasselbe in seine Elemente zu zerlegen“. „Die Methode der modernen Lehre vom Instinkt besteht also im Ermitteln der Reize, die für einen bestimmten Instinkt charakteristischen Bewegungskomplex auslösen“ (Szymanski, 21, str. 260—61).

W myśl zawartych w tych cytatach zasad, opierając się na podanych już częściach składowych reakcyj kraba, spróbujemy wyjaśnić sobie ich mechanizm. Bethe wykonał próbę wykreślenia całkowitego łuku odruchowego dla odruchu drugiej anteny *Carcinus*, wywołanego dotknięciem. Spróbujemy zrobić to samo dla najprostszego odruchu kończyn.

Jeśli lekko dotknąć którejkolwiek kończyny chodnej to następuje jej słabe zgięcie.

Wydaje mi się prawdopodobne, iż w tym przypadku nie same tylko powierzchniowe neurony czuciowe grają rolę receptorów. W przypadkach zmniejszonej wrażliwości, jak np. po przecięciu konektywów, krab reaguje nie na samo dotknięcie, ale raczej przeciwdziała uciskowi, który zmienia nieco napięcie pewnych mięśni. Jak podnosiłem już przedtem, częściowo przynajmniej może tu wchodzić w grę coś, co moglibyśmy nazwać czuciem mięśniowym zwierzęcia. W każdym razie podrażnienie zostaje pochwycone przez jakieś neurony obwodowe i skierowane do ośrodków.

Jak widzieliśmy, neurony czuciowe mogą być dwóch typów. Włókno neuronu 6 przebiega przez cały rdzeń, prawdopodobnie aż do mózgu. Należy jednak przypuścić, iż w przypadkach słabego bardzo podrażnienia, które u zwierzęcia normalnego jedynie może wywołać reakcję lokalną, dekrement przewodnictwa nie pozwoli podrażnieniu przejść zbyt daleko, w każdym razie nie po za neuropil odnośnego zwoju rdzenia. Jednocześnie może działać neuron czuciowy 5, którego wszystkie rozgałęzienia wogóle pozostają w obrębie jednego tylko zwoju. Za pośrednictwem neuropilu, oba te elementy mogą oddać podrażnienia neuronom ruchowym, najprawdopodobniej typu 3, działanie których jest również lokalne. W wyniku kurczy się tylko kończyna podrażniona.

Jeśli podrażnienie było silniejsze, to neuron 6 doprowadzi podniecie do neuropili zwojów sąsiednich, oraz uruchomi cały aparat neuronów asocjacyjnych. Zwłaszcza elementy 10, 11, mogą oddać podniecie neuropilom wszystkich zwojów obu stron rdzenia i za pośrednictwem neuronów motorycznych uruchomić wszystkie kończyny. Istotnie, w miarę wzrastania intensywności podrażnienia, podniecie ogarnia obszar coraz większy: początkowo kurczy się tylko kończyna podrażniona, później reagują kończyny sąsiednie tej samej strony, jeszcze później reagują kończyny przeciwległe, krab wykonywa ruch obronny kleszczami i t. d.

Co jest jednak ciekawe, często, zanim jeszcze nastąpiła reakcja kończyny podrażnionej, już na nią reagują pierwsze anteny, czyli nawet o słabym dotknięciu zostaje powiadomiony mózg. U kraba o przeciętych obu konektywach daleko łatwiej jest wywołać reakcję lokalną tylko. Szczegół ten bardzo komplikuje sprawę, bowiem musimy się zgodzić, iż nawet w przypadku najprostszego odruchu zwierzęcia normalnego, łuk odruchowy jest co najmniej podwójny, częściowo przechodząc przez mózg. Lekkie podrażnienie kończyny kraba normalnego bardzo łatwo wywołuje ucieczkę zwierzęcia, t. j. szereg zawiłych i skoordynowanych ze sobą ruchów, ośrodek których leży w mózgu.

W średniej fazie refleksu, pomiędzy podrażnieniem a reakcją, włączone jest 10 typów neuronów asocjacyjnych, z których co najmniej 4 ma bezpośredni związek z mózgiem. Jeśli neuron czuciowy 6 łącznie z ruchowym 3 i odnośnym neuropilem same w sobie mogą stanowić całkowity łuk odruchowy, to tam gdzie wchodzi w grę kilka kończyn naraz, trudno jest się obejść bez neuronów asocjacyjnych. Wprawdzie neuropile wszystkich kończyn chodnych są związane ze sobą za pośrednictwem elementów 9, 10 i 11, całkowicie pozostających w rdzeniu. Nie mniej jednak wszystkie prawie ruchy kraba, któremu przecięto konektywy, czyli przerwano komunikację neuronów 12, 13, 15 i 16 z mózgiem są anormalne. Musimy więc wnioskować, iż u zwierzęcia normalnego ruchy chodu, odwracania się, w pewnej mierze ruchy obronne, ruchy rozwiązywania i t. d. pozostają pod większą lub mniejszą kontrolą mózgu. Zasadnicze stosunki są tu te same, co i u kręgowców.

Wziąłem dla przykładu możliwie najprostszy refleks. A jednak poszukiwanie podniet, pod wpływem których krab wykonywa

swoje ruchy, niezawodnie doprowadza nas do fizjologii mózgu, do jednego z najtrudniejszych istniejących problemów.

Niewątpliwie przytoczony powyżej układ neuronów rdzenia tłumaczy wiele faktów. Istnienie neuronów 8 i 14 wyjaśnia możliwość szybkich obronnych ruchów kleszczy przy dotknięciu powierzchni 3 pary maxillipedes. Neurony 9, 12 i 13 tłumaczą, dlaczego podrażnienie kończyny łatwiej się udziela innym kończynom tej samej strony, niż strony przeciwległej. Ogólna koordynacja ruchów kończyn może zależeć od elementów 9, 10, 11, 12, 13, 15. Koordynacja staje się mniej dokładna po przecięciu konektywów, gdyż uszkodzone zostają neurony 12, 13, 15. Co najmniej część tych ostatnich musi przewodzić podniety w kierunku od mózgu do rdzenia, w przeciwnym razie mózg byłby tylko „powiadomiony“ o stanie kończyn, ale nie mógłby brać żadnego udziału w reakcjach, co zaprzecza wszelkiemu doświadczeniu. Słowem, jeśli nie zawsze analiza daje wyczerpującą odpowiedź, to może to zależeć od chwilowego istnienia luk w naszych wiadomościach anatomicznych, luk, które prędzej czy później zostaną wypełnione.

Ale czy słuszna jest sama zasada tłumaczenia poszczególnych ruchów kraba na drodze szczegółowej anatomii układu nerwowego? Wydaje mi się, iż postępujemy raczej drogą odwrotną. Z układu elementów nerwowych nikt jeszcze nie zdołał przewidzieć z góry, jakie będzie zachowanie się kraba w każdym danym przypadku. Być może próby t. zw. „tłumaczenia“ prowadzają się do tego, iż dla każdego zaobserwowanego ruchu staramy się znaleźć pewien odpowiednik w systemie nerwowym. Na zasadzie znanego z doświadczenia zachowania się zwierzęcia przeprowadzamy klasyfikację elementów nerwowych. Przy pomocy ruchów tłumaczymy strukturę systemu nerwowego. A przecie sam cel analizy był wręcz odwrotny, gdyż postępowanie kraba mieliśmy „in seine Elemente zerlegen“, aby z tych elementów syntetyzować jakieś sądy powszechne.

Otóż podobna analiza może być przeprowadzona na bardzo różnych poziomach. Spróbujmy wykonać ją na poziomie trochę wyższym, biorąc za obiekt ruchy kraba, usiłującego ściągnąć pętlę.

Musimy przewszystkiem stwierdzić, jaka jest istota pierwszego etapu domniemano refleksu, czyli zbadać, co w przypadku związania kończyny jest właściwym podrażnieniem. Po-

wyżej wypowiedziałem już przypuszczenie, iż podrażnienie nie polega jedynie na mechanicznym ucisku pętli, ale w znacznym stopniu na „czuciu mięśniowym“ kraba. Istotnie, jeśli pętla jest tak luźna, że w położeniu zasadniczym kończyny ucisk może pochodzić chyba tylko z ciężaru sznurka, krab mimo to wykonywa swoje zwykłe próby. Jakiegokolwiek proporcjonalności pomiędzy stopniem zaciśnięcia sznurka, a żywością ruchów zwierzęcia nie zauważyłem nigdy. Rozginając kończynę skrępowaną w stawie łokciowym, krab wprawdzie napina pętlę i zwiększa ucisk sznurka, wszakże napinanie to jest tylko jednym ze sposobów uwolnienia się. Jeśli pętla jest luźna, to kończyna może przez długi czas pozostawać w pozycji zasadniczej, może wracać łokieć ku przodowi lub cofać go wtył, wciąż przyciskając propodit do meropoditu, a jednak kończyna przeciwnie wciąż będzie wykonywała różnorodne próby ściągnięcia pętli. Jeśli niezbyt silnie przewiązać sznurkiem sam tylko propodit, jak podano wyżej, to krab wogóle nie robi żadnych prób i wcale nie reaguje na obecność sznurka, choć działa nań pewien ucisk. Jeśli natomiast sznurek zaciągnąć bardzo mocno, to *Dromia* próbuje go zdjąć różnymi sposobami, ale nie dłużej niż w ciągu kilku minut, poczem przestaje nań reagować. Pętla luźna zaś, ale krępująca ruchy, wywołuje szereg prób uwolnienia, które mogą trwać całymi godzinami. Gdyby chodziło jedynie o lokalne podrażnienie powierzchni członu, to dość byłoby silnie zadrapać propodit, aby krab rozpoczął swe poszukiwania przedmiotu drażniącego. Przecie i tu mamy podrażnienie lokalne, intensywne i trwające przez czas jakiś. Mimo to krab w tych warunkach nie wykonywa jakiegokolwiek ruchu, zbliżonego do ruchów rozwiązywania, choć reaguje bardzo żywo, szybko poruszając pierwsze anteny, wykonywując ruchy ogólne, uciekając i t. p. Wobec stałego ciśnienia sznurka, intensywność podniety powinna spadać z czasem: kończyna staje się mniej wrażliwa. A jednak krab całymi godzinami próbuje się rozwiązać i nieraz po długich pauzach, z zawieszeniem wszystkich ruchów, z niemniejszą energią zabiera się do swych prób. Zważmy wreszcie, iż samorzutne napinanie pętli nie jest żadnym środkiem, przeciwdziałającym uciskowi, bowiem krab może uniknąć wszelkiego ucisku, trzymając kończynę w pozycji zasadniczej, jeśli pętla jest luźna. Właśnie uporczywe silne



napinanie pętli wskazuje najlepiej, że nie ucisk jest główną przyczyną, wyzwalającą ruchy uwolnienia.

Wszystkie te fakty staną się zrozumiałe, jeśli przypuścimy, że właściwa podnieta działającą jest skrępowanie ruchów kończyny. O człowieku związanym, który próbuje zrzucić swe więzy nie powiedzielibyśmy zapewne, iż przyczyną jego działań jest ucisk sznurka na skórę. Sądziłibyśmy raczej, że „chce się rozwiązać“. Może i krab „chce“ tego samego? W każdym razie już w swej najpierwszej fazie reakcja jest daleko bardziej skomplikowana, niż możnaby sądzić.

Trzecią fazą refleksu jest reakcja motoryczna. Niełatwo jest zrozumieć, w jaki sposób 4 typy neuronów ruchowych mogą wyjaśnić wszystkie szczegóły procesu. Aby wykonać ruch pomocniczy kończyną skrępowaną, polegający na cofnięciu łokcia w tył (ruch 1 poprzedniej pracy), krab uruchamia staw 1 za pośrednictwem *m. abduct. coxae*. Gdyby reakcja była czysto lokalna, moglibyśmy ją uzależnić wprost od neuronu 3. W rzeczywistości reakcja jest zawsze prawie uzgodniona z ruchem kończyny wolnej, która próbuje ściągnąć pochwycony sznurek w kierunku ku wierzchołkowi kleszczy kończyny związanej. Główny wysięk kończyny wolnej pada na *m. ext. basi-sternalis*. Musimy więc uciec się conajmniej do dwóch neuronów ruchowych, z których każdy pobudza inne mięśnie.

Rzecz staje się daleko bardziej zawiła, jeśli poddamy bliższej analizie ruchy kończyny wolnej. Dla przykładu rozpatrzmy ruch 5 (kończyna wolna chwyta sznurek i pociąga go wprost ku górze, jeśli krab leży na grzbiecie), często występujący u kraba o przeciętych konektywach.

Zaczynamy od pozycji zasadniczej kończyny. Krab rozgina kończynę w stawie łokciowym (działa niewielki skurcz *m. ext. mero-carpalis*), skierowując kleszcze ukośnie naprzód. Następnie zostaje lekko zgięty staw 2 (działa *m. flex. basi-sternalis*) i kleszcze zbliżają się do pętli, przechodzącej przez środek propoditu kończyny związanej. Ale ruch ten jest tylko przybliżeniem i aby pętlę znaleźć, krab musi wykonać szereg ruchów poszukiwania, w których biorą udział kolejne lub jednoczesne kilkakrotne zgięcia i rozgięcia stawów 2, 5 i 6 (działają *mm. flex. et ext. basi-sternales, mero-carpates et pro-carpales*). Ten proces poszukiwania pętli sam w sobie jest czemś bardziej skomplikowanym. Nie jest tak,

aby neuron czy neurony motoryczne uruchomiły poprostu kończynę i ta wykonała szereg ruchów, z góry zakreślonych i zawartych potencjalnie w jednym pobudzeniu nerwowem. To się nie da pomyśleć. Raczej ruchy są plastyczne i zależne od okoliczności, przede wszystkim od położenia sznurka. Gdyby krab zakreślał wierzchołkiem kleszczy koła w przestrzeni, moglibyśmy mówić o jednorazowym uruchomieniu pewnego mechanizmu, ale wówczas kleszcze prawdopodobnie nie znalazłyby pętli. To właśnie jest ciekawe, że kończyzna nie wykonywa ruchów ślepych, ani też nie skierowuje się do pętli z absolutną dokładnością, tylko *szuka i znajduje*. Pomimo znacznej naogół pewności ruchów kraba, wskazuje uważna obserwacja, że ruchy kończyny są ustawicznie korygowane, jej błąd staje się coraz mniejszy. Proces szukania, oparty na jednoczesnych i kolejnych skurczach wielokrotnych conajmniej 6 grup mięśni (zginacze i rozginacze stawów 2, 5 i 6), skurczach coraz to innej intensywności, absolutnie nie może być z góry przewidziany w jednej podniecie. Z daleko większą słusnością moglibyśmy mówić o ustawicznym prądzie różnorodnych podniet, przynoszonych przez różne neurony ruchowe.

Należy jeszcze uwzględnić, iż podrażnienie kończyny skrepowanej nie jest jednostką stałą, tylko się zmienia z każdą sekundą, na co wpływają ruchy tej kończyny, wciąż zmieniające jej położenie, wielkość ucisku pętli i wielkość oporu. Więc przez neurony czuciowe wpływa do ośrodków cały szereg szybko po sobie następujących podniet i to musi w jakiś sposób się odbić na ruchach kończyny wolnej.

W ciągu swoich poszukiwań kończyzna wolna wciąż odbiera i powoduje bardzo różnorodne wrażenia, płynące częściowo z różnego napięcia poszczególnych mięśni, częściowo zaś z częstego stykania się kończyny z różnymi punktami powierzchni ciała. Bardzo często np. krab szczypie koniec swego odwłoku, potem przenosi kleszcze na maxillipedes i t. d. Podrażnienie odwłoku, odbite w ośrodkach nerwowych, nakaże kończynę się cofnąć. Podobnych „nakazów“ otrzymuje kończyzna bardzo wiele i każdy z nich jest całkowitym normalnym refleksem. Ale i własne wrażenia kończyny szukającej wpływają na jej ruchy. Gdy sznurek trafi pomiędzy człony szeroko otwartych kleszczy, te się zamykają i sznurek zostaje pociągnięty. To znowuż jest

całkowitym refleksem, spowodowanym przez podrażnienie włosków czuciowych, położonych na wewnętrznej powierzchni obu członów kleszczy. Skoro jednak kończyna inaczej się zachowuje, gdy natrafia na sznurek, niż gdy natrafia na przeciwległy łokieć, można przypuścić, iż i jej własne wrażenia wpływają na jej ruchy.

Jeśli wolny koniec sznurka jest długi i po chwyceniu go kleszczami oraz rozgięciu stawu łokciowego kończyna nie zdoła go napiąć, to krab kilkakrotnie próbuje zgiąć i rozgiąć kończynę, poczem sznurek wypuszcza. Po rzuceniu sznurka, kleszcze znowuż zaczynają swe poszukiwania i po chwili chwytają sznurek ponownie, ale tym razem już bliżej węzła. Zatem ten drugi szereg ruchów czemś się różni od pierwszego, skoro prowadzi do innego wyniku. Musiała zajść jakaś zmiana w udziale poszczególnych neuronów ruchowych. Gdy sznurek został pochwycony tak, że może być napięty, kończyna napina go całym wysiłkiem *m. ext. mero-carpalis*, trwającym przez kilka sekund. Otóż, czy sznurek może czy nie może być napięty, zaciśnięcie go w obu przypadkach jednakowo podrażnia włoski kleszczy. A jednak w pierwszym przypadku działa *m. ext. mero-carpalis* łącznie z *m. adductor chelae*, w drugim zaś działa *m. abductor chelae*. Reakcja jest zupełnie inna, skąd wniosek, iż nie jest ona wywoływana przez jakieś jedno podrażnienie lokalne, tylko przez szereg podrażnień kończyny działającej, w których opór („czucie mięśniowe“) gra rolę pierwszorzędną.

Wciąż idziemy drogą, którą wskazał Szymanski w przytoczonej cytacie i staramy się odnaleźć „elementy“ zachowania się kraba. Jak dotąd rozważyliśmy dopiero jeden z najprostszych ruchów rozwiązywania, który występuje pospolicie i u kraba operowanego, a zatem dla wytłumaczenia którego powinny wystarczyć same tylko neurony rdzenia. Wynik nasz tymczasowy jest jeden tylko. Ruch 5 kończyny wolnej nie jest jednolitym odruchem, ani prostym ani złożonym. Najwyżej można mówić o bardzo wielkiej liczbie różnorodnych odruchów, szybko po sobie następujących i wywołanych nieustannie zmienną sytuacją. Jeśli każdy składowy refleks elementarny może polegać na określonym niezmiennym mechanizmie, to całość zjawiska jest w wysokim stopniu plastyczna i zmienna.

Oczywiście opisane poprzednio 4 typy neuronów ruchowych

stanowią tylko bardzo gruby schemat, który sam w sobie niewiele wyjaśnia. Neurony każdego typu są bardzo liczne i funkcje ich mogą być jaknajrozmaitsze. Można je porównać z klawiaturą fortepianu, której kombinacje tonów, po uwzględnieniu wahań intensywności mogą być nieskończenie różne. Każdy klawisz stanowi określony mechanizm, ale wszystkie razem tworzą podłoże, na którym się rozwinęła cała niemal historia muzyki. Analiza utworu muzycznego przez podanie go w formie szeregu kombinacji tonalnych z oznaczeniem liczbowym intensywności każdego poszczególnego tonu byłaby istotnie podaniem „elementów“ utworu, ale elementów, jak się każdy zgodzi, niewłaściwych. Bowiem istnieją jednostki innego rzędu, które pozwalają utwór opisać i zrozumieć.

Sądzę też, iż analizowanie ruchów kraba przez sprowadzanie każdego poruszenia do skurczu określonego mięśnia i udziału określonych neuronów jest zadaniem nadmiernie trudnym, a co gorzej jałowem. W wyniku otrzymalibyśmy skomplikowane nudne wzory, które szczegółowo przedstawiłyby „elementy“, pozostawiając całość zjawiska na uboczu. Problematy koordynacji ruchów, współpracy kończyn, celowości reakcji, pamięci, zdolności uczenia się, plastyczności i zmienności w zachowaniu się zwierzęcia nie mogą być rozwiązane na drodze analizowania układu neuronów i mięśni. Problematy te wcale nie są natury mechanicznej. Jeśli założymy, iż system nerwowy kraba składa się li tylko z łuków odruchowych, z których każdy jest niezmiennym i nieplastycznym mechanizmem, to plastyczność zachowania się zwierzęcia będziemy musieli tłumaczyć z pominięciem systemu nerwowego. Zmienność możemy wytłumaczyć przypadkową zmiennością bodźców i warunków, ale nie możemy w ten sposób tłumaczyć zdolności kraba celowo reagować na te zmienne bodźce. Jeśli, jak tego chce Bethé, wszelki mechanizm nerwowy jest predestynowany z góry i jednakowy u wszystkich osobników, to w takim razie musi istnieć coś, poza systemem nerwowym, czemu mogliśmy przypisać rolę aktywno-twórczą. Przecie plastyczność zachowania się kraba jest prostym faktem doświadczalnym.

Rozważenie środkowej fazy refleksu najlepiej uwydatni, iż anatomja systemu nerwowego nie może wytłumaczyć ruchów kraba. Rola neuronów asocjacyjnych może być zbadana w przypadku kraba o przeciętych konektywach. Możemy tu wyłączyć

neurony 12, 13, 15 i 16, jako związane z mózgiem. Podobnie wyłączamy neuron 9, który łączy neuropile zwojów jednej tylko strony rdzenia, gdy w naszym przypadku podrażnienie kończyny wyzwała ruchy kończyny przeciwległej. Zatem pozostają dwa tylko neurony, 10 i 11, które mają wytłumaczyć całe zachowanie się kraba! A przecie neurony te mówią nam tyle tylko, że neuropile wszystkich zwojów obu stron są ze sobą połączone. Neurony asocjacyjne stanowią jedynie „drogi publiczne“, problemat zaś leży w tem, co właściwie po tych drogach krąży. W tym przypadku, jak i we wszystkich innych, stykamy się zawsze z tym samym wnioskiem: niema żadnej proporcjonalności pomiędzy nieskończonem bogactwem możliwych ruchów kraba, a prostotą budowy systemu nerwowego.

Dwie możliwości mamy przed sobą. Jeśli słuszna jest teoria morfologicznej ciągłości łuku odruchowego, to cały ciężar spada na morfologję, która powinna przedstawić szczegółowy przebieg wszystkich włókienek pierwotnych na całym obszarze systemu. Praktycznie jest to zadanie nieosiągalne. Czy jednak warto go osiągać? Gdyby teoria była słuszna, każdy włoski czuciowy byłby połączony z określonym włókienkiem motorycznym, stanowiąc zamknięty w sobie łuk. Zachowanie się kraba byłoby wynikiem działalności kolosalnej liczby nieplastycznych elementów, które musiałyby zawierać w sobie z góry wszystkie możliwe ruchy. Liczba tych elementów, jakkolwiek wielka, musiałaby być skończona, i jeśli każdy z nich odpowiada jednej tylko niezmiennej reakcji, to teoria nie godzi się z doświadczeniem. Bowiem liczba możliwych ruchów jest bezgraniczna. Teoria nie tłumaczyłaby najważniejszych problematów zachowania się. Klawiatura fortepianu staje się plastyczna w ręku wirtuoza, któż jest jednak tym wirtuozem, który przetwarza mechanizmy włókienek w celową reakcję?

Jeśli słuszna jest teoria neuronów, to cała trudność spada na neuropil i jego rolę transformacyjną. Odnosząc wszystkie szczegóły zachowania się zwierzęcia do systemu nerwowego, musielibyśmy wnioskować, iż kardynalną cechą ośrodków nerwowych jest przedewszystkiem ich plastyczność; umiejętność celowego reagowania na bodźce świata zewnętrznego. Tylko taki wniosek tłumaczyłby fakty. Byłaby to właśnie „vom mechanischen

Gesichtspunkt unhaltbare Anschauung“, nie mniej pogląd jedynie możliwy. Nie mam bynajmniej zamiaru dyskutować tych trudnych kwestyj. Chciałem tylko wskazać, iż swoim zachowaniem się krab musiał nas do nich doprowadzić.

Raz jeszcze na chwilę powrócę do ruchów kraba operowanego. Rdzeń zwierzęcia otrzymuje teraz nierównie mniej podnieć, gdyż przecięcie konektywów wyłącza cały szereg neuronów: przypominam, iż conajmniej 19 typów neuronów mózgowych ma połączenie z rdzeniem. Wyzwolone z pod wpływów mózgu, ruchy stają się niedołączne, znacznie mniej różnorodne, mniej plastyczne i brak im głębszej koordynacji. Jednak zasadnicze cechy systemu nerwowego kraba zostają zachowane i w rdzeniu izolowanym. Niektóre ruchy rozwiązywania i ruchy obronne zachowują swą cechę plastyczności. Jordan wykazał, iż mózg oddziałuje na rdzeń nie samą swoją obecnością, tylko posyłając impulsy, które można naśladować sztucznie (doświadczenia na *Astacus* i *Cancer pagurus*). Jeśli przeciąć jeden konektyw, to chód staje się anormalny i zwierzę zakręca na stronę nieoperowaną. Jeśli jednak związany z rdzeniem odcinek przeciętego konektywu podrażniać prądem, to krab idzie naprzód i ruchy kończyn obu stron stają się systematyczne. Podobnie krab, któremu przecięto oba konektywy i który pozostaje nieruchomy, opierając się na anomalnie zgiętych kończynach, w ten sam sposób może być pobudzony do wyprostowania kończyn i zrobienia kilku kroków naprzód. Otóż należy uwzględnić, iż w znacznym stopniu chodzi tu o ruchy zautomatyzowane. Gdyby po podrażnieniu konektywów prądem, krab w celowy sposób zaczął się rozwiązywać moglibyśmy mówić o sztucznym zastąpieniu roli mózgu. Aby otrzymać ten efekt, należałoby jednak podrażniać nie konektyw, tylko określone jego włókna i w określonym porządku. Nikt nie wątpi, iż mózg nie produkuje żadnej specyficznej „energji mózgowej“ i pod tym względem łatwo go naśladować. Ale nie możemy naśladować plastyczności mózgu, jego zdolności produkowania owych powszechnie znanych energii w takiej chwili i w takim punkcie, aby w każdym danym przypadku reakcja była celową odpowiedzią na podrażnienie.

Bethe i Jordan wspominają parokrotnie, iż krab obustronnie operowany z biegiem czasu zmienia swe zachowanie się, do pewnego stopnia powracając do normy. Mogę to potwierdzić

dla *Dromia*, choć posiadam pod tym względem szczupły materiał. Widziałem parę razy, iż w kilka dni po operacji krab posiada ruchy znacznie bardziej skoordynowane, niż przedtem. Krab potrafi wykonać kilka kroków naprzód, ruchy obronne są żywsze i bardziej celowe, nawet niekiedy może się odwrócić. Ponieważ połączenie z mózgiem zostało przerwane, mówią niektórzy, więc cała pozorna celowość ruchów w rzeczywistości jest tylko szeregiem odruchów. Pomijając możliwość regeneracji nerwów, możliwe jest jednak przypuszczenie ciekawsze i naukowo bardziej płodne. Można mianowicie przypuścić, że i rdzeń izolowany nie tylko potrafi reagować celowo, ale ponadto potrafi się uczyć! Sprawa jest godna specjalnych doświadczeń.

W końcu pytanie, jak mamy nazwać wszystkie opisane ruchy rozwiązywania *Dromia*? Nazwać je refleksami nie sposób, gdyż nie uwzględnilibyśmy ich cechy najbardziej istotnej: ich plastyczności. Z tego samego powodu zachowanie się kraba nie pokrywa się z definicją instynktu. Nie mamy żadnych podstaw do twierdzenia, iż krab posiada intelekt...

Może najprościej będzie poniechać wszelkich sporów o nazwę. Czy nazwiemy postęпки ludzkie refleksami, czy przypiszemy krabowi rozum, w obu przypadkach będziemy się spierali o nazwę tylko. Problemem zaś pozostanie wielkie zasadnicze podobieństwo zachowania się, pomimo największych różnic w budowie systemu nerwowego. Zdaniem morfologów, system nerwowy rozgwiazdy stoi na bardzo niskim szczeblu rozwoju. Mimo to wykazał Preyer, iż rozgwiazdy w ten sam plastyczny i bardzo różnorodny sposób uwalniają się z więzów, jak i nasze kraby. Niektórzy wnioskujeją: zatem, ruchy kraba są tylko refleksami. Inni znowuż mówią, że miarodajne są fakty konkretnego zachowania się, które możemy obiektywnie opisywać i zestawiać ze sobą, dążąc do ustalenia prawa powszechnego, iż zachowanie się substancji żywej wszędzie podlega tym samym zależnościom ogólnym. Na faktach, nie na spekulacjach teoretyczno-anatomicznych prawo to winno być oparte.

Z dwiema cytatami, które przytoczyłem na początku rozdziału, pouczające jest zestawić wniosek fizjologa Albrechta Bethego, gorącego zwolennika teorii automatyzmu ruchów zwierzęcych. Badacz ten w następujący sposób kończy szereg swoich prac nad systemem nerwowym *Carcinus*, wynik trzech lat su-

miennych, niezwykle precyzyjnych poszukiwań. System nerwowy kraba okazał się daleko bardziej skomplikowany, niż można było przypuszczać i dokładne zbadanie jego anatomji jest niemal niepodobieństwem. „Dazu kam, dass das Reflexleben des Versuchstieres viel verwickelten ist, als ich erwartet“. „Sobin ich auch jetzt, wo ich meine ganze Arbeit überblicke, zu dem traurigen Befunde gekommen, dass für die faktische Erkenntnis nichts dadurch gewonnen ist. Fände man nicht Befriedigung in dem Suchen nach Erkenntnis, man würde die Hände verzweifelnd in den Schoss legen und sagen: Es ist zu schwer für uns Menschen“ (6, str. 449 i 450).

### Streszczenie.

Ruchy rozwiązywania się kraba, opisane w pracy poprzedniej, próbuję wytłumaczyć na drodze mechanizmów anatomiczno-fizjologicznych, podając możliwie wszechstronnie anatomiczną podstawę ruchów pierwszej pary kończyn tułowia. W szczególności podaję: opis członów kończyny, opis stawów, mięśni, ścięgien, teoretycznie możliwych ruchów przy maksymalnych skurczach mięśni, oraz unerwienia kończyny, Przytaczam wyniki doświadczeń nad przecinaniem konektywów okołoprzelykowych *Dromia*. Krab w tych warunkach staje się daleko bardziej niedołączny, niż to podał *Bethe* dla *Carcinus*, zachowując jednak pewną koordynację ruchów.

Szczegółowy opis jednego typowego ruchu rozwiązywania się wykazuje, iż ruch ten jest plastyczny i niezwykle skomplikowany ze stanowiska anatomji ośrodków nerwowych. Znana dotąd struktura systemu nerwowego jest zbyt prosta, aby mogła wytłumaczyć ruchy kraba. Zadanie sprowadzenia każdego ruchu zwierzęcia do udziału określonego elementu morfologicznego jest niewykonalne i plastyczność oraz celowość ruchów kraba możemy pojąć jedynie, przypisując ośrodkom nerwowym rolę twórczą. Zasadnicze prawa zachowania się są prawdopodobnie jednakowe dla wszystkich zwierząt, są w każdym razie niezrównanie bardziej jednostajne, niż odnośne stosunki morfologiczne,

Psychologja zwierząt niema obowiązku czekać, aż fizjologja rozwiąże wszystkie problemy systemu nerwowego. Wolno jej posługiwać się własnymi jednostkami i ustalać swoje własne prawa.



## PIŚMIENNICTWO.

1. Allen E. J. 1894. Studies on the Nervous System of Crustacea. 1—3. Quarterly Journ. of Microsc. Science **36** (461).
2. Baglioni S. 1913. Die Grundlagen d. vergl. Physiologie des Nervensystem u. d. Sinnesorgane. Wintersteins Handbuch. **IV**. Jena.
3. Bethe A. 1895. Studien über das Centralnervensystem von *Carcinus Maenas* nebst Angaben über ein neues Verfahren der Methylenblaufixation. Arch. f. mikr. Anat. **44**. (579).
4. Bethe A. 1897. Das Nervensystem von *Carcinus Maenas*. I Teil, 1 Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat. **50**. (460).
5. Bethe A. 1897. Ten sam tytuł. 2 Mitteilung. Ibidem (589).
6. Bethe A. 1898. Ten sam tytuł. II Teil, 3 Mitteilung. Ibidem. **51**. (382).
7. Dembowski J. 1925. Badania doświadczalne nad zachowaniem się kraba *Dromia vulgaris*. Cz. I. Prace Inst. im. M. Neckiego. **3**. № 1.
8. Gerstaecker A. u. Ortman A. E. 1901. Crustacea Malacostraca. Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierreiches. **V**. Abt. II. Leipzig.
9. Huxley Th. H. 1880. L'écrevisse. Edition française. Paris.
10. Jordan H. 1910. Die Leistungen des Gehirnganglions bei den krebstartigen Tieren. Pfügers Archiv. **131**. (317).
11. Klunzinger C. B. 1911. Über die Gliederung und Gelenke der Decapoden Crustaceen im Vergleich mit den Insekten. Verh. d. Deutsch. Zoolog. Ges. 20—21 Jahr. (125).
12. Krieger K. R. 1880. Über das Centralnervensystem des Flusskrebse. Zeitschr. f. wiss. Zool. **33**. (527).
13. Langner K. 1860. Über den Gelenksbau bei den Arthrozoen. Denkschrift d. Wiener Akademie. (99).
14. Lemoine V. 1868. Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux, musculaire et glandulaire de l'Écrevisse. Thèse présent. à la Fac. d. Sc. de Paris. № 302. Paris. (1—233).
15. List T. 1895. Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Athropoden. I Teil. *Astacus fluviatilis*. Morpholog. Jahrb. **22**. (380).
16. List T. 1895-7. Ten sam tytuł. II. Teil: Die Decapoden. Mitteil. aus d. Zool. Station zu Neapel. **12**. (74).
17. Milne-Edwards H. 1834. Histoire naturelle des Crustacés. Paris, Rozet **1**.
18. Parker T. I. and Rich I. G. 1893. Observations on the Myology of *Palinurus Edwardsii*, Hutton. Sydney. (159).
19. Preyer W. 1866-7. Über die Bewegungen der Seesterne. Mitteil. aus d. Zool. Station zu Neapel. **7**. (27 i 191).

20. Retzius G. 1890. Zur Kenntnis des Nervensystems der Crustaceen. Biolog. Untersuchungen. Neue Folge. I. Stockholm.
31. Szymanski I. S. 1913. Methodisches zum Erforschen der Instinkte. Biolog. Zentralbl. 33. (260).
22. Yung E. 1878. Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les Crustacés Décapodes. Arch. d. Zool. exp. et génér. 7. (401).

## OBJAŚNIENIE RYSUNKÓW.

Rys. 1 i 2 ilustrują budowę poszczególnych członów lewej przedniej kończyny *Dromia*. Na rys. 1 kończyna jest widziana od wewnątrz (strony grzbietowej), na rys. 2 — od zewnątrz.

Rys. 1a. Dactylopodit, *csd*—condylus superior dactyli, *abc*—ścięgno m. abduct. chelae, *adc*—ścięgno m. adduct. chelae.

Rys. 1b. Propodit, *aap* i *app*—acetabula ant. et post. propi. *f*—flexor, *e*—extensor procarpales.

Rys. 1c. Carpopodit, *cdc*—obydwa cond. distales carpi, *cac* i *cpc*—cond. ant. et post. carpi, *f* i *e*—flex. et ext. mero-carpales, *x*—zwapniała nasada ścięgna.

Rys. 1d. Trzy złączone człony: M—meropodit, I—ischiopodit i BP—basipodit, *am*—acet. meri, *cam* i *cpm*—cond. ant. et post. meri, *emi*—ścięgno m. ext. mero-ischiadicus, *api*—acet. post. ischii, *cab*—cond. ant. basi, *f*—obydwa ścięgna m. flex. basi-sternalis, *ant*—preformowane miejsce autotomji kończyny.

Rys. 1e. Coxopodit, *cmcx*—cond. major coxae, wchodzący w acet. post. ischii, *aacx*—acet. ant. coxae dla cond. ant. basi, *cp*—cond. post. coxae, *f* i *e*—ścięgna mm. adduct. et abduct. coxae.

Rys. 2a—2e przedstawia te same człony od zewnątrz. Oznaczenia dodatkowe: *cid*—cond. inferior dactyli, *cpb* (Rys. 2d)—cond. post. basi, *e* tegoż rysunku—ścięgno m. ext. basi-sternalis, *ca* (Rys. 2e)—cond. ant. coxae.

Rys. 3. Schemat płaszczyzny zasadniczej. *R*—rostrum, *St.*—sternum, *cpcx*—obydwa cond. post. coxae. *cacx*—położenie cond. ant. coxae.

Rys. 4. Schemat pola na brzusznej powierzchni pancerza kraba, wszystkich punktów którego może dotknąć wierzchołek kleszczy lewej przedniej kończyny.

Rys. 5. Narys wszystkich ścięgien kończyny: *adc* i *abc*—adduct. i abd. chelae, *fpc* i *epc*—flex. i ext. pro-carpales, *fmc* i *emc*—flex. i ext. mero-carpales, *emi*—ext. mero-ischiadicus, *fsb* i *esb*—flex. i ext. basi-sternalis, *adcx* i *abcx*—ad—i abduct. coxae.

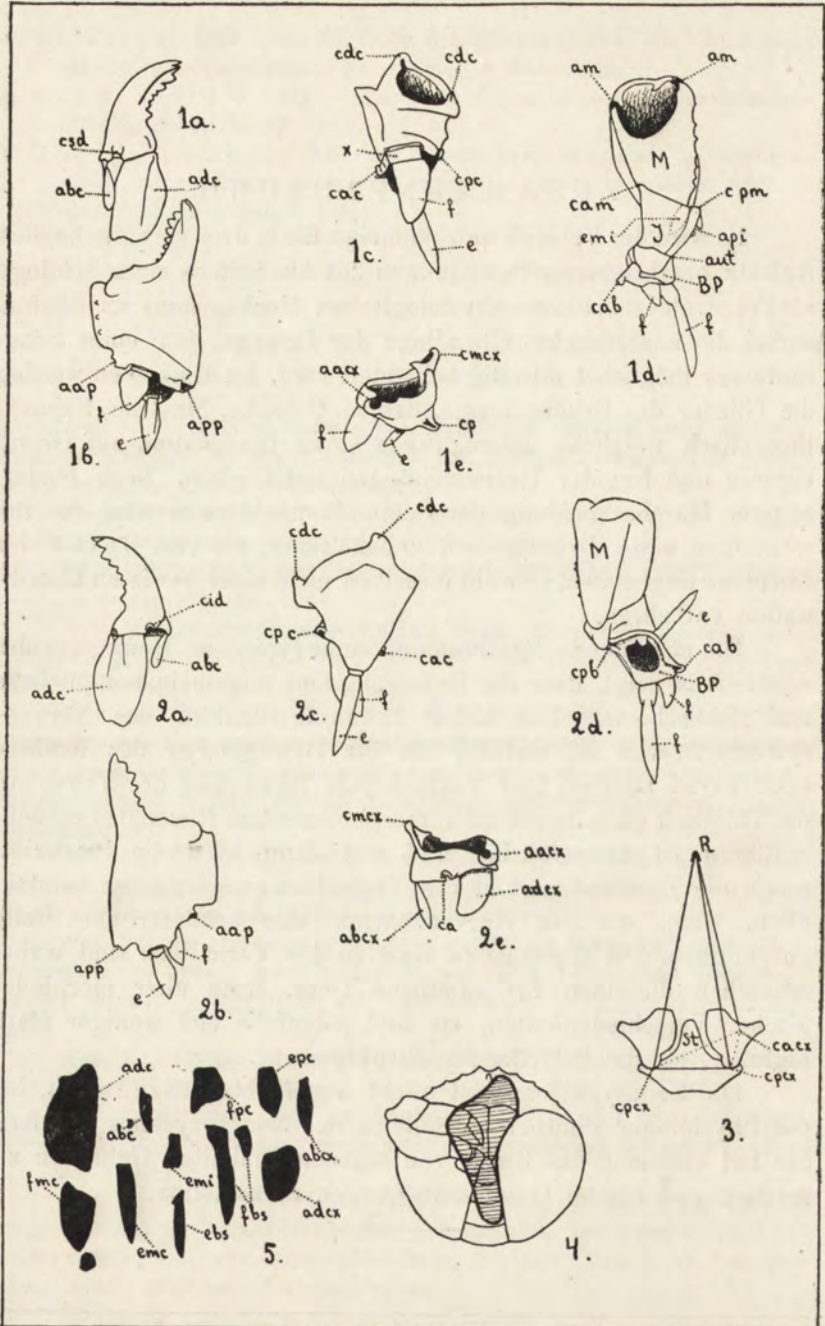
Wszystkie rysunki  $\frac{3}{4}$  wielkości naturalnej.

## ZUSAMMENFASSUNG.

Es wird der Versuch unternommen die in dem vorhergehenden Aufsatz beschriebenen Bewegungen des Abstreifens einer Schlinge als Folge eines anatomo-physiologischen Mechanismus zu deuten, wobei die anatomische Grundlage der Bewegungen eines Scherenfusses möglichst allseitig behandelt wird. Im Einzelnen werden die Glieder des Scherenfusses, dessen Gelenke, Muskeln, Sehnen, theoretisch mögliche Bewegungen sowie Innervation auf Grund eigener und fremder Untersuchungen beschrieben. Nach beiderseitiger Durchschneidung der Schlundkonnective werden die Bewegungen einer *Dromia* weit unbeholfener, als von Bethe für *Carcinus* angegeben, obwohl dieselben nicht einer gewissen Koordination entbehren.

Die eingehende Beschreibung einer typischen Bewegung des Abstreifens zeigt, dass die Bewegung eine ungemein komplizierte und plastische ist. Die bisher bekannte Struktur des Nervensystems ist viel zu einfach, um die Bewegungen des Krebses erklären zu können. Der Versuch jede Bewegung des Tieres auf die Tätigkeit eines bestimmten morphologischen Elementes zurückzuführen ist unausführbar und erst dann wird die Plastizität sowie die Zweckmässigkeit des Verhaltens einigermaßen verständlich, wenn wir den Nervenzentren eine schöpferische Rolle zuschreiben. Die allgemeinen Gesetze des Verhaltens sind wahrscheinlich dieselben für sämtliche Tiere, trotz aller morphologischer Verschiedenheiten, sie sind jedenfalls viel weniger mannigfaltig, als die betreffenden Strukturen.

Die Zoopsychologie ist nicht verpflichtet zuzuwarten, bis die Physiologie sämtliche Probleme des Nervensystems aufklärt. Sie hat vielmehr das Recht von eigenen Einheiten Gebrauch zu machen und eigene Gesetzmässigkeiten aufzustellen.



J. Dembowski.

TOWARZYSTWO NAUKOWE WARSZAWSKIE  
PRACE INSTYTUTU IM. NENCKIEGO  
ZAKŁAD FIZJOLOGJI.

TRAVAUX DE L'INSTITUT NENCKI  
LABORATOIRE DE PHYSIOLOGIE.

Tom III, zesz. 2.

---

---

MIECZYŚLAW BOGUCKI.

---

## O wpływie białka wprowadzonego otrzewnie na przemianę materji u płazów.

(Influence des protéines injectées sur le métabolisme  
des Amphibiens).

Badania nad wpływem, jaki wywierają na przemianę materji w organizmie różnorodne substancje białkowe, wprowadzone otrzewnie (parenteralnie), trwają już od połowy XIX wieku. Szły one w kierunku rozwiązywania następujących pytań: czy obce białko jest wogóle trujące dla organizmu, ewentualnie, czy stopień szkodliwości zależy od stopnia obcości danego białka dla badanego organizmu, i czy może być ono asymilowane przez organizm podobnie jak białko pokarmowe.

Dane literatury dotychczasowej stwierdzają, że organizm reaguje na wprowadzone parenteralnie ciała białkowe niejednako, zależnie od rodzaju tych ciał. Jednakże zgodne wyniki otrzymano tylko w stosunku do jednego rodzaju białka, mianowicie białka kurzego, które zawsze wywołuje białkomocz, aczkolwiek ilości białka w moczu, znajdowane przez różnych autorów po zastrzyknięciu białka kurzego, ulegają szerokim wahaniom.

Daleko mniejsza zgodność wyników występuje w tych badaniach, w których do ustroju wprowadzano sernik, żelatynę syntoninę lub alkalialbuminaty. W większości przypadków i te substancje również wywołują albuminurję.

Jeśli natomiast przejdziemy do białek surowicznych, to uderza nas jaskrawa rozbieżność otrzymanych wyników, występująca w początkowym okresie badań w tej dziedzinie. Z jednej strony Claude Bernard ('59), Creite ('69), Favoret ('82), Weiss ('97) i in. stwierdzili stałe występowanie albuminurji po zastrzyku obcej surowicy, której towarzyszy szereg objawów patologicznych, kończących się śmiercią; z drugiej strony—Stokwis ('64), von Ott ('83), Ponfick ('75), Forster ('75), i in. podnoszą, że zastrzyk obcej surowicy jest zupełnie nieszkodliwy dla organizmu, nie wywołuje wcale lub prawie wcale albuminurji, i dochodzą do przekonania, że organizm ją asymiluje.

Okres badań od początku bieżącego stulecia odznacza się większą zgodnością wyników i potwierdza stanowisko Forstera, Ponficka i Otta. Wynika to z prac Oppenheimera ('04), Friedmanna i Isaaca ('07), Heilnera ('08), Cramera ('08) i in., według których parenteralnie wprowadzone do ustroju białko, o ile nie jest wydalone przez nerki, zostaje przezeń zużyte. Pacchioni i Carlini ('05) podają jednak, że obce białka, jak białko kurze, roślinne i surowica obcego gatunku są zatrzymywane w tkankach jako takie. To samo stwierdził Szumowski ('08) w odniesieniu do zeiny, którą niezmienną w wątrobie znalazł w 5 godzin po zastrzyku.

Zabiegi, skierowane ku utrzymaniu ustroju w równowadze azotowej przez parenteralne wprowadzanie substancji białkowych, zostały uwiecznione skutkiem w doświadczeniach Ornsteina ('12), który zastrzykiwał psu surowicę wołu i konia, oraz w tych doświadczeniach Rona i Michaelisa ('08), w których do zastrzyku użyta była surowica konia. Użycie przez tych autorów kazeiny i mleka krowiego zamiast surowicy końskiej wywoływało objawy patologiczne.

Zagadnienie dotyczące wpływu zastrzykniętej zwierzęciu surowicy własnego gatunku również nie zostało dotychczas rozwiązane. W jednych doświadczeniach (Rona i Michaelis '08, Friedmann i Isaac '07), wstrzyknięcie surowicy własnego gatunku wywołuje wzmoczenie przemiany azotowej, w innych nie wywiera ono żadnego wpływu (Rona i Michaelis, Lommel '08).

Jak z powyższego wynika, kwestja wyzyskania przez ustrój białka wprowadzonego parenteralnie nie została do dziś w spo-

sób ostateczny rozwiązana, zwłaszcza, że wszystkie dotychczasowe badania, z wyjątkiem badań F a v o r e t a ('82), prowadzone były na organizmach zwierząt ciepłokrwistych.

F a v o r e t, którego praca znana mi jest tylko z cytaty innych autorów, podaje, że u żaby po zastrzyknięciu obcego białka (białko kurze, surowica konia) występuje albuminuria, podobnie jak u zwierząt ciepłokrwistych.

Brak dostatecznych danych co do zachowania się ustrojów zmiennocięplnych pod wpływem parenteralnie wprowadzonego białka skłonił mnie do podjęcia niniejszych badań, które były przeprowadzone na organizmie żaby (*Rana esculenta*).

W badaniach swych pragnęłam rozwiązać następujące pytanie: czy organizm żaby wydała parenteralnie wprowadzone białko jako takie, i jaki jest wpływ wstrzykniętego białka na przemianę materji. Biorąc pod uwagę, że żaba może reagować w sposób różny na zastrzyk białka zależnie od stopnia obcości tego białka w stosunku do jej organizmu, używałam do zastrzyków trzy rodzaje białka: 1) białko kurze, 2) surowicę konia, 3) surowicę żaby. W początkowych doświadczeniach białka były wprowadzane do worków limfatycznych, w późniejszych zaś śródtrzewnie.

Ilości wydalonego  $CO_2$  i  $N$  przed i po wprowadzeniu białka służyły mi za miarę zmian przemiany materji.

Wszystkie doświadczenia dokonywane były na zwierzętach, głodzonych w temperaturze stałej, wynoszącej 24 — 25° C.

Podczas doświadczeń żaby były trzymane w szczelnie zamkniętych słojach szklanych pojemności 2,5 litra, połączonych z jednej strony z płuczkami, zawierającymi kwas siarkowy i ług sodowy, oraz z rurą, wypełnioną wapnem sodowanym, z drugiej zaś strony z rurami Pettenkofera, zawierającymi  $\frac{n}{10}$  ług barowy, i z ssącą pompą. Powietrze było przepuszczane dwa razy na dobę w ciągu ok. 2 godzin.

Doświadczenia oddzielne trwały przeciętnie około 20 godzin, a z otrzymanych w nich ilości  $CO_2$  i  $N$  była następnie obliczana produkcja dobową azotu i dwutlenku węgla.

Azot oznaczałam metodą K j e l d a h l a. Do odbiałczania moczu w przypadkach białkomoczu używałam płynu S c h e n k á.

### 1. Wpływ zastrzyków białka kurzego.

Białko kurze wstrzykiwane było po rozcieńczeniu płynem fizjologicznym (0,65%  $NaCl$ ).

Z załączonej tabeli (I) widać, że reakcja organizmu żaby na wprowadzone parenteralnie białko kurze zależna jest od wielkości dawki. Zastryk, wprowadzający niewielką w stosunku do wagi zwierzęcia ilość białka, nie wywiera żadnych zmian w przemianie azotowej, jak to ma miejsce w doświadczeniu Nr. 1 tab. I, w którym ilość wprowadzonego białka ( $N \times 6.25$ ) wynosiła 0,55% wagi zwierzęcia. Większe dawki wywołują natomiast bardzo wyraźną albuminurję, trwającą szereg dni po zastrzyku. O ile, jak to miało miejsce w doświadczeniu 3 (tab. I), albuminurja występuje samorzutnie już przed zastrzykiem, to po zastrzyku znacznie się wzmacnia.

Jeśli ilość wprowadzonego parenteralnie białka kurzego nie przekracza pewnego maksimum, to ilość azotu niebiałkowego w moczu utrzymuje się po zastrzyku na tym samym poziomie, co przed zastrzykiem (patrz tab. I Nr. 1, 2, 3). W razie przekroczenia tego maksimum, co miało miejsce w doświadczeniu 4 (tab. I), ilość azotu niebiałkowego w moczu znacznie wzmacnia się.

Próba stwierdzenia, czy pojawiające się po zastrzyku białko w moczu jest białkiem kurzem, dała wynik negatywny (metoda precypitynowa). Wynik podobny otrzymali Cramer ('08) — na królikach, oraz Friedmann i Isaac ('07) — na psach.

Porównyując ilości wprowadzonego białka kurzego do ilości białka wydalonego w moczu, stwierdzamy, że w ciągu pierwszych kilku dni ilość wydalonego białka nie dosięgła ilości wprowadzonego. W doświadczeniu 2 naprz. w ciągu 4 dni po zastrzyku ilość azotu białkowego w moczu wyniosła 12,9 mg, wprowadzono zaś 15,4 mg  $N$ , czyli pozostało w organizmie 2,5 mg  $N$ , t.j. 16,2%. W doświadczeniu 4-em po 4-dniowej albuminurji, pozostało w organizmie 6,32 mg  $N$ , t.j. 13% z 48 mg  $N$  wprowadzonego.

Czy ta retencja była trwała — na to doświadczenia przytoczone nie dają odpowiedzi. W 4 dni po zastrzyku doświadczenia musiały być przerwane, gdyż na kończynach zwierząt zaczęły tworzyć się ranki.



TABELA I.

Produkcja N i CO<sub>2</sub> po zastrzyknięciu białka kurzego.  
(Production d'azote et d'acide carbonique après l'injection du blanc d'oeuf).

№ i data (№ et la date)	1 II, 1921		2 II, 1921		3 V, 1921		4 VI, 1921	
	Waga w g. (Poids de l'animal en gr.)	Ilość wstrzyk- niętego białka w mg., N (Quantité de pro- téines injectées en mgr. d'azote)	57.2	111.1	51	48	5.88	
Ilość wstrzyk- niętego białka w mg., N (Quantité de pro- téines injectées en mgr. d'azote)	7.7	15.4	23.8	48	5.88			
	0.55	1.67	1.34					
Ilość wstrzyknię- tego białka w sto- sunku do wagi zwierzęcia w 0/100 (Quantité de pro- téines injectées en 0/100 du poids de l'animal)	Ilości N wydalonego w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 heures)	Ilości N wydalonego w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 heures)	Ilości N wydalonego w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 heures)	Ilości N wydalonego w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 heures)	Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)	Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)		
	N białkowy (protéique) - mg	N niebiał- kowy (non protéique) - mg	N białkowy (protéique) - mg	N niebiał- kowy (non protéique) - mg	N białkowy (protéique) - mg	N niebiał- kowy (non protéique) - mg		
Przed zastrzyk- nięciem (avant l'injection)	0 0 0 0 0	12.85 11.79 8.96 9.87 10.27	— 8.99 7.46 8.87 8.98	— — — 15.50 22.70	— — — 279 257	— — — 0 0 0	— — — 155 184 193	
Po zastrzyknie- ciu (après l'injec- tion)	0 0 0 0 0	8.80 15.81 8.20 10.59 8.95	7.05 4.25 1.21 0.39 —	21.6 16.6 8.5 — —	296 350 363 — —	9.49 16.37 12.21 3.65 —	164 184 223 193 —	

W tabeli I-a zestawilem liczby, tyczące przemian energetycznych w okresie przed i po zastrzyku; liczby te wyprowadziłem z obliczeń, opartych na ilości azotu w moczu, oraz ilości wydalonego  $CO_2$ . Przy obliczeniach tych zakładałem, że azot w moczu występuje w postaci mocznika, i że węgiel ciał niebiałkowych pochodzi ze spalania węglowodanów i tłuszczów w równych ilościach (Librach ówna '22).

TABELA Ia.

Produkcja ciepła po zastrzyku białka kurzego.  
(Production de la chaleur après l'injection du blanc d'oeuf).

№ doświadczenia (№ de l'expérience)	3		4	
	W ciągu 2 dni (Pendant 2 jours)		W ciągu 3 dni (Pendant 3 jours)	
	przed zastrzy- kiem (avant l'injec- tion)	po zastrzyku (après l'injection)	przed zastrzy- kiem (avant l'injec- tion)	po zastrzyku (après l'injection)
N w mg (azote en mgr)	38.2	47.2	32.2	66.2
C niebiałkowy w mg (C protéique en mgr.)	37	41	42.3	— 33
Gramo-kalorje ciał niebiał- kowych (Gr-calories des substances non protéiques)	414	463	522	—
Gramo-kalorje ciał białko- wych (Gr-calories des substances protéiques)	979	1209	825	1698
Suma g-kaloryj (Totale)	1393	1672	1347	—

W doświadczeniu 3 ilość azotu białkowego, wydalona w ciągu pierwszych 2 dni po zastrzyknięciu 23,8 mg N białka kurzego, wynosi 38,2 mg. W ciągu takiego samego czasu, poprzedzającego zastrzyk, ilość azotu białkowego w moczu wyniosła 9,65 mg. W przypadku tym nadwyżka azotu białkowego w moczu po zastrzyku, wynosząca  $38,2 - 9,65 = 28,55$  mg, przewyższa ilość azotu białka zastrzykniętego ( $= 23,8$  mg). Ponieważ i w ciągu trzeciej doby po zastrzyku pojawiła się w moczu ilość

białka wyższa, niż to miało miejsce przed zastrzykiem, przeto można sądzić, o ile się przyjmuje, że nadwyżka białka w moczu pochodzi z wydalanego przez nerkę białka kurzego, iż organizm wydała całkowitą ilość białka wprowadzonego.

Uwidoczniony w tabeli I-a (Nr. 3) wzrost produkcji ciepłej po zastrzyku wynosi 279 g-kal., z czego na białka przypada 230 g-kal. i na węglowodany i tłuszcze — 49 g-kal. Nadwyżka ta wskazywałaby, że wzmożone potrzeby energetyczne po zastrzyku nie są pokrywane kosztem wprowadzonego białka, lecz jeśli nie wyłącznie, to przeważnie kosztem białka organizmu żaby.

W doświadczeniu Nr. 4 (tab. I-a) wzmożenie się azotu w moczu po zastrzyku jest wybitnie duże. Dane tabeli I-a wskazują nam, że dla węgla ciał niebiałkowych i jego odpowiednika kalorycznego w okresie po zastrzyku wypadają wartości ujemne. Zwiększeniu się  $N$  w moczu po zastrzyku nie odpowiada wzrost produkcji  $CO_2$ , którego należałoby spodziewać się przy całkowitym rozpadzie drobin białkowej. Należy zatem przypuszczać, że w danym przypadku azot, występujący w moczu, wchodzi w skład drobin daleko bogatszej w węgiel, niż mocznik, innemi słowy mielibyśmy tu do czynienia z niekompletnym rozpadem białka.

Z doświadczeń przytoczonych wynika, że organizm żaby reaguje na wprowadzone parenteralnie białko kurze podobnie, jak organizmy zwierząt ciepłotałych (króliki wg. Cl. Bernarda '59, Cramera '08, Oppenheimera, Munka i Lewandowskiego '99, psy wg. Friedmanna i Isaaca '05, Forstera '75, koza i cielę wg. Henriquesa i Andersena '14).

Wszyscy wspomniani autorowie stwierdzili występowanie albuminurji po zastrzyku, przyczem jednak wydalone w moczu białko nie przekraczało zazwyczaj ilości zastrzykniętego białka. Retencja wprowadzonego białka była zmienna, stanowiąc 27—88% dawki. U żaby retencja jest mniejsza: po upływie 4 dni wynosi 16, wzgl. 13%.

Na podstawie zauważonej retencji białka większość autorów wyprowadza wniosek, że zatrzymane białko zostaje zużyte przez ustrój. Wniosek taki oparty wyłącznie na bilansowaniu azotu, co miało miejsce we wszystkich doświadczeniach na zwie-

rzędach ciepłokrwestych, może budzić poważne wątpliwości. Byłby on częściowo usprawiedliwiony, gdybyśmy wiedzieli, że wydalone w moczu białko jest białkiem kury.

Jednakże reakcja precypitynowa wykazała, że wydalane w moczu białko nie jest identyczne z białkiem kury. Wobec tego faktu, stwierdzonego również dla zwierząt stałocieplnych, określanie retencji białka na podstawie ilości białka wprowadzonego i wydalonego w moczu jest iluzoryczne. Być może, iż białko w moczu jest rzeczywiście białkiem kurzem, które w organizmie badanym zatraciło tylko swój charakter specyficzny, z drugiej jednak strony nie mamy żadnej pewności, czy nie jest ono białkiem badanego zwierzęcia.

Jakkolwiekbyś sprawa ta będzie rozstrzygnięta w przyszłości, należy podkreślić, że parenteralne wprowadzenie białka kurzego do organizmu zarówno pojkilom jak homojotermicznego burzy normalną przemianę materji, wprowadza organizm w stan patologiczny. Obserwowana retencja białka przez organizm nie może objaśnić zmian jakie obserwujemy w przemianie materji i energii po zastrzyku, a przeto wątpić należy, aby organizm mógł zużytkować parenteralnie wprowadzone białko kurze w równym stopniu, jak po wprowadzeniu go per os.

Wzmożenie się przemiany energii po zastrzyku może być objaśnione zwiększoną pracą serca (Hári '12) i nerek i ewentualnie procesami chemicznymi, zmieniającymi specyficzny charakter wstrzykniętego białka.

## 2. Wpływ zastrzyków surowicy żabiej.

Rozpatrując wpływ, jaki wywiera na przemianę głodową żaby parenteralnie wprowadzona surowica żaby tego samego gatunku, należy podkreślić, że jest on niejednakowy w zależności od obecności w surowicy hemoglobiny. O ile zastrzyknięta surowica była zhemolizowana, jak to miało miejsce w doświadczeniu 6 i 10 (tabela II), to zwierzęta reagowały wyraźną albuminurją. Brunatno-czerwone zabarwienie moczu wskazywało, że hemoglobina była wydalona przez nerki.

Należy sądzić, że wystąpienie albuminurji w przytoczonych przypadkach jest spowodowane obecnością hemoglobiny w zastrzykniętej surowicy. W tych bowiem przypadkach, w któ-

TABELA II.

Produkcja N i CO<sub>2</sub> po zastrzyku surowicy żabiej, zawierającej hemoglobine.  
(Production d'azote et d'acide carbonique après l'injection du serum de grenouille contenant de l'hémoglobine).

№ i data (№ et la date)	6 I.1922		10 II.1922		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éliminée pendant 24 h.)	Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éliminée pendant 24 h.)
	43	83	37	2.8		
Waga w g. (Poids de l'animal en gr)						
Ilość wstrzykniętego białka w mg. N. (Quantité de protéines injectées en mgr d'azote)	42.8					
Ilość wstrzykniętego białka w stosunku do wagi ciała w ‰ (Quantité de protéines injectées en ‰ du poids de l'animal).	6.2					
	Ilość N wydalonego w moczu w ciągu 24 godzin. (Quantité d'azote éliminée pendant 24 h.)		Ilość N wydalonego w moczu w ciągu 24 godzin. (Quantité d'azote éliminée pendant 24 h.)		mg	mg
	N-białkowy (protéique)	N-niebiałkowy (non protéique)	N-białkowy (protéique)	N-niebiałkowy (non protéique)		
przed zastrzykiem (avant l'injection)	—	—	—	—	0	9
	—	—	—	—	0	8.56
po zastrzyku (après l'injection)	—	8.07	146	10.16	0	170
	—	9.38	161	9.65	0	159
	—	11.16	177	14.85	0	229
	5.77	12.95	168	—	2.88	301
6.99	11.28	182	—	—	288	
4.34	10.49	180	—	0.88	204	
2.06	11.33	202	—	1.48	243	
					28.50	257

rych surowica użyta do zastrzyku nie zawierała hemoglobiny, nie zauważyłem występowania albuminurji.

Przemiana energii po zastrzyku zhemolizowanej surowicy, obliczona z danych doświadczenia 6-go (tabela II-ga), przedstawia się podobnie jak w doświadczeniach, w których zastrzykiwane było białko kurze. I tu i tam występuje po zastrzyku wzmoczenie przemiany energii przeważnie kosztem ciał białkowych.

TABELA IIa.

Produkcja ciepła po zastrzyku surowicy żabiej, zawierającej hemoglobinę.  
(Production de la chaleur après l'injection du serum de grenouille contenant de l'hémoglobine).

№ doświadczenia (№ de l'expérience)	6	
	W ciągu 3 dni (Pendant 3 jours)	
	przed zastrzykiem (avant l'injection)	po zastrzyku (après l'injection)
N w mg (azote en mgr)	28.61	34 72
C ciał niebiałkowych w mg (C des substances non protéiques)	50.2	47.1
Gr-kalorje ciał niebiałkowych (Gr-calories des substances non protéiques)	562	527
Gr-kalorje białkowe (Gr-calories des substances protéiques)	733	890
Suma gr-kalorj (Totale)	1295	1417

Inaczej zupełnie przebiegają te procesy, gdy użyje się do zastrzyku surowicy żabiej, nie zawierającej hemoglobiny.

Zastrzyk surowicy żabiej nie wywołuje albuminurji (tabela III). Jeśli zaś występują po zastrzyku ślady białka w moczu, to tylko w tych przypadkach, gdy pojawiały się one już przed zastrzykiem (dośw. 18, 19 tab. III).

Wszystkie doświadczenia tej serii wskazują, że wprowadzenie do ustroju żaby surowicy własnego gatunku nie wywiera

TABELA III.

Produkcja N i CO<sub>2</sub> po zastrzyku surowicy żabiej, nie zawierającej hemoglobiny.

(Production d'azote et d'acide carbonique après l'injection du serum de grenouille ne contenant pas de l'hémoglobine).

№ i data (№ et la date)	14 VI, 1923				17 X, 1924				18 X, 1924				19 XI, 1924			
	Waga w g (Poids de l'animal en gr)		Ilość N w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 h.)		Ilość N w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 h.)		Ilość N w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 h.)		Ilość N w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 h.)		Ilość N w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 h.)		Ilość N w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 h.)		Ilość N w moczu w ciągu 24 g. (Quantité d'azote élimi- née pendant 24 h.)	
Ilość wstrzyknię- tego białka w mg N (Quantité de pro- téines injectées en mgr d'azote)	0		0		0		0		0		0		0		0	
Ilość wstrzyknię- tego białka w sto- sunku do wagi ciała w o/oo (Quantité de pro- téines injectées en o/oo du poids de l'animal)	0		0		0		0		0		0		0		0	
	mg		mg		mg		mg		mg		mg		mg		mg	
	N białkowy (protéique)		N niebiał- kowy (non protéique)		N białkowy (protéique)		N niebiał- kowy (non protéique)		N białkowy (protéique)		N niebiał- kowy (non protéique)		N białkowy (protéique)		N niebiał- kowy (non protéique)	
	mg		mg		mg		mg		mg		mg		mg		mg	
	Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (Quantité de CO <sub>2</sub> éli- minée pendant 24 h.)	
	mg		mg		mg		mg		mg		mg		mg		mg	
Przed zastrzykiem (Avant l'injection)	0	8,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	8,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	0	8,8	88	84	0	14,48	345	313	0	0,7	302	296	0,7	209	7,0	347
	0	11,5	84	84	0	8,47	313	353	0	0	286	286	0	221	12,6	221
Po zastrzyku (Après l'injection)	0	10,0	90	97	0	9,59	318	303	1,4	10,13	303	303	0	213	9,8	213
	0	8,4	98	98	0	6,44	260	188	0,67	8,54	188	188	0	219	8,65	219
	0	9,6	109	97	0	8,82	328	251	1,49	10,51	251	251	0,8	246	8,0	246
	0	7,5	97	97	2,45	9,14	353	—	—	—	—	—	—	—	—	—

wpływu na wzmożenie się przemiany materji. Można przeto przypuszczać, że wstrzyknięte białko nie jest spalane w organizmie.

T A B E L A IIIa.

Produkcja ciepła po zastrzyku surowicy żabiej, nie zawierającej hemoglobiny.

(Production de la chaleur après l'injection du serum de grenouille ne contenant pas de l'hémoglobine).

№ doświadczenia (№ de l'expérience)	17		18		19	
	W ciągu 2 dni (Pendant 2 jours)		W ciągu 3 dni (Pendant 3 jours)		W ciągu 3 dni (Pendant 3 jours)	
	przed zastrzykiem (avant l'injection)	po zastrzyku (après l'injection)	przed zastrzykiem (avant l'injection)	po zastrzyku (après l'injection)	przed zastrzykiem (avant l'injection)	po zastrzyku (après l'injection)
N w mg. (azote en mgr.)	22.95	16.03	28.8	29.2	28.5	26.45
C — niebiałkowy (C — des substances non protéiques en mgr)	114.1	113.9	159.3	119.2	130.5	109.3
Gr - kalorie ciał niebiałkowych (Gr - calories des substances non protéiques)	1278	1176	1785	1335	1462	1224
Gr - kalorie białkowe (Gr-calories des substances protéiques)	588	394	738	748	730	678
Suma gr-kaloryj (Totale)	1866	1570	2523	2083	2192	1902

Dane tabeli III-ciej wskazują na pewien spadek produkcji ciepłej po zastrzyku, wynikający głównie ze zmniejszonego zużycia ciał bezazotowych. Przyczyna tego zjawiska trudna jest do ustalenia. Być może stoi ono w związku ze zmianami ruchliwości badanych zwierząt. Zazwyczaj w warunkach, w których badania moje były prowadzone, żaby zachowywały się zupełnie spokojnie, poruszając się rzadko i powoli. Niektóre jednak osobniki zdradzają większą ruchliwość, niż inne, a poszczególny osobnik w czasie doświadczenia nie zawsze zachowywał się jednako spokojnie. Czynnika ruchliwości nie udało mi się wyeliminować z moich doświadczeń.



Z powyższych doświadczeń wynika więc, że zarówno przemiana materji jak i przemiany energetyczne w organizmie żaby nie ulegają wzmożeniu pod wpływem zastrzykniętej surowicy własnego gatunku.

Analogiczne badania, przeprowadzone na organizmach homojotermicznych, dały wyniki rozbieżne.

Według Friedmanna i Isaaca ('07) po zastrzyknięciu psu surowicy psiej azot w moczu zwiększa się. Z doświadczenia Lommela ('08) nad psem wynika, że zastrzyknięcie psu surowicy własnego gatunku nie wywołuje żadnego wpływu na przemianę azotową zwierzęcia. Rona i Michaelis ('08) wreszcie mieli w swych doświadczeniach psy, z których jedno po zastrzyknięciu surowicy psiej zwiększały wyraźnie ilość azotu w moczu, podczas gdy inne zachowywały wysokość przemiany azotowej na tym samym poziomie, co przed zastrzyknięciem.

Henriques i Andersen ('14) zdołali utrzymać pozytywny bilans *N* w ciągu 13 dni u cielęcia, któremu, po wyłączeniu przewodu pokarmowego, wprowadzano dożylnie mieszaninę pokarmową, zawierającą surowicę cielęcą, jako składnik azotowy.

Ta uderzająca rozbieżność wyników wzbudziła u Rona i Michaelisa wątpliwość co do wartości stosowanej przez nich metody bilansowania azotu.

Rozbieżność powyższych wyników stoi być może w związku z pewnemi właściwościami krwi zwierząt homojotermicznych, jakie ujawnione zostały w badaniach Landsteinerja ('01), Dungerna i Hirszfelda ('10) i in. Mam tu na myśli zjawiska izoaglutynacji. Jeśli zastrzyknąć zwierzęciu krew innego osobnika tego samego gatunku, to krew tego zwierzęcia zyskuje własność aglutynowania ciałek krwi innych osobników, ale nie wszystkich. Fakt ten posłużył Dungernowi i Hirszfeldowi za punkt wyjścia do bliższej analizy właściwości krwi pod tym względem i odróżnienia 4 grup krwi w obrębie gatunku ludzkiego. Istnienie grup stwierdzone zostało również u barana (Białosuknia i Kączkowski '24) i u konia (Hirszfeld i Przesmycki, Przesmycki '23). Powstanie izoaglutynin jest możliwe tylko w tym przypadku, gdy danemu osobnikowi, należącemu do grupy *A* zastrzykniemy krew osobnika należącego do grupy *B*. Jeśli zaś do zastrzyku uży-

jemy krwi osobnika tej samej grupy A, to izoaglutyniny w badanym organizmie nie powstają.

Możliwym jest więc, że i zwiększanie się przemiany azotowej po zastrzyku surowicy własnego gatunku zależy od tego, czy surowica ta pochodzi od osobnika, należącego do tej samej serologicznej grupy, czy też do innej. W pierwszym przypadku, analogizując do wyników serologii, przemiana azotowa nie ulegałaby zmianie, w drugim występowałoby wzmoczenie przemiany azotowej, podobnie jak po zastrzyknięciu surowicy obcego gatunku.

Gdyby hipoteza powyższa okazała się w przyszłości słuszną, to praca niniejsza wskazywałaby na prawdopodobieństwo, że w gatunku *Rana esculenta* grupy serologiczne nie istnieją<sup>1)</sup>. Do zastrzyków bowiem używałem zawsze surowicy, pochodzącej z kilku lub kilkunastu osobników, a jednak w żadnym ze zbadanych przypadków nie zauważyłem wzmocnienia przemiany azotowej. Byłby to więc szczególnie zbieg okoliczności, że z kilkunastu osobników, dających surowicę, wszystkie należałyby do jednej grupy i właśnie do tej samej, do której należał osobnik, któremu surowica była zastrzyknięta.

### 3. Wpływ zastrzyków surowicy konia.

W tabeli IV podane są liczby, dotyczące przemiany materji żaby przed i po zastrzyknięciu surowicy konia. Pomimo że białko surowicy końskiej z filogenetycznego punktu widzenia jest równie obce dla organizmu żaby, jak białko kurze, to jednak żaba zupełnie inaczej reaguje na zastrzyk surowicy końskiej, niż na zastrzyk kurzego białka.

Nie mamy tutaj wcale albuminurji aczkolwiek dawki surowiczego białka były znaczne, dochodzące do 7<sup>0</sup>/<sub>00</sub> wagi ciała żaby. Surowica konia, według tych danych, byłaby dla organizmu żaby mniej obca, niż białko kurze i hemoglobina krwi żabiej.

---

<sup>1)</sup> Po wykończeniu pracy niniejszej miałem możność zapoznania się z wynikami badań p. M. Skarzyńskiej, referowanemi na posiedzeniu Polskiego Towarzystwa Biologicznego. Według tej autorki krew żaby nie posiada zdolności wytwarzania izoaglutynin.

TABELA IV.

Produkcja N i CO<sub>2</sub> po zastrzyku surowicy konia.(Production de CO<sub>2</sub> et N après l'injection du serum de cheval).

№ i data (№ et la date)	8 11.1922		15 VI.1923		16 VII.1923		
	45		37.4		36		
Waga w g. (Poids de l'animal en gr)							40
Ilość wszytkniętego białka w mg N (Quantité de protéines injectées en mgr. d'azote).	23.5						6.94
Ilość wszytkniętego białka w stosunku do wagi ciała w ‰ (Quantité de protéines injectées en ‰ du poids de l'animal)	3.26						
	Ilość N wydalonego w moczu w ciągu 24 h. (N éliminé en 24 h.)		Ilość N wydalonego w moczu w ciągu 24 h. (N éliminé en 24 h.)		Ilość N wydalonego w moczu w ciągu 24 h. (N éliminé en 24 h.)		
	N białkowy (protéique) mg	N niebiałkowy (non protéique) mg	N białkowy (protéique) mg	N niebiałkowy (non protéique) mg	N białkowy (protéique) mg	N niebiałkowy (non protéique) mg	
	Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (éliminé en 24h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (éliminé en 24h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (éliminé en 24h.)		
	mg	mg	mg	mg	mg	mg	
Przed zastrzykiem (avant l'injection)	0	9.6	0	6.3	—	—	
	0	14.9	0	8.7	0	8.5	
	0	17.3	0	6.3	0	5.3	
	0	19.8	0	8.5	0	11.8	
Po zastrzyku (après l'injection)	0.8	19.9	0	10.0	0	11.7	
	0.3	21.8	0	12.2	0	8.4	
	0	20.7	0	9.0	0	12.0	
	0	16.8	0	9.0	—	—	
	0	17.2	0	—	—	—	
			140				
			190				
			236		105	210	
			201		300	208	
			302			214	
			228			200	
			208			226	
			200			229	
			188			—	

Liczby tabeli IV wskazują ponadto, że parenteralnie wprowadzona surowica konia, nie wywołując objawów patologicznych, oddziaływa przeciwieście wyraźnie na przemianę materji organizmu żaby. We wszystkich doświadczeniach widzimy po zastrzyku wyraźny wzrost przemiany azotowej.

TABELA IVa.

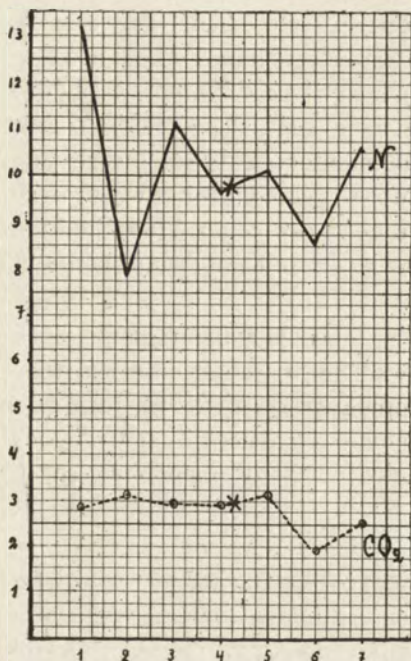
Produkcja ciepła po zastrzyku surowicy konia.  
(Production de la chaleur après l'injection du serum de cheval).

№ doświadczenia (№ de l'expérience)	8		15		16	
	W ciągu 4 dni (Pendant 4 jours)		W ciągu 2 dni (Pendant 2 jours)		W ciągu 3 dni (Pendant 3 jours)	
	przed za- strzykiem (avant l'in- jection)	po za- strzyku (après l'in- jection)	przed za- strzykiem (avant l'in- jection)	po za- strzyku (après l'in- jection)	przed za- strzykiem (avant l'in- jection)	po za- strzyku (après l'in- jection)
N w mg (azote en mg)	61.6	80.2	14.8	22.2	25.6	32.1
C niebiałkowy w mg C des substances non protéiques en mgr)	32.8	27.3	13.7	— 2.3	99.4	87
Gr-kalorje ciał nie- białkowych (Gr - calories des des substances non protéiques)	367	305	154	—	1114	985
Gr-kalorje białkowe (Gr - calories des substances pro- téiques)	1571	2045	377	566	653	819
Suma gr-kaloryj (Totale)	1938	2350	531	566	1767	1804

Z procesem tym idzie w parze wzmoczenie produkcji ciepłej (tabela IV-a), przyczem przyrostowi kaloryj białkowych towarzyszy pewien spadek kaloryj ciał bezazotowych.

Zachowanie się organizmu żaby po zastrzyku surowicy własnego gatunku jest, jak widzimy, zupełnie inne, niż po zastrzyku surowicy konia. Surowica własnego gatunku (rys. 1) nie wy-

wołuje uchwytłych zmian w przemianie materji, podczas gdy zastrzyk surowicy końskiej wyraźnie oddziaływa na natężenie procesów przemiany.



Rys. 1. Wykres produkcji  $CO_2$  i  $N$  po zastrzyku surowicy żabiej (dośw. 18). Cztery podziałki pionowe odpowiadają 0,1 g dla krzywej dwutlenku węgla, i 1 mg dla krzywej azotu. X — moment zastrzyku.

(Fig. 1. Production de  $CO_2$  i de  $N$  après l'injection du serum de grenouille (expér. 18). Sur l'abscisse: 4 marques de la graduation correspondent à 24 heures. Sur l'ordonnée: 4 marques — à 1 mg pour la courbe d'azote et 0,1 g. pour la courbe d'acide carbonique. X — moment de l'injection).

Czy wzmożenie przemiany azotowej po zastrzyku surowicy końskiej odbywa się kosztem wprowadzonego białka, czy też jest wynikiem spotęgowanego rozpadu białka organizmu, odpowiedzi kategorycznej wyżej przytoczone doświadczenia dać nie mogą. Jednakże wobec tego, że objawy patologiczne w postaci albuminurji po zastrzyku nie występują, można przypuszczać, że nadwyżka azotu w moczu jest wynikiem spalania się wstrzykniętego białka, podobnie jak to ma miejsce po wprowadzeniu białka dotrzewnie (per os).

Zwierzęta ciepłokrwiste, według szeregu autorów, zdolne są, podobnie do organizmu żaby, zatrzymywać białko surowicze obcego gatunku, wprowadzone parenteralnie. Cramer ('08), Oppenheimer ('04), Heilner ('08), stwierdzili to na królikach, zastrzykując surowicę wołu, bądź surowicę konia. Na psach analogiczne rezultaty otrzymali Friedmann i Isaac ('07), Ornstein ('12.) Forster ('75), von Ott ('03), Ponfick ('75), Lommel ('08), Rona i Michaelis ('08). Fakt ten pomimo odmiennych wyników niektórych dawniejszych autorów jak Cl. Bernard ('59), który zastrzyknął królikowi surowicę psa, lub Weiss ('97), według którego surowica obcego gatunku wywołuje zawsze ciężkie zaburzenie w organizmie, zdaje się nie ulegać dzisiaj wątpliwości.

Badania moje pozwalają na uogólnienie szersze: organizm zatrzymuje wprowadzoną parenteralnie surowicę obcego gatunku niezależnie od stopnia pokrewieństwa między organizmem dającym i otrzymującym surowicę i, prawdopodobnie, zdolny jest wyzyskać ją na swe potrzeby w podobny sposób, jak białko pokarmowe.

Oczywiście wyjątek stanowić tu będą surowice pewnych gatunków zwierzęcych, odznaczając się właściwością hemolizowania krwi innych gatunków zwierzęcych, jak np. surowica kozy lub psa w stosunku do krwi morskiej świnki, a zwłaszcza surowica węgorza. Naturalnie pod wpływem zastrzyknięcia takiej surowicy wystąpi albuminurja i hemoglobinurja. Przez wspomniane tu wyjątki teza o zdolności organizmów do retencji surowicy obcych gatunków ulega ograniczeniu. Odnosi się ona tylko do tych wszystkich przypadków, gdy wprowadzana surowica nie hemolizuje krwinek badanego organizmu.

#### 4. Wprowadzenie białka per os.

Dla porównania przytaczam poniżej dane, dotyczące przemiany materji żab głodzonych, które następnie zostały jednorazowo nakarmione białkiem. W doświadczeniu 5-em (tabela V) żaba otrzymała ścięte białko kurze, zaś w 9 i 13 — ściętą surowicę konia.

We wszystkich tych doświadczeniach widoczne jest wzmożenie się przemiany materji po nakarmieniu. Przebieg tego pro-

## TABELA V.

Produkcja N i CO<sub>2</sub> po nakarmieniu białkiem.

(Production d'azote et d'acide carbonique après l'ingestion de la nourriture).

№ i data (№ et la date)	5 I, 1922		9 II, 1922		13 VI, 1923		
	Waga w g. (Poids de l'animal en gr)		37		32.9		
Ilość wprowadzonego per os białka w mg N. (Quantité de protéines intro- duites per os en mgr d'azote)	22.3 białko kurze		17.9 surowica konia		15.14 surowica konia		
	2.78		3		2 87		
Ilość wprowadzonego per os białka w stosunku do wagi ciała w % (Quantité de protéines intro- duites per os en % du poids de l'animal)	Ilość N w moczu w ciągu 24 g. (N éliminé en 24 h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (éliminé en 24 h.)		Ilości N w moczu w ciągu 24 g. (N éliminé en 24 h.)		Ilości dobowe CO <sub>2</sub> (éliminé en 24 h.)
	mg		mg		mg		
Przed nakarmieniem	—		—		—		—
	0		149		0		
Po nakarmieniu	0		148		0		131
	0		157		0		
Przed nakarmieniem	0.48		171		0		162
	1.31		177		0		
Po nakarmieniu	0		194		0		130
	—		—		0		
Przed nakarmieniem	—		—		—		—
	—		—		—		
Po nakarmieniu	—		—		—		—
	—		—		—		
Przed nakarmieniem	0		5 59		0		—
	0		4 83		0		
Po nakarmieniu	0		7 40		0		131
	0		9 10		0		
Przed nakarmieniem	0		10 86		0		162
	0		7 10		0		
Po nakarmieniu	0		4 92		0		130
	0		3 28		0		
Przed nakarmieniem	—		6 30		—		—
	—		—		—		
Po nakarmieniu	—		—		—		—
	—		—		—		

cesu ma w doświadczeniu 5-em inny charakter, niż w dwu drugich (9 i 13). Gdy w tych ostatnich wzmożona produkcja  $CO_2$  i zwyżka azotu w moczu obejmuje tylko pierwszą dobę po nakarmieniu, w doświadczeniu 5-tem wzmożenie przemiany trwa przez 3 doby, przyczem ukazują się w moczu przelotnie ślady białka. Czem została uwarunkowana ta różnica, czy odgrywa tu rolę specyficzny charakter białka kurzego, czy inne czynniki trudno jest rozstrzygnąć.

T A B E L A Va.

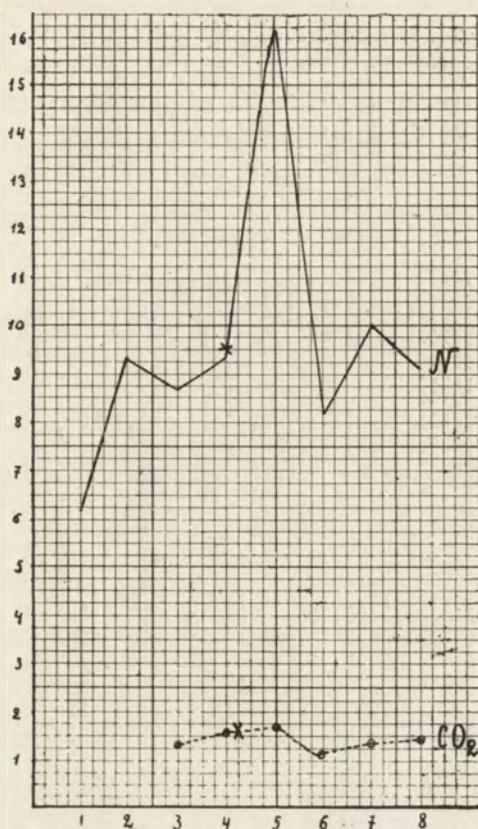
Produkcja ciepła po nakarmieniu białkiem.  
(Production de la chaleur après l'ingestion de protéines).

№ doświadczenia (№ de l'expérience)	5		9		13	
	W ciągu 3 dni (Pendant 3 jours)		W ciągu 1 dnia (Pendant 1 jours)		W ciągu 2 dni (Pendant 2 jours)	
	przed na- karmieniem (avant l'ingestion)	po nakar- mieniu (après l'ingestion)	przed na- karmieniem (avant l'ingestion)	po nakar- mieniu (après l'ingestion)	przed na- karmieniem (avant l'ingestion)	po nakar- mieniu (après l'ingestion)
N w mg (azoté en mgr)	25.7	36.4	9.1	10.86	18.3	24.3
C niebiałkowy w mg (C des substances non protéiques en mgr)	50.1	43.7	22	58	25	8
Gr-kalorie ciał nie- białkowych (Gr - calories des substances non protéiques)	561	490	246	649	277	89
Gr-kalorie białko- we (Gr - calories des substances pro- téiques)	655	928	232	277	467	620
Suma gr-kaloryj (Totale)	1216	1418	478	926	744	709

Jeżeli pominiemy odmienny przebieg przemiany u żaby № 5, to możemy przyjąć na podstawie zgodnych doświadczeń 9 i 13, że zachowanie się głodzonych żab po doraźnym nakarmieniu jest takie same, jak i zwierząt ciepłokrwistych — wyzyskanie podanego pokarmu następuje w ciągu pierwszej doby, poczem następuje powrót do obniżonej przemiany głodowej. Takie same zachowanie się żab stwierdził Elsas ('13), badając zużycie tlenu u zwierząt głodzonych i karmionych białkiem.



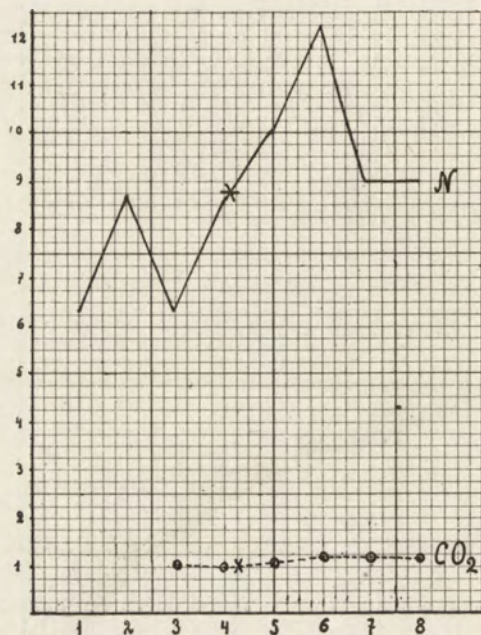
Dane tej serii moich doświadczeń, całkowicie zgodne są z doświadczeniem Heilnera ('08) nad królikami.



Rys. 2. Wykres produkcji  $CO_2$  i  $N$  po doraznym nakarmieniu białkiem (dośw. 13). Cztery podziałki pionowe odpowiadają 0.1 g dla krzywej dwutlenku węgla, i 1 mg dla krzywej azotu. X — moment nakarmienia. (Fig. 2. Production de  $CO_2$  et d' $N$  après l'ingestion de protéines. Sur l'abscisse: 4 marques de la graduation correspondent à 24 h. Sur l'ordonnée: 4 marques — 1 mgr. pour la courbe d'azote, et 0,1 gr — pour la courbe d'acide carbonique. X — moment de l'ingestion).

Jeśli zestawić przebieg przemiany materji po nakarmieniu i po zastrzyknięciu surowicy końskiej, to należy podnieść, 1-o że w jednym i drugim przypadku wzmagą się ona; 2-o że w obu przypadkach potrzeby energetyczne zwierzęcia pokrywane są w większym stopniu przez ciała białkowe, niż to ma miejsce w poprzedzającym okresie głodu.

Różnica występuje w długości natężenia przemiany materji, którą ilustrują załączone krzywe. Rysunek 2 przedstawia przemianę azotową i produkuję  $CO_2$  żaby nakarmionej (dośw. 13 tab. V), rysunek 3 przedstawia te procesy u żaby, której zastrzyknięto surowicę końską (dośw. 15, tab. IV). Wprowadzenie białka do organizmu głodzonej żaby per os, jak wynika z załączonych tabel i krzywych, wywołuje jednodniową wyższkę przemiany materji, gdy po zastrzyknięciu surowicy końskiej wyższka ta jest trwalsza.



Rys. 3. Wykres produkcji  $CO_2$  i N po zastrzyknięciu surowicy końskiej. Cztery podziałki pionowe odpowiadają 0.1 g dla krzywej  $CO_2$  i 1 mg dla krzywej N. X — moment zastrzyku.

Fig. 3. Production de  $CO_2$  et d'N après l'injection du serum de cheval (expér. 15). Sur l'abscisse: 4 marques de la graduation correspondent à 24 h. Sur l'ordonnée: 4 marques à 1 mgr pour la courbe d'azote et à 0.1 gr pour la courbe d'acide carbonique. X — moment de l'injection).

Różnicą polegałaby więc tutaj na tempie wyzyskania wprowadzonego do organizmu białka, podobnie jak to obserwował u królika Heilner.

### 5. Natężenie przemiany głodowej u żaby.

Sprawa głodowej przemiany materji u płazów była poruszona przez Librachównę ('22) zaś przemiana energii u żab była badana przez Hilla ('11). Wyniki niniejszej pracy, dotyczące przemiany materji w czasie głodu, pozwalają nam porównać zdobyte w sposób różnorodny dane odnoszące się do metabolizmu żaby.

Librachówna, badając przemianę azotową płazów, stwierdziła, że białka stanowią 85% substancyj organicznych, jakie ustroj traci w czasie głodu. W obliczeniach swych autorka ta uwzględniała całokształt strat białkowych: białko spalone, oznaczone na podstawie ilości azotu w moczu, oraz białko wydalone w postaci śluzu i w wylinkach.

Ponieważ te dwie ostatnie kategorie wydaliny stanowią według niej 25% ogólnych strat białkowych, przeto na białko spalone w ustroju przypada  $85 - \frac{85}{4} = 64\%$  substancyj organicznych, stanowiąc 81% substancyj, ulegających rozpadowi.

Przyjmując, że reszta, t. j. 19%, składa się w równych częściach z tłuszczów i węglowodanów, możemy zestawić bilans energetyczny przemiany głodowej żaby: na 332,1 g-kal. białkowych przypada na tłuszcze 89,3 g-kal. i na węglowodany 38,95, czyli że białka pokrywają około 72% potrzeb energetycznych.

Obliczenia, oparte na ilościach wydalonego  $CO_2$  i  $N$ , znalezionych w moich doświadczeniach, dają obraz następujący:

№ doświadczenia	udział białka w produkcji ciepłej w %	№ doświadczenia	udział białka w produkcji ciepłej w %
3	70	13	63
4	64	15	71
5	54	16	37
6	57	17	32
8	81	18	29
		19	33

średnia udziału białka w produkcji kalorycznej żaby ze wszystkich tych doświadczeń wynosi ca 54%. Różnica w stosunku do analogicznej liczby otrzymanej z obliczenia danych Libra-

ch ó w n y (72%), jest zrozumiała, jeśli się uwzględni duże wahania indywidualne w przemianie materji żaby.

Liczby te, nie mając wartości bezwzględnej, wskazują przecieź wyraźnie, że metabolizm żaby ma charakter wybitnie białkowy, podobnie jak szereg innych organizmów zmiennocieplnych. Pośrednie potwierdzenie powyższego charakteru metabolizmu płazów znajdujemy w zestawieniu danych Hilla, dotyczących produkcji ciepłej ustroju żaby, a otrzymanych metodą bezpośrednich pomiarów kalorymetrycznych, z obliczeniami produkcji ciepłej, opartymi na znalezionych przezemnie ilościach wydalonego  $N$  i  $CO_2$ .

Według danych Hilla, żaby głodzone w temp.  $18.2^{\circ}C$  produkują 0.317 g-kal. na 1 g  $\times$  godzinę (średnia wyprowadzona przezemnie z 16 pomiarów Hilla w ciągu miesięcznego okresu głodzenia).

Interpolując tę wartość według wzoru dla zależności szybkości procesów chemicznych od temperatury, znalazłem, że dla temperatury  $24^{\circ}C$ , w której wykonane były moje doświadczenia, wynosi ona 0,526 g-kal na 1 g  $\times$  godzinę.

Ilość ciepła produkowana przez 1 g w ciągu godziny w moich doświadczeniach przedstawia się jak następuje:

№ doświadczenia	ilość ciepła na 1 g godzinę w g-kal.	№ doświadczenia	ilość ciepła na 1 g godzinę w g-kal.
3	0,26	13	0,47
4	0,35	15	0,30
5	0,33	16	0,68
6	0,42	17	0,31
8	0,45	18	0,49
		19	0,43

średnia z tych doświadczeń wynosi 0,408 g-kal. na 1 g godzinę.

Jak widać z powyższego, liczby Hilla i moje, aczkolwiek odmiennymi otrzymane drogami, bardzo są do siebie zbliżone, potwierdzając tem samem podkreślony wyżej charakter metabolizmu żaby, właściwy wielu organizmom bezkręgowym (Białaszewicz '19, '24).

## 6. Streszczenie wyników.

Wyniki omówionych wyżej doświadczeń dadzą się streścić w sposób następujący:

1. Żaba reaguje na zastrzyknięcie jej białka różnorodnie w zależności od rodzaju użytego do zastrzyku białka.

2. Zastrzyknięcie surowicy własnego gatunku nie wywiera żadnego wpływu na przemianę materji.

3. Po zastrzyknięciu białka kurzego występuje przewlekła albuminurja, w ciągu której wydalane są w moczu ilości białka zbliżone do ilości białka wprowadzonego. Zatrzymane białko wynosi niewielki odsetek wprowadzonego białka (13—16%).

4. Wydalone w moczu białko nie jest identyczne z białkiem kury.

5. Zastrzyknięcie surowicy własnego gatunku, zawierającej hemoglobinę, wywołuje te same objawy, co zastrzyknięcie białka kurzego.

6. Wprowadzenie parenteralne surowicy obcego gatunku (konja), nie wywołując żadnych dostrzegalnych zaburzeń, wzmacnia natężenie metabolizmu żaby. Natężenie to trwa w ciągu dni kilku po zastrzyku w przeciwieństwie do jednodniowego natężenia, występującego po doraźnym nakarmieniu białkiem.

7. Zastrzyknięte białko surowicze obcego gatunku jest prawdopodobnie wyzyskane przez ustrój na pokrycie jego potrzeb podobnie, jak białko pokarmowe, tylko w powolniejszym tempie.

8. Zestawienie danych, osiągniętych odmiennymi metodami w pracach Hilla, Librachówny i mojej potwierdza wybitnie białkowy charakter metabolizmu płazów, spotykany u licznych zwierząt bezkręgowych (Białaszewicz '19, '24).

## PIŚMIENICTWO.

- Amstad E. 1924. Über d. Einfluss intravenöser Eiweissinjektionen auf d. respiratorischen Grundumsatz. *Bioch. Zeitschr.* **145**.
- Bernard Claude. 1859. Leçons sur les propriétés physiologiques et les altérations pathol. d. liquides de l'organisme. **2**, str. 459—462.
- Białaszewicz K. 1919. Z badań porównawczych nad ogólną przemianą materji i energii. I. Głód i odżywianie u pijawek. *Prace Tow. Nauk. Warszawa.* **32**. (Études comparées sur le métabolisme chimique et énergétique. L'inanition et la nutrition chez les Hirudinées. *Trav. de la Soc. des Sc. de Varsovie.* **32**.)
- 1924. L'influence de la nutrition sur le métabolisme chimique et énergétique chez les sangsues. *Arch. intern. de Physiologie.* **23**.
- Białosuknia W. and Kaczkowski B. 1924. On the differentiation of various breeds of sheep by means of serological methods. *Jour. of Immunology.* **9**.
- Caspari W. 1913. Der parenterale Eiweissstoffwechsel. *Oppenheimer, Biochemie. Ergänzungsband. Fischer, Jena.*
- Cramer W. 1908. On the assimilation of protein introduced parenterally. *Jour. of Physiol.* **37**.
- Dungern E. i Hirszfeld L. 1910. Über Vererbung gruppenspezifischer Strukturen d. Blutes. *Zeitschr. f. Immunitätsfor.* **6**.
- Elsas B. 1913. Der Einfluss der Nahrungszufuhr auf d. Gaswechsel d. Kaltblüters. *Zeitschrift f. Biol.* **62**.
- Favoret. 1882. Contr. à l'étude des albuminuries exp. dyscras. *Rev. de Med.* **2**.
- Forster J. 1875. Beiträge zur Lehre von d. Eiweisszersetzung in Tierkörper. *Zeitschr. f. Biol.* **11**.
- Friedberger E. u. Mita S. 1911. Die Anaphylaxie d. Frosches u. d. Einwirkung d. Anaphylatoxins auf d. isolierte Froschherz. *Zeitschr. f. Immunitätsforsch.* **10**.
- Friedenthal u. Lewandowsky. 1899. Über d. Verhalten d. tierisch. Organismus gegen fremdes Blutserum. *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.*
- Friedman u. Isaac. 1905. Über Eiweissimmunisation u. Eiweissstoffwechsel. *Zeitschr. f. exper. Pathol.* **1**.
- 1907. Weitere Untersuchungen über parenteralen Eiweissstoffwechsel. *Ibidem.* **4**.
- Hamburger F. 1902. Zur Frage d. Immunisierung gegen Eiweiss. *Wiener klin. Wochenschr.* **15**.
- Hári P. 1911. Über d. Einfluss d. intravenösen Bluttransfusion auf d. Stoff- und Energieumsatz. *Bioch. Zeit.* **34**.
- 1912. Weitere Beitr. zur Kenntnis des Einfl. d. intraven. Bluttransfus. auf d. Gaswechsel. *Ibidem.* **44**.

- Heilner E. 1908. Über d. Wirkung grosser Mengen artfremden Blutserums im Tierkörper nach Zufuhr per os und subkutan. Zeitschr. f. Biol. 50.
- 1910. Über d. Einfluss d. subkutane Fettzufuhr auf d. Eiweissstoffwechsel. Ibidem. 54.
- 1912. Über d. Wirkung artfremder Blutseren in Tierkörper nach subkutaner Zufuhr während d. präanaphyl. u. d. anaphyl. Zustandes. Ibidem. 58.
- u. Schneider R. 1912. Über d. schützenden Einfluss d. Komplements auf d. Eiweissstoffwechsel. Ibidem. 59.
- Henriques V. u. Andersen A. C. 1914. Untersuchungen über permanent-intravenöse Injection von Pepton u. genuinen Proteinen. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 92.
- 1913. Über parenterale Ernährung durch intravenöse Injektion. Ibidem. 88.
- 1914. Die Stickstoffretentionen bei Zufuhr von Ammoniaksalzen oder Harnstoff. Ibidem. 92.
- Hill A. V. 1911. The total energy exchanges of intact coldblooded animal at rest. Journ. of Physiol. 43.
- Hirszfeld L. et Hirszfeld H. 1918. Essai d'application des méthodes sérologiques au problème des races. L'Anthropologie. 29.
- Hirszfeld L. i Przesmycki F. Badania nad aglutynacją normalną; o izoaglutynacji u koni. Przegląd Epidem. (Über d. Isoagglutin. bei Pferden).
- Körösy K. 1909 i 1910. Über parenterale Eiweisszufuhr. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 62 i 69.
- Krzywanek F. W. 1922. Über d. Einfluss d. parenteralen Zufuhr einigen Aminosäuren auf d. respirator. Gaswechsel d. Hundes. Bioch. Zeitschr. 134.
- Leimdörfer A. 1922. Über d. Einfluss d. parenteralen Eiweisszufuhr auf d. Gasstoffwechsel. Bioch. Zeitschr. 133.
- Librachówna S. 1922. O przemianie materji u płazów w stanie głodu. Prace Inst. im. Nenckiego 1 (Sur le métabol. chimique chez les Amphibiens à l'état de jeune. Trav. de l'Institut Nencki. 1).
- Lommel F. 1908. Über die Eiweissabbau bei parenteraler Eiweisszufuhr. Arch. f. exper. Pathologie. 58.
- Munk S. u. Lewandowsky M. 1899. Über d. Schicksale d. Eiweissstoffe nach Einführung in die Blutbahn. Arch. f. Anat. u. Physiol. Supplem. Band.
- Oehme C. 1914. Über die Verwertung intravenöszugeführter Eiweissbauprodukte im Stoffwechsel. Zeitschr. f. physiol. Chemie. 89.
- Oppenheimer C. 1904. Über d. Schicksal der mit Umgehung d. Darmkanals eingeführ. Eiweissstoffe im Tierkörper. Hofmeister's Beiträge z. chem. Physiol. 4.
- Ornstein L. 1912. Stoffwechselversuche mit parenter. Ernährung. Bioch. Zeitschr. 44.

- Ott. v. 1883. Über d. Einfluss d. Kochsalzinfusion auf d. verbluteten Organismus im Vergleich mit anderen zur Transfusion verwéndeten Flüssigkeiten. *Virchow's Archiv.* **93**.
- Pacchioni D. i Carlini C. 1905. Ric. sub fegato come organo dest all assimil. *Arch. di Fisiol.* **6**.
- Ponfick E. 1875. Experimentelle Beitrag zur Lehre von d. Transfusion. *Virchow's Arch.* **62**.
- Przesmycki F. 1923. Doświadczenia nad przetaczaniem krwi u zwierząt. (Researches on transfusion of blood in horses and rabbits). *Medycyna Doświad. i Społ.* **I**.
- Przyłęcki S. i Karczewski W. 1923. Le métabolisme protéique chez les grenouilles à jeun et après une nourriture hydrocarbonée. *Arch. internation. de Physiol.* **22**.
- Rona P. i Michaelis L. 1908. Unters. über d. parent. Eiweissstoffwechsel. *Arch. f. d. ges. Physiol.* **121, 123, 124**.
- Szumowski W. 1908. Zein als Nährstoff. *Zeitschr. f. physiol Chemie* **36**.
- Stokvis B. J. 1864. Hühnereiweiss u. Serumeiweiss u. ihre Verhalten zum tier. Organism. *Zentralbl. f. medicin. Wissensch.* **2**.
- Verzár F. 1911. Parenteraler Stärkestoffwechsel. *Bioch. Zeitschr.* **34**.  
— Die Wirkung intravenöser Kochsalzinfusionen auf d. respiratorischen Gaswechsel. *Ibidem*.
- Vieweger T. 1922. O warunkach przyswajania białka w czasie restytucji pogłódowej u zwierząt zmiennocieplnych. *Prace Instytutu im. Nenckiego* **1**. (Sur les conditions de l'assimilation des protéines chez les animaux poikilothermes pendant la période post-jeunale. *Trav. de l'Institut Nencki.* **1**).
- Weiss O. 1897. Über d. Wirkung von Blutseruminjektion ins Blut. *Arch. f. d. ges. Physiol.* **65**.
-



## R E S U M É.

L'auteur s'est proposé d'étudier l'influence que les substances protéiques injectées à l'animal exercent sur son métabolisme. Les expériences ont été faites sur la grenouille verte (*Rana esculenta*).

Vu que différentes substances protéiques injectées peuvent influencer le métabolisme d'une façon différente suivant le degré de leur hétérogénéité par rapport à l'organisme de la grenouille, l'auteur a employé pour les injections 3 substances: 1-o le blanc d'oeuf, 2-o le serum de cheval, 3-o le serum de grenouille.

Les recherches furent exécutées sur des grenouilles privées de nourriture.

On a dosé les quantités d'azote et d'acide carbonique éliminées par l'organisme avant et après l'injection. Dans ce but chaque grenouille était mise dans un récipient de 2,5 litres de volume contenant 25—30 cm<sup>3</sup> d'eau. Le récipient communiquait d'un côté avec deux flacons remplis respectivement de  $H_2SO_4$  et de  $NaOH$ , de l'autre côté avec un tube de Pettenkoffer rempli d'eau de baryte décijnormale et avec une pompe aspirante. On faisait fonctionner celle-ci deux fois par jour pendant 2—3 heures de suite. La durée moyenne de chaque expérience était d'environ 20 heures.

L'azote était dosé par la méthode de Kjeldahl. En cas d'albuminurie on employait le liquide de Schenk pour isoler les substances protéiques de l'urine.

Les résultats obtenus par l'auteur sont les suivants:

1. L'organisme de la grenouille réagit après l'injection des substances protéiques d'une façon différente suivant l'origine des substances injectées.

2. L'injection du serum de grenouille (ne contenant pas d'hémoglobine) ne change en rien le métabolisme de l'animal (voir le tableau II et IIa).

3. Le blanc d'oeuf injecté provoque dans l'organisme de la grenouille une albuminurie prolongée durant laquelle l'organisme

élimine la presque totalité de protéines injectées. La rétention de ce genre de protéines après 4 jours d'observation comportait 16—13 pour cent de la quantité des protéines injectées.

4. Les protéines éliminées au cours de l'albuminurie consécutive à l'injection du blanc d'oeuf n'étaient pas identiques aux protéines injectées. Ce fait a été établi par la méthode des précipitines.

5. L'injection du serum de grenouille contenant de l'hémoglobine produit le même effet que l'injection du blanc d'oeuf.

Il est donc probable que les protéines telles que le blanc d'oeuf ou l'hémoglobine de grenouille injectées à cet animal ne peuvent être assimilées par celui-ci.

6. Par contre le serum d'une espèce étrangère (cheval) injecté à la grenouille produit une augmentation de l'intensité du métabolisme sans provoquer toutefois, les phénomènes pathologiques observés à la suite d'une injection du blanc d'oeuf.

Cette augmentation de l'intensité du métabolisme après l'injection du serum de cheval a une durée plus considérable que le même phénomène observé après l'introduction du même serum per os. Dans le dernier cas notamment l'augmentation ne s'observe qu'au cours des premières 24 heures, dans le premier—elle dure de 3 à 4 jours.

L'auteur admet comme très probable que les protéines du serum de cheval injectées peuvent être utilisées par l'organisme de la grenouille d'une façon analogue aux protéines de la nourriture. Il y aurait une différence seulement en ce qui concerne la vitesse de l'utilisation dans les deux cas.

7. Vu que: 1) les protéines injectées provenant d'animaux aussi éloignés au point de vue phylogénétique que la poule (le blanc d'oeuf) et la grenouille (l'hémoglobine) produisent un effet identique (albuminurie), 2) le serum de cheval injecté quoique provenant d'un animal phylogénétiquement aussi étranger à la grenouille que la poule (blanc d'oeuf) non seulement ne provoque pas d'altérations dans le métabolisme, mais peut même, vraisemblablement, être utilisé par l'organisme, on peut conclure que la parenté phylogénétique des animaux donneurs et receveurs n'influe pas sur les réactions par lesquelles la grenouille répond à l'injection des substances protéiques.

8. La comparaison des données de Hill '08 (production calorique), de Librach '22 (pertes des substances organiques) et des miennes (production d'azote et d'acide carbonique) concernant le métabolisme d'inanition de la grenouille, confirme plainement le caractère éminemment protéique du métabolisme des amphibiens, constaté aussi pour nombreux organismes parmi les invertébrés (Białaszewicz '19, '24).

---



TOWARZYSTWO NAUKOWE WARSZAWSKIE  
PRACE INSTYTUTU IM. NENCKIEGO  
ZAKŁAD BIOLOGJI OGÓLNEJ.

TRAVAUX DE L'INSTITUT NENCKI  
LABORATOIRE DE BIOLOGIE GÉNÉRALE.

Tom III, zesz. 2.

WIKTORJA STANISŁAWA DEMBOWSKA.

Studja nad ruchami czułków wewnętrznych (antenuł)  
kraba *Dromia vulgaris* M. E. <sup>1)</sup>.

(Studies on the reactions of internal antenna in the crayfish *Dromia vulgaris* M. E.).

TREŚĆ. Wstęp. 1. Ogólny charakter ruchów. 2. Ruchy uderzania: A. Metodyka. B. Rejestracja ruchów anten. 3. Ruchy skurczu: A. Metodyka. B. Zapisy. C. Analiza krzywych. 4. Analiza pobudzeń świetlnych: A. Ruch przedmiotu drażniącego; B. Wielkość; C. Kształt; D. Barwa; E. Pauzy i rytm podrażnień; F. Uczulanie. 5. Interpretacja wyników: A. Zmęczenie mięśni anten; B. Zmęczenie oka; C. Pamięć; D. Teleologia ruchów. 6. Zakończenie i wnioski.

Anteny wewnętrzne (*antennulae*) kraba, stanowiące według autorów narząd zmysłu chemicznego oraz narząd równowagi, są równocześnie nadzwyczaj czułym przyrządem, reagującym na najróżnialsze podrażnienia zewnętrzne. W pracy Bethe'go nad systemem nerwowym *Carcinus* (str. 493—496) znalazłam trochę szczegółów co do ich skomplikowanych i różnorodnych ruchów. W stanie spoczynku drugi człon anteny jest skierowany naprzód i trochę w bok, człon zaś trzeci skierowany jest ku górze pod prostym kątem do drugiego. (Pierwszy człon, zawierający narząd równowagi, zawsze pozostaje niewidoczny).

<sup>1)</sup> Praca wykonana z zapomogi Wydziału Nauki M. W. R. i O. P. na stacji zoologicznej w Villefranche sur mer.

Anteny rzadko są nieruchome, zwykle uderzają (klapią) kolejno lub jednocześnie. Lekkie dotknięcie bocznych okolic czołowej części pancerza (zasiąg *nervus tegumentarius*) powoduje schowanie odpowiedniej anteny; po podrażnieniu silniejszym chowają się obie. Obydwie kurczą się po podrażnieniu czołowej części pancerza wzdłuż linii środkowej. Słabe dotknięcie oka powoduje skurcz anteny tej samej strony, silniejsze drażnienie skurcz obu. Gdy oświetlić nagle oczy kraba albo przesunąć ciemny przedmiot nad powierzchnią wody, to chowają się obie anteny. Natomiast, gdy zbliżyć przedmiot z boku tak, by widziało go jedno tylko oko kraba, to chowa się tylko antena tej samej strony. Co do większych przedmiotów, to nawet powolny ich ruch nad powierzchnią wody wywołuje reakcję anten. Im mniejszy jest natomiast przedmiot, tem ruch jego musi być szybszy aby wywołać reakcję. „Bei langsamer Bewegung des Gegenstandes und geringem Unterschied in der Schattirung gegen die Umgebung tritt keine Reaction ein“ (str. 495). Dotknięcie samej anteny zawsze powoduje jej szybki skurcz; najczęściej nawet, następuje on przed dotknięciem, prawdopodobnie z powodu podrażnienia anteny przez ruch wody. Wreszcie, skurcz może być wywołany przez dotknięcie tułowia.

Według moich obserwacji, ruchy anten wewnętrznych Dromji są znacznie bardziej skomplikowane, niż możnaby sądzić z podanego streszczenia. Dokładne wystudjowanie wszystkich tych ruchów w związku z warunkami, w których zachodzą, wymagałoby bardzo obszernych badań. Praca niniejsza stanowi tylko przyczynek do poznania niektórych z nich. Dostarcza jednak aż nadto danych do twierdzenia, że ruchy anten są wyrazem stanu wewnętrznego zwierzęcia, że stanowią swoisty „język“ kraba, zrozumienie którego może odegrać ważną rolę w sprawie zrozumienia całego zachowania się tej grupy zwierząt<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Zaznaczyć muszę, że w swych wykładach z „Zagadnień Zoopsychologii“, R. Minkiewicz mówił nieraz o antenulach raków (*Pragurus*, *Maja*, *Dròmia*), jako o doskonałym wskaźniku, pozwalającym badaczowi, według wychylenia się ich wprawo lub wlewo, poznawać zawczasu, w którą stronę krab, siedzący na pograniczu dwóch tropijnych płaszczyzn, skieruje się za chwilę.

## 1. Ogólny charakter ruchów.

W położeniu spoczynkowym kraba anteny jego pozostają nieruchome i prawie całkowicie schowane. Stan taki niełatwo jest jednak obserwować, gdyż każda najmniejsza podnieta, świetlna czy mechaniczna, natychmiast powoduje wysunięcie anten i uderzanie nimi wody. Obserwacja udaje się tylko przy możliwie zupełnej izolacji optycznej zwierzęcia.

Prostokątne naczynie szklane ( $17 \times 17$  cm, przy 23 cm. wysokości), owijałam ze wszystkich stron grubym, brunatnym, prawie nieprzezroczystym papierem. Od strony światła w papierze było wycięte okienko, wielkości połowy szklanki; okienko było zalepione białym papierem woskowym. Od góry papier posiadał okrągłe niewielkie wycięcie, przykryte kawałkiem tego samego papieru. Zbliżając oko do samego otworu i ostrożnie wyciągając przykrywający go papier, można było obserwować kraba, nie drażniąc go. Naczynie było napełnione wodą do połowy; za podłoże służyło czyste szkło.

Nawet w tych warunkach rzadko tylko można było widzieć anteny nieruchome. Dostyc było przesunąć rękę przed papierem woskowym, albo zbyt szybko wyciągnąć papier przykrywający otwór (nie mówiąc już o wstrząśnieniach), ażeby natychmiast anteny zaczęły się poruszać. Czułość reakcji jest bardzo znaczna. Myślę też, że w przyrodzie *antennulae* Dromji mogą pozostawać w stanie spoczynkowym chyba tylko w nocy, gdy bardzo się zmniejsza ilość możliwych podrażnień. W dzień każde poruszenie wody, każdy cień muszą wywołać reakcję.

Anteny mogą pozostawać nieruchome nie tylko w stanie skurczu. Niekiedy, prawie wyprostowane nie wykonywują żadnych ruchów, ale stan taki trwa bardzo krótko.

Z ruchów najbardziej charakterystyczny i najczęściej występujący jest ruch uderzania wody. Ruch taki może zachodzić w bardzo różnych położeniach anten, najczęściej jednak daje się zaobserwować przy antenach nawpół skurczonych, gdy człon trzeci jest skierowany ukośnie w górę i naprzód. Antena wtedy bardzo szybko się rozgina w stawie pomiędzy drugim i trzecim członem o bardzo mały kąt, potem nagle się zatrzymuje, znacznie wolniej powracając do położenia poprzedniego. Cały ten proces sprawia wrażenie uderzania wody w kierunku zgóry

na dół, albo trochę ukośnie, zzewnątrz ku wewnątrz. Ruchy uderzania są wykonywane przez obie anteny, nie zauważyłam jednak nigdy w nich jakiegokolwiek rytmu. Kierunek uderzeń może być nie tylko ukośny, ale niekiedy zupełnie asymetryczny, gdy obie anteny uderzają wprawo albo w lewo. Może to mieć miejsce przy bodźcach asymetrycznych względem ciała kraba (por. odnośnik na 2 str.), czasami jednak bez żadnej widocznej przyczyny.

Jeszcze jedna modyfikacja uderzeń daje się często obserwować. Obie anteny, których trzecie człony zwykle stoją pod kątem do strzałkowej płaszczyzny ciała, mogą się całkowicie wyprostować i skierować naprzód, stając się równoległe. Trzeci człon nasady anteny stanowi wtedy przedłużenie drugiego. Następnie obie anteny, wciąż pozostając wyprostowane, nachylają się silnie wdół, chowając się zupełnie pod *rostrum*. W tem położeniu oba trzecie człony z ich narządami końcowymi wykonywują bardzo szybko po sobie następujące, wielokrotne uderzenia zgóry na dół, poczem anteny powoli się zginają i powracają do pozycji poprzedniej. Cały ten proces trwa od 3 do 6 sekund. Ruch podobny występuje dosyć często u kraba podrażnionego, zwłaszcza gdy drażnienie trwa przez czas dłuższy. Przy opisanych poniżej próbach drażnienia wielokrotnego przy pomocy czarnego przedmiotu, krab zwykle zawiesza od czasu do czasu swój zwykły sposób reagowania, ażeby wykonać wspomniany przed chwilą ruch. Charakterystyczne jest też, że w położeniu wyprostowanym i zgięta wdół antena przestaje być wrażliwa na bodźce świetlne i nawet na słabe podniety mechaniczne, we wszystkich innych warunkach wywołujące natychmiastowe schowanie się obu anten.

U osobników niepodrażnionych żadnymi specjalnymi bodźcami występuje inny jeszcze typ ruchów anten. Ruchy te odznaczają się swoją łagodnością. Niema żadnych uderzeń, stopień rozgięcia anten pozostaje bez zmiany i tylko narządy końcowe zwracają się powoli raz nazewnątrz, raz na wewnątrz. Jakgdyby krab próbował, z której strony do niego dochodzi jakiś bardzo słaby bodziec. Przy izolacji optycznej zwierzęcia, ruch ten występuje dosyć często. Może on nawet zachodzić i przy antenach wyprostowanych.

Trzeba wreszcie wspomnieć ruchy czyszczenia. Dotyczą one zawsze tylko jednej anteny naraz. Antena zostaje wyprostowana,

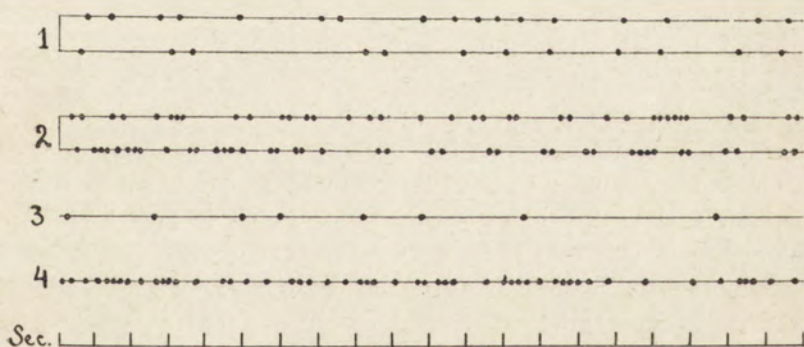


skierowana naprzód i silnie zgięta wdół. Głaszczki trzeciej pary szczękonożek chwytają ją pomiędzy siebie i kilka razy pociągają po jej powierzchni zgóry nadół. I w tym też przypadku antena pozostaje niewrażliwa na bodźce świetlne.

Ruch zupełnego kurczenia się anten wraz z jego modyfikacjami opisuję poniżej. Zaznaczę tylko, że zgodnie z obserwacjami Beth'e'go, skurcz może zachodzić na skutek wielu rozmaitych bodźców, mechanicznych i świetlnych. Jako regułę można powiedzieć ogólnie, że asymetryczne podrażnienie słabe powoduje skurcz jednej anteny, silniejsze zaś, oraz bodźce symetryczne dają skurcz obu.

## 2. Ruchy uderzania w związku z podrażnieniem ogólnym.

Bezpośrednie pomiary wykazują, jak bardzo się zmienia rytm ruchów anten przy podrażnieniu zwierzęcia. Na kilku osobnikach *Dromia* próbowałam rejestrować ruchy anten. W tym celu oznaczałam ołówkiem każde uderzenie na przewijającej się wstędze papieru. Uderzenia często tak szybko zachodzą jedno po drugim, że jeden badacz może zapisywać tylko ruchy jednej anteny naraz. Aby zbadać kwestję korelacji ruchów obu anten i ich synchronizmu, trzeba notować je we dwóch. Dla kontroli, parę razy próbowaliśmy zapisywać ruchy jednej i tej samej anteny. Zawsze zgodność obu zapisów była bardzo znaczna, w każdym razie zupełnie wystarczająca dla celów opisu.



Rys. 1. Punkty oznaczają pojedyncze uderzenia. 1. Uderzenia lewej (górna linja) i prawej anten kraba w „spoczynku“. 2. To samo po silnym „podrażnieniu“ mechanicznem. 3. Uderzenia prawej anteny w „spoczynku“. 4. To samo po podrażnieniu. Linja sec. oznacza sekundy.

Przytaczam (str. 5) parę próbek tego rodzaju zapisów. Oznaczenie stanu kraba, jako „spoczynek“ jest w danym przypadku względne, bo w rzeczywistym spoczynku anteny są nieruchome. Mam tu na widoku zwierzę w takim stanie, w jakim się je zwykle obserwuje, siedzące w zwykłym nieowiniętym akwarjum na podłożu ze żwiru. Zwierzę jest niewątpliwie zlekka podrażnione widokiem obserwatora i jego ruchami.

Jak widać z zapisów, trudno mówić o jakimkolwiek regularnym rytmie uderzeń. Częstotliwość uderzeń obu anten jest mniej więcej ta sama, niezależnie od podrażnienia. Uderzenia mogą następować po sobie nawet po 10 sekundach, jak to często ma miejsce u kraba niepodrażnionego specjalnie, jeśli jednak zwierzę w jakikolwiek sposób podrażnić, to odstępy pomiędzy uderzeniami spadają często do drobnego ułamka sekundy. W tym drugim przypadku występują bardzo charakterystyczne uderzenia wielokrotne, najczęściej dwukrotne. Ruchy te tak są swoiste, że już na pierwszy rzut oka można rozpoznać kraba podrażnionego.

Jednak, jak to widać szczególnie na zapisie 1, nawet w przypadku zwierzęcia niedrażnionego specjalnie, anteny mają dążność do wykonywania uderzeń podwójnych, ale uderzenia wtedy następują po sobie w odstępach około  $\frac{1}{2}$  sekundy i większych. Czasem okres ten wydłuża się jeszcze bardziej i uderzenia stają się mniej lub więcej równomierne, jak na zapisie 3.

Na zapisie 1 występuje wyraźnie, że anteny nigdy nie uderzają obie jednocześnie, chociaż przerwa pomiędzy uderzeniami jednej i drugiej anteny może być minimalna.

Gdy kraba podrażnić mechanicznie, np. chwytając go pin-cetką za kończynę, to częstotliwość uderzeń obu anten bardzo znacznie się wzmacnia. Nie tylko wzrasta ogólna liczba uderzeń w ciągu tego samego czasu, ale wzrasta proporcjonalnie liczba uderzeń wielokrotnych, zwłaszcza podwójnych (zap. 2 i 4). Prawdopodobnie i w tym przypadku uderzenia obu anten nigdy nie są jednoczesne. Stwierdzić to można byłoby tylko przy pomocy przyrządów subtelniejszych, niż te, którymi rozporządzałam.

Jeśli synchronizm uderzeń, o którym wspomina Bethe, nie dał się wykazać, to istnienie ogólnej korelacji, w znaczeniu proporcjonalnej zmiany częstotliwości uderzeń obu anten, jest niewątpliwe. Ilustrują to dwie podane tabelki. Taśmę zapisu po-

dzieliłam na odcinki, odpowiadające 10 sekundom każdy, i w obrębie każdego zliczyłam ilość uderzeń.

TABELA I.

	0—10''	10—20''	20—30''	30—40''	40—50''	50—60''	Suma
Spoczynek	6	2	5	3	0	1	17
Podrażnienie	22	17	22	21	16	25	123

TABELA II.

		0—10''	10—20''	20—30''	30—40''	40—50''	50—60''	Suma
Spoczynek	Lewa	4	4	7	7	3	4	29
	Prawa	2	6	5	12	3	3	31
Podrażnienie	Lewa	23	18	23	19	13	14	110
	Prawa	20	25	19	19	13	20	116

Obie tabelki zawierają więc liczbę uderzeń, wykonanych w ciągu jednej minuty. Tabela I podaje ruchy lewej anteny tego samego kraba, tabela II podaje ruchy obu. Wynik ten jest bardzo typowy. Podrażnienie silnie wzmacnia częstotliwość uderzeń i zmiany te dla obu anten są proporcjonalne. Wpływ podrażnienia nie trwa długo, w każdym razie jednak krab potrzebuje kilku do kilkunastu minut czasu, ażeby ruchy jego anten odpowiadały górnym zapisom obu tabelk.

Czy charakter uderzeń nie zależy od jakości bodźca, tego na razie rozstrzygnąć nie mogę. Wydaje mi się, że zależność taka istnieje. Wspomniany poprzednio krab, który pozostawał stale w naczyniu owiniętem papierem, w większości przypadków wykonywał rzadkie uderzenia antenami, w odstępach 5—10 sekund. Nie było jednak skłonności do zdwajania uderzeń. Oprócz tego w przerwach pomiędzy dwoma uderzeniami anteny wykazywały powolne zwroty albo bardzo nieznacznie zginały się i rozginały. Dostyc było lekko trącić naczynie, aby natych-

miast wzrosła znacznie częstotliwość uderzeń i wystąpiły charakterystyczne uderzenia podwójne.

Niewątpliwie, podobna rejestracja ruchów anten, wykonana bardziej precyzyjnymi środkami, mogłaby znaleźć szersze zastosowanie. Trzeba się spodziewać, że bliższa analiza zapisów wykáže istnienie określonych prawidłowości w ruchach i pozwoli zaobserwować subtelne różnice, zależne od jakości bodźców.

### 3. Ruchy skurczu.

Z wielu bodźców, które powodują częściowe lub całkowite schowanie się anten wewnętrznych w ich dołkach, zbadalam bliżej bodźce świetlne. Więcej niż jakiegokolwiek inne nadają się one do eksperymentu, bo nie uszkadzają kraba i dają się łatwo regulować.

Badanie wpływu podniet optycznych na kraba wymaga specjalnych warunków obserwacji, ponieważ w zwykłych warunkach laboratoryjnych krab widzi zbyt wiele rzeczy jednocześnie, i podnieta badana w rzeczywistości stanowi tylko drobną część podniet świetlnych, jednocześnie oddziaływujących na zwierzę. Jak to uwzględniłam dalej, sprawa ta ma duże znaczenie metodyczne, ponieważ podrażnienie świetlne kraba w warunkach zwykłych daje zupełnie inne wyniki.

Izolacja optyczna kraba jest dosyć trudnym zadaniem. Jeśli owinać naczynie nieprzezroczystym papierem, to przedmiot, którego widok ma kraba podrażniać, trzeba wprowadzać do wody. Stanowi to niepożądaną komplikację warunków, bo niemożliwe jest uniknąć nieznacznych ruchów wody, które same wystarczają, ażeby podrażnić anteny. Przedmiot więc musi się znajdować nzewnątrz akwarjum. Jeśli owijający papier znajduje się w pewnej odległości od ścianki, to przedmiot można wprowadzać pomiędzy papier i szkło. Jednak i wtedy istnieje jedno dodatkowe źródło podrażnień, zwykle niebrane pod uwagę. Jest to odbicie postaci kraba w ścianie akwarjum, w dodatku, jeżeli chodzi o naczynie walcowate, odbicie powiększone. Mogłam wiele razy się przekonać, że stanowi to pewne źródło błędów doświadczalnych i bardzo często krab próbuje walczyć z domniemanym przeciwnikiem, żywo poruszając antenami.

Uniknąć tego można, jeśli zmatowić zewnętrzną ściankę naczynia, pozostawiając przezroczyste okienko dla pokazywania

przedmiotu drażniącego. Ale krab ucieka od tego okienka, przez zmatowioną zaś ściankę nie może widzieć jasno przedmiotu. Musiałam użyć trochę zmodyfikowanej metody. Kraba umieszczałam w zwykłym naczyniu walcowatym ( $8 \times 8\frac{1}{2}$  cm). Naczynie to wstawiałam do akwarjum trochę większego ( $13 \times 8$  cm), zewnętrzna ścianka którego była zmatowiona. Przestrzeń pomiędzy ściankami obu naczyń napełniałam wodą morską. Ponieważ spójczynniki załamania dla wody morskiej i dla szkła są bliskie sobie, krab przy tym układzie doświadczenia nie może widzieć własnego odbicia. Widzi natomiast równomiernie oświetloną jasną powierzchnię, od której ciemny przedmiot drażniący, wprowadzony pomiędzy ścianki obu naczyń do wody, odbija bardzo wyraźnie. Od góry naczynie pozostawało otwarte i to stanowi główny zarzut metodyki, ponieważ krab mógł widzieć obserwatora. W niektórych doświadczeniach przykrywałam naczynie wewnętrzną płytką matową, w środku której było małe okienko przezroczyste. Ale wobec tego, że krab często zmienia miejsce, płytka utrudnia obserwację. Wygodniej jest naczynia nie przykrywać, ale obserwować zwierzę nieco z boku. Wtedy całkowite odbicie wewnętrzne w dużym stopniu zmniejsza niebezpieczeństwo, szczególnie jeżeli obserwator nie porusza się.

Jako przedmiotu drażniącego używałam kwadratów z czarnego papieru o powierzchni od 4 do  $\frac{1}{8}$  cm<sup>2</sup>. Kwadraty przyklejałam balsamem kanadyjskim do szkiełek przedmiotowych. W określonych odstępach czasu, najczęściej co 10 sekund, wstawiałam szkiełko z kwadratem, możliwie wolno i równomiernie, po obserwacji zaś reakcji również wolno i równomiernie je wyjmowałam. Jeśli krab w czasie doświadczenia zmieniał miejsce, to i figurkę wstawiałam w innym miejscu, starając się żeby ukazywała się zawsze nawprost oczu kraba. W doświadczeniach tych interesowała mnie zwłaszcza sprawa przyzwyczajania się kraba do bodźców wielokrotnych.

Ruch skurczu anten może zachodzić w bardzo różnym stopniu, od zaledwie dostrzegalnego drgnięcia do zupełnego ich schowania się. Dla ułatwienia rejestracji odróżniłam pięć stopni skurczu, które oznaczam odpowiednimi numerami.

Reakcja O. Anteny nie zmieniają swego położenia i swoich ruchów przy ukazaniu kwadratu. Reakcja zerowa oznacza <http://rcin.org.pl>

tylko brak reakcji specjalnie na nasz bodziec świetlny, jednak w chwili podrażnienia widokiem figurki anteny mogą reagować na jakiegokolwiek bodźce uboczne, niedostrzegalne dla obserwatora, wogóle mogą nie być w stanie zupełnego spoczynku. Położenie, jakie wówczas anteny zajmują, jest rzeczą przypadku i może być bardzo rozmaite. Jeśli anteny już są zupełnie skurczone, to nie można naturalnie mówić o reakcji zerowej, bo nie mają one możliwości wykonania ruchu skurczu. Położenie to może być położeniem spoczynku, może być jednak chwilowem przedłużeniem skurczu na skutek poprzedniego podrażnienia bodźcem świetlnym. Jeśli w chwili ustawienia figurki anteny wykonywują ruch czyszczenia, albo też są skierowane naprzód i wdół, to nie reagują one na widok kwadratu. Jednak i w tym przypadku nie można mówić o reakcji zerowej, ponieważ w jakimkolwiek innym położeniu anteny mogłyby wykonać ruch skurczu. To też reakcja zerowa oznacza tylko (oprócz położenia zupełnego skurczu i czyszczenia) brak jakiegokolwiek zmiany w zachowaniu się anten, które, niezależnie od pobudzenia oka, miało miejsce w tej właśnie chwili.

Reakcja 1. Zjawienie się czarnego kwadratu w polu widzenia kraba powoduje ledwie dostrzegalne drgnięcie narządów końcowych. Ruch jest tak nieznaczny, że często zachodzi wątpliwość, czy wogóle jakiegokolwiek ruch miał miejsce.

Reakcja 2. Anteny nie tylko drgają, ale zginają się lekko w stawie pomiędzy członami 2 i 3.

Narządy końcowe widziane zgóry, nie są jednak przykryte przez *rostrum*.

Reakcja 3. Zgięcie silniejsze, anteny prawie się chowają i tylko ich *flagella* wewnętrzne są widoczne zgóry.

Reakcja 4. Skurcz maksymalny, anteny szczelnie przylegają do pancerza i zgóry nie widać ich wcale.

Zaznaczam odrazu, że liczby te mają znaczenie konwencjonalne i w żadnym razie nie można powiedzieć, że naprzykład reakcja 4 jest cztery razy intensywniejsza od reakcji 1. Oprócz tego, uwzględniając pewną dowolność w zakwalifikowaniu każdej reakcji do tej lub innej kategorii, podkreślam, że metoda moja nie jest wcale metodą ilościową. Chodzi jedynie o skrócony zapis kolejnych reakcyj, i jeśli, jak poniżej, uciekam się do sumowania liczb, to jednak wartości otrzymane mają tylko przy-

bliżone znaczenie. Tem znaczniejszy jest jednak spadek reakcji, który za chwilę opiszę, bo spadek od 4 do 1 oznacza nie czterokrotne a nieporównanie większe zmniejszenie.

W niektórych, zresztą dosyć rzadkich przypadkach, rejestracja jest utrudniona przez to, że pomiędzy reakcjami krab trzyma anteny prawie skurczone. W czasie reakcji widać ich drgnięcie, ale trudno bardzo określić, jaki rodzaj reakcji miał miejsce. Większość krabów dała jednak wyniki wyraźne.

Jako wynik zasadniczy wszystkich moich prób mogę postawić twierdzenie, że każdy osobnik *Dromia* po pewnej liczbie jednakowych podrażnień świetlnych przestaje na nie reagować.

Przytaczam typowy przypadek. Krab № 5, podrażniany co 10 sekund widokiem czarnego kwadratu o powierzchni 4 cm<sup>2</sup>, dał następujące reakcje kolejne:

4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 3. 3. 3. 4. 4.  
4. 4. 4. 3. 4. 2. 2. 0. 3. 4. 4. 3. 2. 0. 1. 2. 1. 3. 1. 2. 1. 3. 2.  
1. 2. 1. 1. 1. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 1. 1. 2. 0. 1. 0. 0. 0. 2. 2. 3. 0.  
0. 2. 1. 1. 0. 0. 4. 2. 0. 3. 3. 1. 2. 0. 0. 2. 1. i t. d.

Z początku, w ciągu kilkunastu pierwszych podrażnień, nie tylko obie anteny wewnętrzne kurczą się zupełnie, ale na ten bodziec świetlny reaguje cały krab. Anteny drugiej pary przyciskają się do ciała, ustają ruchy oddechowe, szczękonożki trzeciej pary, normalnie w górnej swojej części nie przylegające do pancerza brzuszego, teraz szczelnie do niego przywierają, przykrywając wszystkie części paszczowe, oczy się chowają, wreszcie kurczą się wszystkie kończyny, również przylegając do ciała, dzięki czemu krab przykuca do dna. Jak wiadomo, *Dromia* przy pomocy zmodyfikowanej piątej pary odnoży dźwiga na grzbiecie gąbkę. Szczelne przyciśnięcie tych odnoży do grzbietu równałoby się więc nasunięciu gąbki na czoło, gdyby w moich doświadczeniach gąbka nie była zdjęta. Taka reakcja ogólna, w miarę powtórzeń podrażnienia, zanika stopniowo i później reagują same tylko pierwsze anteny. Reakcja tych ostatnich stopniowo też i dosyć nieregularnie słabnie, spadając do poziomu reakcji 2 albo 1, na przemian z często wówczas występującą reakcją zerową. Utrzymać jednak w ciągu dłuższego czasu zupełny brak jakiegokolwiek reakcji nie udaje się. Zawsze występują sporadyczne reakcje

1 i 2, rzadziej 3. W jednym przypadku krab, drażniony w ciągu przeszło 3 godzin w odstępach 15-sekundowych, w końcowych fazach doświadczenia 48 razy z rzędu, to znaczy w ciągu 12 minut dawał wyraźną reakcję zerową, później jednak powróciły rzadkie reakcje 1 i 2, niekiedy 3 (str. 11). Wpływa na to kilka okoliczności. Najważniejszą z nich jest nadwyzczajna wrażliwość anten, które reagują na wszelką prawie zmianę bodźca. Że dopiero po bardzo długim drażnieniu udaje się otrzymać większą liczbę kolejnych reakcyj zerowych, może częściowo zależeć od eksperymentatora, którego ruchy przy wstawianiu kwadratu stają się automatyczne i bardziej jednostajne. Przedewszystkiem zaś niemożliwe jest uchwycić przez czas dłuższy zwierzę od podrażnień postronnych. Jak wykażę poniżej, wszelkie podrażnienia postronne natychmiast i bardzo znacznie wzmagają wrażliwość anten na bodźce świetlne.

Ze względu na oszczędność miejsca nie przytaczam całkowitych szeregów reakcyj poszczególnych, tylko kolejne sumy tych reakcyj po 6, co przy drażnieniu kraba w odstępach 10-sekundowych odpowiada za każdym razem okresowi 1 minuty. Podaję takie szeregi dla czterech osobników:

1) 24. 22. 13. 22. 19. 20. 17. 19. 21. 18. 15. 16. 17. 15. 16. 14. 19. 15. 11. 15. 13. 11. 14. 12. 13. 19. 14. 13. 11. 14. 13. 13. 16. 12. 12. 10. 10. 11. 10. 12. 10. 3. 6. 6. 9. 5. 6. 6. 10. 6. 5. 4. 5. 0. 1. 0.

2) 24. 17. 13. 11. 4. 5. 7. 3. 10. 11. 8. 4. 7. 8. 11. 3. 0. 2. 5. 5. 0. 8. 1. 4. 3. 7. 4. 2. 1. 0. 2. 3. 7. 4. 5. 6. 0. 2. 4. 3. 1. 0. 0. 1.

3) 24. 24. 22. 23. 14. 14. 11. 10. 2. 4. 5. 7. 9. 8.

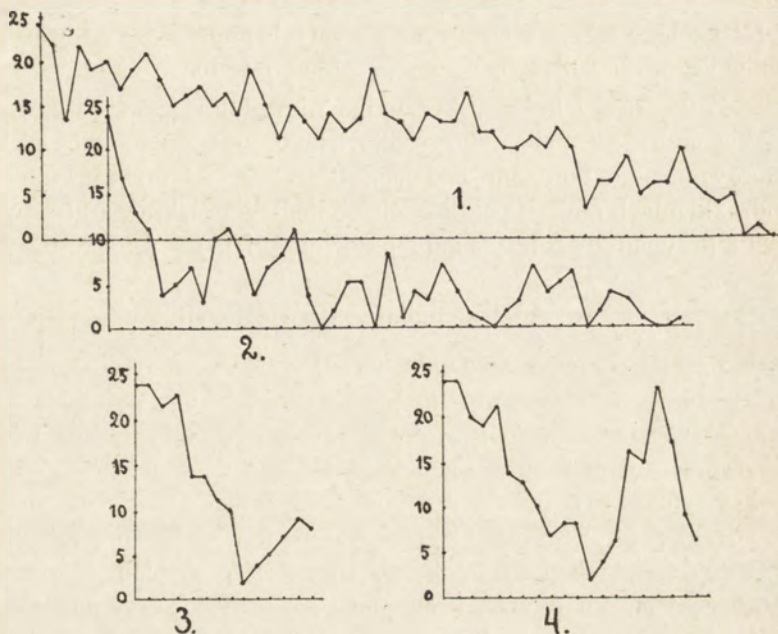
4) 24. 24. 20. 19. 21. 14. 13. 10. 7. 8. 8. 2. 4. 6. 16. 15. 23. 17. 9. 6.

Zapisy te są typowe i ich cechy główne powtarzają się dla każdego osobnika. Jak widać z odnośnych krzywych (str. 13), zawsze intensywność reakcji dosyć szybko spada do pewnej wielkości minimalnej (liczba na str. 12znaczona odmiennie), później zaś wzrasta, chwilami nawet, jak na zapisie 1 lub 4, prawie do natężenia reakcji początkowej. Dopiero potem rozpoczyna się nieregularny i czasem bardzo powolny spadek, doprowadzający ostatecznie do stałej mniej więcej wielkości przeciętnej, nie przekraczającej reakcji 1. Zaznaczyłam już przedtem, że liczby te mają względną wartość



i, wykreślone we właściwej skali, krzywe wykazałyby spadek daleko więcej raptowny.

Bardzo charakterystyczne jest wahnięcie na początku krzywych. Występuje ono tak stale, że, pomimo bardzo znacznych różnic indywidualnych, może być wyraźnie odnalezione nawet w szeregu sumarycznym, otrzymanym z kilku zapisów razem.



Rys. 2. Krzywe do przytoczonych czterech szeregów reakcyj. Numery krzywych odpowiadają numerom szeregów. Na osi rzędnych—natężenie reakcji, wyrażone przez sumę 6-ciu kolejnych reakcyj poszczególnych. Na osi odciętych — minuty.

O pewnej regularności spadku można mówić tylko na początku każdej krzywej, kiedy krab reaguje jeszcze intensywnie. Późniejsze oscylacje zachodzą dookoła pewnej wielkości, znacznie mniejszej od początkowej. Bodziec świetlny nie dominuje wtedy tak nad sumą innych bodźców, niewątpliwie wciąż oddziałujących na kraba, i dlatego też te bodźce uboczne mogą chwilami wzmacniać wrażliwość zwierzęcia, czem się tłumaczą oscylacje. Na pierwszy okres krzywej przypadają reakcje całkowite, połączone ze skurczem wszystkich wystających części kraba. Zanik reakcyj całkowitych, jak widać ze zmiany charakteru krzywych, oznacza

radykalną zmianę pobudliwości kraba. W każdej krzywej można więc odróżnić dwie części: 1) szybki spadek początkowy z następnym wzniesieniem i 2) długotrwałe nieregularne oscylacje przy stopniowym spadku krzywej.

Jeśli jednak wahania zachodzą teraz dookoła wielkości nieznacznej, to krzywa wykazuje mniej albo więcej regularną ogólną tendencję spadkową, jak widzimy zwłaszcza z zapisu pierwszego. Ostatecznie, reakcja może w ciągu całych godzin pozostawać na poziomie bardzo niskim, czego przykład przytoczę dalej.

Z zapisów i krzywych wynika niewątpliwie, że po pewnej liczbie podrażnień, stosunkowo niewielkiej, krab zmienia charakter reagowania na ten sam bodziec. Biorąc przeciętnie, już po 40 podrażnieniach reakcja poszczególna zaledwie przekracza 1 (z dwunastu przypadków otrzymałam przeciętną 1,15).

#### 4. Analiza pobudzeń świetlnych.

Zastosowane podrażnienie świetlne samo w sobie jest złożone; można w niem wyróżnić przynajmniej trzy części składowe. Przedewszystkiem krab przy każdej indywidualnej próbie widzi nie tylko czarną figurkę na jasnym tle, ale widzi jej ruch. Zanik reakcji może być przystosowaniem właśnie do tego czynnika. Po drugie, figurka może oddziaływać na kraba przez swoje własności, jak kształt, barwa, wielkość, stopień kontrastu z otoczeniem. Po trzecie, krab może się przystosować do stałego rytmu podrażnień. Każdemu z tych elementów bodźca poświęcałam trochę uwagi.

a) Czynniki ruchu nie tak łatwo należycie uwzględnić. W moich doświadczeniach starałam się wstawiać figurki papierowe możliwie wolno i równomiernie. Dla dokładnych prób należałoby zastosować odpowiedni mechanizm. Małe zmiany w szybkości ruchu przedmiotu drażniącego same mogą być źródłem podrażnień, i krab, który już przestał reagować na widok wolno poruszającego się kwadratu, odrazu daje pełną reakcję, jeśli kwadrat wstawić szybko. W ten sposób stopień reakcji może być w każdej chwili dowolnie wzmożony. Uważam za prawdopodobne, iż krzywa przyzwyczajania się kraba przebiegałaby równiej, gdyby figurka była wstawiana mechanicznie. Stanowi to w każdym razie pewną niedokładność metodyki, choć z drugiej

strony wykonanie wielu tysięcy prób w znacznym stopniu gwarantuje ich jednakowość.

b) Wielkość figurki drażniącej odgrywa ważną rolę. Jeśli kraba przyzwyczaić do widoku kwadratu o powierzchni  $1 \text{ cm}^2$  i zaraz potem pokazać mu kwadrat  $4 \text{ cm}^2$ , to natychmiast reakcja się wzmacnia do maximum, wkrótce jednak spada. Naprzykład, krab po długim drażnieniu co 15 sekund widokiem kwadratu  $1 \text{ cm}^2$  dał reakcje końcowe (każda liczba jest sumą czterech reakcyj): 11. 7. 2. Kiedy zmieniłam figurkę na kwadrat  $4 \text{ cm}^2$ , reakcje były: 16. 16. 12. 9. 9. 7. 4. 3. 5. 2. Od reakcji bardzo nieznacznej mamy tu odrazu skok do maximum, ale teraz proces przyzwyczajania się do kwadratu większego jest daleko szybszy, niż na początku. Ciekawe jest, że wielkość figurki w pewnych granicach nie wpływa na szybkość przyzwyczajania się. W podanej poniżej tabelce zestawiam 6 przypadków podrażnienia kwadratem o powierzchni  $4 \text{ cm}^2$  i 6 przypadków kwadratem  $1 \text{ cm}^2$ . Natężenie reakcji początkowej wyrażam w postaci sumy pierwszych 20 reakcyj poszczególnych. Szybkość przyzwyczajania się można wyrazić jako stosunek np. sumy dziesięciu reakcyj od 60-ej do 70-ej, do sumy dziesięciu reakcyj początkowych.

T A B E L A III.

| Suma pierwszych 20 reakcyj |                          | Stosunek sumy 60—70-ej do sumy 1—10 reakcyj |                          |
|----------------------------|--------------------------|---|--------------------------|
| Kwadrat $4 \text{ cm}^2$   | Kwadrat $1 \text{ cm}^2$ | Kwadrat $4 \text{ cm}^2$                    | Kwadrat $1 \text{ cm}^2$ |
| 67                         | 71                       | 0.65  | 0.23                     |
| 77                         | 50                       | 0.25  | 0.32                     |
| 65                         | 69                       | 0.71  | 0.11                     |
| 58                         | 64                       | 0.44  | 0.46                     |
| 36                         | 75                       | 0.11  | 0.60                     |
| 80                         | 80                       | 0.68  | 0.93                     |
| Przeciętnie 63             | 68                       | 0.47  | 0.44                     |

W obu przypadkach wielkości przeciętne pozostają niemal te same. Więc w granicach  $1 - 4 \text{ cm}^2$  stopień reago-wania i szybkość przyzwyczajania się do widoku figurki nie zależą od jej powierzchni. Oczywiście w pewnych tylko granicach,

bo duża powierzchnia wywołuje reakcję więcej długotrwałą, a na kwadrat  $\frac{1}{8}$  cm<sup>2</sup> krab wogóle reaguje słabo i wkrótce przestaje reagować zupełnie. To też nagłe wzmoczenie reakcji przy zmianie figurki mniejszej na większą jest reakcją na kontrast, na zmianę warunków, do których krab się przystosował. Jednak zmiana odwrotna, kwadratu większego na mniejszy niema tego efektu. Jeśli krab się przystosował do drażnienia kwadratem 4 cm<sup>2</sup>, to widok 1 cm<sup>2</sup> nie robi na nim wrażenia. W ten sposób czas przystosowania się da się skrócić, bo zanim krab przestał reagować na kwadrat większy, staje się on już niewrażliwy na widok mniejszego. Stopień kontrastu ma tu duże znaczenie. Jeśli stopniowo zwiększać powierzchnię figurki, to reakcja nie daje żadnych zakłóceń, przebiega wogóle tak, jak gdyby podrażnienie pozostawało stałym, aczkolwiek powierzchnia figurki mogła wzrosnąć kilkakrotnie. Charakterystyczne jest również, że rapectowne zwiększenie kwadratu wzmacnia reakcję tylko na krótki czas i w ogólnej krzywej przystosowania się skok ten nie wpływa na jej charakter.

c) Obserwacja skurczu anten daje możliwość zbadania, czy kształt figurki drażniącej może być rozpoznany przez kraba. Ponieważ krab, przystosowany już do pewnego układu doświadczenia, od razu reaguje na wszelką zmianę, trzeba się spodziewać wzmocnienia reakcji przy zmianie kształtu przedmiotu drażniącego. Skoro krab przestał reagować na widok figurki kwadratowej, wtedy bez żadnej pauzy, w tym samym rytmie wstawiałam mu figurkę trójkątną o tej samej powierzchni (metodą, opisaną w r. 1912 przez R. Minkiewicza w badaniach nad pamięcią wzrokową ryb i stosowaną od lat wielu w jego pracowni w badaniach nad zmysłem wzroku żab). W doświadczeniach moich używałam figurek o powierzchni 1 cm<sup>2</sup>, podrażniając kraba co 15 sekund. Każda z przytoczonych liczb jest sumą czterech reakcyj, jest więc odpowiednikiem jednej minuty. Cztery doświadczenia dały wynik następujący:

1. Kwadrat: 16. 14. 14. 15. 15. 7. 6. 5. 3. 11. 11. 9. 13. 10. 4. Zmieniono na trójkąt: 12. 12. 8. 6. 3. i t. d.
2. Kwadrat: 16. 16. 11. 13. 8. 7. 5. Trójkąt: 4. 8. 5. 10. 13. 8. i t. d.
3. Kwadrat: 9. 7. 5. 9. 6. 7. 8. 1. 5. 2. 3. 1. 0. Trójkąt: 0. 7. 3. 2. 2. 0. 1. i t. d.

4. Trójkąt: 16. 16. 13. 10. 13. 8. 5. 7. 2. 10. 10. 4. 0.  
5. 3. 2. 0. 0. Kwadrat: 6. 4. 7. 6. 2. 3. i t. d.

Wynik jest bardzo niewyraźnie dodatni. Przeciętna reakcja z czterech doświadczeń bezpośrednio przed zmianą figurki wynosi 2. 3, bezpośrednio po zmianie 5. 5, jest więc przeszło dwukrotna. W innych trzech doświadczeniach stosunek ten wynosił 3:6, 3:4 i 8:11. Czyli przeciętnie dla wszystkich 7 prób stosunek był 3. 3:6. 1.

Interpretacja tych doświadczeń jest dosyć trudna, bo reakcje poszczególne nie wykazywały tej prawidłowej przewagi natężenia po zmianie, w stosunku do ostatniej reakcji przed zmianą figurki. W każdym razie rozstrzygnięcie kwestji rozróżniania kształtów wymagałoby specjalnej metodyki. Niektóre obserwacje wykazują, że trzeba spodziewać się wyniku dodatniego. Jeśli przyzwyczaić kraba do widoku kwadratu, okazywanego zawsze w ten sam sposób, następnie zaś okazać go w innym miejscu, to reakcja odrazu i niezawodnie wzrasta do maximum. Jednak dla osiągnięcia tego wyniku kwadrat winien być przesunięty o dosyć znaczny kąt, prawdopodobnie nie mniejszy od 30°. Zdolność rozpoznania położenia przedmiotu drażniącego może być podstawą rozróżniania kształtów, ponieważ różnica pomiędzy kształtami też polega na zmianie położenia punktów drażniących. Wynikałoby stąd, że zdolność ta u kraba jest dosyć słabo rozwinięta, jednak przy zastosowaniu odpowiedniej metody, polegającej na użyciu figur dużych, o znacznych różnicach w rozmieszczeniu części, oraz na unieruchomieniu kraba, zdolność ta mogłaby być zbadana.

d) Specjalnej też metodyki wymaga kwestia rozróżniania barw. Posiadam pod tym względem tylko niewiele obserwacji, wynik których jest naogół dodatni. W moim układzie doświadczenia, prócz barw chodziło jeszcze o stopień kontrastu figurki z równomiernie oświetlonym jasnym otoczeniem. Kontrast ten był największy dla barwy czarnej i dlatego dawała ta barwa największą reakcję. Przyzwyczajając kraba do widoku kwadratu określonej barwy i wstawiając potem figurki inaczej zabarwione, mogłam się przekonać, że działanie stopnia kontrastu nie jest wyłączone, bo nie zawsze zmiana figurki barwnej na czarną daje znaczne wzmoczenie reakcji anten. Również, jeśli krab był przyzwyczajony do widoku figurki czarnej, kwadraty innej barwy,

zwłaszcza czerwonej, chociaż mniej kontrastujące z otoczeniem, mogły dawać wyraźne zwiększenie reakcji. Doświadczenia te były jednak nie dość liczne, abym mogła oprzeć na nich jakiegokolwiek uogólnienia. W każdym razie, podana metoda badania ruchów anten może się bardzo dobrze nadać do analizy zdolności widzenia barwnego kraba. (Samo widzenie barwne krabów, zwłaszcza po pracach R. Minkiewicza nad *Maja*, *Pagurus* i *Hippolyte* nie ulega chyba dziś kwestji).

e) Znaczenie rytmu podrażnień musi być rozpatrywane łącznie ze znaczeniem przerw w drażnieniu. Jeśli po pewnej liczbie jednakowych podrażnień, kiedy krab przestał już na nie reagować, zrobić krótką przerwę i potem jeszcze raz podrażnić zwierzę w ten sam sposób, to reakcja zawsze znacznie się wzmacnia, ale potem dosyć szybko spada do wielkości poprzedniej albo i mniejszej. Bardzo wyraźny efekt dają już pauzy jednogodzinowe. Przytaczam trzy przykłady, w których liczby oznaczają sumy 6 reakcyj. Podaję tylko sumy końcowe:

5. 4. 5. 0. 1. Pauza 1 minuta: 10. 7. 2. 4. 1.

18. 14. 19. 16. 11. 11. 6. Pauza 1 minuta: 23. 12. 17. 16. 12.

4. 5. 7. 9. 8. 6. Pauza 5 minut: 24. 24. 22. 19.

Charakterystyczne jest, że stopień wzmożenia reakcji zależy od długości przerwy. Np. jeden krab był drażniony co 10" aż do zaniku reakcji. Potem zrobiona pauza 1-minutowa, po której tym samym bodźcem znowu doprowadzono kraba do reakcji prawie zerowej. Teraz zrobiona pauza 5-minutowa i znowu reakcja doprowadzona do zera. W ten sposób postępowałam dalej, stosując naprzemian przerwy 1 i 5 minut. Po każdej przerwie doprowadzenie reakcji do zera udawało się już po kilkunastu podrażnieniach. Skok reakcji po pauzie ilustruję podaniem sum reakcyj po 4, dla kraba № 22.

Na początku próby krab dał reakcję 16, t. j. cztery razy reakcję całkowitą.

Na końcu pierwszej próby, ostatnie cztery reakcje były zerowe.

Sumy po pauzach 1-minutowych: 9. 11. 9. 4. 3. 1. 2. 6. 2. 2. 1. 1. Przeciętnie 4. 3.

Sumy po pauzach 5-minut.: 13. 10. 14. 9. 4. 4. 4. 5. 8. 3. 1. 2. Przeciętnie 6. 4.

Zależność ta występuje stale. Dla kilkunastu osobników *Dromia* podaję przeciętne wielkości sum po 4 reakcje, na początku doświadczenia, bezpośrednio przed pierwszą pauzą, po pauzach 1, 5 minutowych oraz powyżej 10 minut:

T A B E L A IV.

| Suma pierwszych 4 reakcyj | Suma 4 reakcyj przed pierwszą pauzą | Suma 4 reakcyj po pauzie 1' | Suma 4 reakcyj po pauzie 5' | Suma pierwszych 4 reakcyj po pauzach od 10 — 60' |
|---------------------------|-------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|--|
| 51.                       | 1. 8                                | 5. 3                        | 8. 2                        | 11. 5  |

Nie może być mowy o proporcjonalności, ale liczby wskazują wyraźnie, że skok w stopniu reagowania jest tem większy, im pauza jest dłuższa. Rzadko jednak, i to tylko po pauzach bardzo długich, natężenie reakcji może wzrosnąć do wielkości początkowej. Nie mogę ustalić, jaka jest najwyższa przerwa, po upływie której krab reaguje dokładnie tak samo jak na początku. Jeśli doświadczenie trwa kilka dni na jednym i tym samym osobniku, to błędy doświadczalne, zależne zwłaszcza od niestałości warunków, wzrastają bardzo znacznie i wnioski stają się niepewne. Po zestawieniu całego mego materiału doświadczalnego miałam wrażenie, że kraby z wcześniejszych okresów, na których już kilkakrotnie eksperymentowałam, dawały reakcję słabszą. Ale mogło tu też chodzić o zmieniający wpływ warunków dłuższej hodowli. Zwracam jeszcze uwagę, że po każdej pauzie krab był podrażniany najmniej 8 razy z rzędu, czasami zaś znacznie więcej. Podrażnienia więc stanowią nie tylko próby tego, czy natężenie reakcji spadło, ale służą do dalszego utrwalania tego spadku. Rzeczywiście, oba szeregi liczb dla kraba № 22, wyrażające sumy 4 reakcyj po pauzach 1 i 5-minutowych, są to szeregi zmniejszające się (str. 18). Nie stanowi to jednak zarzutu, bo pauzy 1 i 5-minutowe były robione w regularnej kolejności, a więc reakcje po nich następujące mogły być ze sobą porównywane.

Zwracam się teraz do sprawy rytmiki. Ponieważ podrażnienie powtarzało się zawsze w ciągu długiego czasu i w regularnych odstępach, możliwe jest, że krab przystosowuje się do rytmu podrażnień, t. zn. staje się niewrażliwy tylko w określo-

nych momentach. Liczne doświadczenia kontrolne polegały na tem, że po przystosowaniu się kraba do określonego rytmu podrażnień, czyli po zupełnym prawie zaniku reakcji, rytm zmieniano. Np. krab był przystosowany do podrażnień co 10 sekund. Skoro reakcja spadła do zera, zaczęłam go podrażniać kolejno: 6 razy co 15 sekund, 6 razy co 10 sekund. Sumy tych reakcyj po 6 były:

Co 10 sekund: 6. 0. 3. 1. 1. 0. 1. 2. 5. Przeciętnie 2. 7.

Co 15 sekund: 4. 5. 0. 1. 4. 3. 3. 1. 4. „ 2. 8.

Na innym osobniku, po przystosowaniu do rytmu 15 sekundowego, w ten sam sposób zastosowałam kolejność pauz 9 i 15-sekundowych:

Co 15 sekund: 3. 4. 10. 17. 3. 2. Przeciętnie 6. 5.

Co 9 sekund: 7. 6. 9. 15. 5. 2. „ 7. 3.

Jeśli chodziło o wpływ absolutnego rytmu, to po bardzo wielkiej liczbie powtórzeń krab powinien byłby zachować rytmiczność swej reakcji pomimo zmienionego rytmu bodźca. Jeśli krab jest przystosowany do pauz 10-sekundowych i rytm zmieniono na 15, to co drugie podrażnienie krab musiałby reagować inaczej, bo podrażnienie trafiałoby poniekąd na punkty węzłowe, zgodne z rytmem poprzednim. W zapisach moich nie znajduję jednak żadnych wskazówek, by rytm sam w sobie miał jakieś znaczenie. Jeśli pauzy znacznie skrócić, naprzykład z 10 do 5 sekund, to rzeczywiście reakcja chwilami się wzmacnia, jednak tak nieznacznie i nieregularnie, że waham się cokolwiek stąd wnioskować.

Z rytmiką podrażnień wiąże się bezpośrednio t. zw. czynnik czasu. W pracy swej nad rozróżnianiem wymiarów przedmiotu i tworzeniem się do nich nałogu u żab (która niebawem ukaże się w wydawnictwach Instytutu) wypowiedziała p. Razwiłowska ciekawe przypuszczenie, że szybkość przystosowania się zwierzęcia do pewnego bodźca zależy nie tyle od liczby podrażnień ile od pewnej ilości czasu, w ciągu którego nałóg się nabywa. Próbowałam przyzwyczajać kraby do bodźców powtarzanych w różnych rytmach, od 5 do 60 sekund, i mogę twierdzić, że zanik reakcji jest u kraba tem szybszy, im częstszy jest rytm podrażnień. W interpretacji wyników na str. 24 podaję szereg reakcyj przy doświadczeniach co 1 minuta. Nie



różni się on od szeregów poprzednich, o ile chodzi o liczbę podrażnień. Jednak ciekawe jest, że charakterystyczne wahnięcie krzywej zaszło tu po 36 podrażnieniach, co odpowiada wielkości przeciętnej dla innych krzywych. Ale w danym przypadku oznacza to okres 36 minut, liczba zaś poprzednia dotyczyła okresu sześć razy krótszego. Miarodajna więc jest raczej liczba kolejnych podrażnień, niż ilość czasu. Możliwe, że bezkręgowce zachowują się pod tym względem inaczej, niż kręgowce. Wynik ujemny zgadza się z faktem nagłego wzmocnienia reakcji nawet po krótkotrwałej pauzie. Skoro jedna minuta wystarcza już, aby reakcja uległa zmianie, to, oczywiście, im częstszy jest rytm podrażnień, tem mniej jest wzmaganie reakcji, a zatem tem szybsze jest przystosowanie.

Jeden jeszcze szczegół reakcji kurczenia anten pod wpływem bodźców świetlnych chcę poruszyć.

Wspominałam już, że wszelkie podrażnienie uboczne wzmaga wrażliwość anten na bodźce optyczne. Wzmocnienie to jest dosyć znaczne. W czasie długotrwałych prób bardzo często zdarza się, że krab powoli odwraca się i zmienia miejsce, jakby chciał uniknąć widoku przedmiotu drażniącego. Jeśli w tym czasie reakcja anten spadła już do minimum, to bardzo często natychmiast po poruszeniu się kraba natężenie reakcji znacznie wzrasta, najczęściej do 3 albo 4. Nie zawsze jednak, bo niektóre poruszenia nie wpływają na reakcję. Jeśli w czasie prób przesunąć ręką nad akwarjum, to napewno przy najbliższem podrażnieniu normalnem reakcja znacznie się zwiększy. Jeszcze znaczniejsze wzmoczenie wywołują podniety mechaniczne, naprzykład dotknięcie grzbietu kraba. Oczywiście, podrażnienie dodatkowe wywołuje ze swojej strony reakcję anten. Dla przykładu przytoczę szereg reakcyj poszczególnych (nie sum!) kraba, który już się przystosował do regularnego bodźca.

0. 1. 0. 0. 0. 0. 0. 0. Ręka przesunięta nad wodą: 4. 1. 1. 1. 1. 0. 0. 0. 0. Ręka przesunięta: 2. 3. 0. 0. 1. 0. 1. 0. 0. 0. 1. 0. 0. Podrażniony grzbiet: 3. 3. 3. 3. 3. 2. 3. 3. 1. 1. 3. 2. 2. 0. 0. 0. 0. 0. i t. d.

Dodatkowa podnieta optyczna działa bardzo krótko i tylko parę razy, później krab reaguje na nią daleko słabiej. Ciekawe, że jeśli normalne podrażnienie rytmiczne padnie na chwilę, kiedy krab się poruszał, to reakcji niema, lub też zachodzi minimalna,

jednak następnym razem, czyli po 10—15 sekundach, odrazu reakcja jest wzmożona.

### 5. Interpretacja wyników.

Niektóre z opisanych faktów można wytłumaczyć zmęczeniem kraba. Od zmęczenia może zależeć ogólne osłabienie albo zanik reakcji, jej wzmożenie po przerwie, proporcjonalność pomiędzy długością przerwy w podrażnieniu a stopniem wzmożenia reakcji i t. d. Jednak zmęczenie nie jest w danym przypadku pojęciem jednolitem, bo może tu chodzić o zmęczenie mięśni anten, zmęczenie oka, ośrodków czuciowych albo ośrodków ruchowych.

Tłumaczenie zmian w charakterze ruchów anten zmęczeniem ich mięśni wydaje mi się bardzo mało prawdopodobne. Anteny wewnętrzne są najbardziej wrażliwym narządem kraba, można prawie powiedzieć, że w ciągu całego życia zwierzęcia znajdują się one w ciągłym ruchu. Ich zupełny spoczynek może być osiągnięty prawdopodobnie tylko w specjalnych warunkach eksperymentu. Prawda, że krab pozostawiony samemu sobie rzadko tylko anteny kurczy, w naszym zaś przypadku chodzi głównie o ruch skurczu. Ale skurcz może zachodzić w różnym stopniu. Już po stosunkowo niewielu reakcjach ruch skurczu spada do poziomu zaledwie dostrzegalnego drgnięcia, wykonywanego raz na 10 lub nawet 15 sekund, co w żadnym razie nie może kraba zmęczyć. Wzmiankowane przedtem próby drażnienia były dość krótkotrwałe. Przytaczam teraz reakcje kraba, obserwowanego w ciągu dłuższego czasu. Krab był podrażniany widokiem kwadratu o 4 cm<sup>2</sup> powierzchni, w odstępach co 15 sekund. Liczby następujące oznaczają kolejne sumy reakcyj po 6:

24. 18. 22. 16. 19. 15. 15. 9. 9. 8. 6. 1. 0. 2. 4. 7. 4. 7.  
7. 7. 7. 9. 8. 1. 12. 10. 6. 4. 3. 2. 2. 4. 7. 11. 9. 1. 2. 17. 8.  
2. 1. 2. 6. 2. 4. 3. 4. 4. 1. 0. 9. 4. 0. 7. 4. 3. 1. 2. 1. 6. 3. 1.  
0. 0. 0. 0. 1. 7. 0. 1. 1. 2. 1. 0. 0. 3. 4. 4. 3. 0. 2. 1. 2. 3. 1.  
1. 7. 4. 1. 1. 0. 1. 7. 1. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 0. 1. 0. 4. 0. 1. 4. 3.  
1. 0. 2. 0. 1. 4. 8. 2. 4. 0. 3. 0. 4. 0. 0. 3. 4. 0. 6. 1. 0.

Zapis ten ogarnia 786 kolejnych poszczególnych reakcyj kraba w ciągu 3 godzin 16½ minut.

Jak zwykle, reakcja dosyć szybko spada, tym razem do zera, potem wzrasta i spada znowu do natężenia minimalnego. Końcowe fazy doświadczenia wykazują nieregularne oscylacje, jednak już zaczynając od drugiej połowy zapisu nigdzie suma sześciu reakcyj poszczególnych nie przekracza 8. Nieprawidłowe skoki wzwyż w większości przypadków zależą od poruszeń samego kraba, które wzmagają wrażliwość anten. Przytem wzrost krzywej nigdy nie zależy od tego by krab przez dłuższy czas reagował silniej, tylko najczęściej od jednorazowych reakcyj 3 lub 4, następujących bezpośrednio po poruszeniu się i po których odrazu zachodzi kilkakrotna reakcja zerowa. W końcu tego właśnie szeregu wykonałam przytoczone już próby drażnienia postronnego, po którym natężenie reakcji zawsze wzrastało.

W stosunku do sprawy zmęczenia, szereg ten pozwala na pewne wnioski. Szybki spadek reakcji do zera mógł zależeć od zmęczenia anten, zaś po 6 poszczególnych reakcjach zerowych (odpowiada to  $1\frac{1}{2}$  minucie) anteny mogły odpocząć i dlatego reakcja wzrosła. Reakcja zawsze wzrasta po przerwie. Jednak oko nie miało sposobności odpocząć, ponieważ, niezależnie od stopnia skurcu anten, było regularnie podrażniane co 15 sekund. Zwiększenie więc stopnia skurcu po wahnięciu zerowem będziemy musieli przypisać odpoczynkowi anten. Ale ustaliliśmy poprzednio istnienie pewnej proporcjonalności pomiędzy długością przerwy, a stopniem wzmożenia ruchu skurcu. Na danym zapisie niema takiej odpowiedniości. Po czterech kolejnych zerach (odpowiadają 24 podrażnieniom w ciągu 6 minut) widzimy sumę 1, dalej zaś ta sama suma 1, czyli jedno ledwie dostrzegalne drgnięcie anten na sześć reakcyj poszczególnych, występuje po siedmiu zerach, odpowiadających odpoczynkowi mięśni anten w ciągu  $10\frac{1}{2}$  minut. Oczywiście, o zmęczeniu mięśni nie może być mowy. Jeśli po 786 podrażnieniach kolejnych mięśnie jeszcze nie są zmęczone, skoro na małe podrażnienie postronne ten sam krab odrazu dawał reakcję maksymalną, to trudno przypuścić, aby brak reakcji po 84 podrażnieniach, jak na ostatnim zapisie (str. 22), mógł zależeć od zmęczenia mięśni.

Na początku doświadczenia, krab co najwyżej pierwsze kilkanaście razy daje reakcję maksymalną. Dla porównania próbowałam wywoływać ten sam maksymalny skurec anten, podrażniając mechanicznie antenę drugiej pary. W odstępach 3-sekun-

dowych dotykałam jej igłą szklaną, i 400 razy z rzędu nastąpił szybki i całkowity skurcz anteny wewnętrznej. Zaraz potem 200 razy z kolei dotknęłam czołowej części pancerza, i zupełnie podobnie po każdym dotknięciu reakcja była maksymalna, nie wykazując jakiegokolwiek osłabienia. Na tem doświadczenie przerwałam. W każdym razie, zmęczenie mięśni anteny, jako przyczynę osłabienia reakcji przy podrażnieniach świetlnych możemy, zdaje mi się, wyłączyć.

Zmęczenie oka też nie wydaje mi się przyczyną prawdopodobną. Krab drażniony w odstępach 1-minutowych daje zupełnie podobny obraz przystosowania się. Otrzymałam naprz. następujące reakcje poszczególne:

4. 4. 4. 4. 4. 4. 4. 3. 3. 4. 4. 4. 3. 4. 2. 4. 3. 4. 4. 3. 2.  
4. 3. 3. 3. 4. 3. 4. 3. 2. 3. 4. 2. 2. 3. 0. 1. 4. 3. 3. 4. 4. 4. 4.  
4. 4. 4. 4. 3. 2. 4. 4. 4. 4. 3. 4. 4. 4. 4. 4. 2. 4. 4. 2. 3.  
2. 2. 2. 2. 2. 3. 1. 2. 0. 1. 0. i t. d.

W moich doświadczeniach oko nie straciło swej wrażliwości i swej zdolności widzenia, bo po zupełnym zaniku reakcji można ją ponownie otrzymać, stosując jakikolwiek bodziec postronny. Dostyc jest trącić zlekka stół, na którym stoi naczynie z krabem, albo zrobić parę kroków po pokoju ażeby reakcja natychmiast znacznie choć krótkotrwanie się wzmogła. Mimo to bodziec świetlny pozostał ten sam, i niemożliwa, by wstrząśnienie lub dotknięcie grzbietu kraba bezpośrednio oddziaływało na jakiegokolwiek procesy, zachodzące w oku.

Spadek intensywności reakcji z pewnością posiada swoją przyczynę w funkcjonowaniu ośrodków w nerwowych. I w tym też przypadku hipoteza zmęczenia nie odpowiada faktom, bo wrażliwość kraba na te same bodźce świetlne nie doznała zmniejszenia.

Musimy więc uwzględnić inne możliwości. Ruch skurczu anten można nazwać odruchem. Nie jest to jednak odruch prosty, bo jak wskazuje doświadczenie, natężenie jego zmniejsza się przy powtórzeniach bodźca. Raczej więc należy przypuścić, że rytmiczne podrażnienia świetlne powodują nie tylko ruch skurczu, ale jeszcze wyzwalają jakieś procesy, które wpływają na skurcz hamująco. Procesy te powinny zachodzić gdzieś na drodze nerwowej, pomiędzy okiem i anteną. Bette wnioskuje ze swoich doświadczeń, że mózg kraba jest właśnie ośrodkiem, ha-

mującym odruchy. *Carcinus*, któremu przerwano komunikację pomiędzy masą ośrodków głowowych a masą ośrodków brzusznych, wykonywa w ciągu bardzo długiego czasu mnóstwo wciąż powtarzających się bezcelowych poruszeń. Więc, pod wpływem rytmicznych podrażnień oka coś się zmienia w mózgu kraba, podrażnienie, przyniesione przez nerw wzrokowy, zostawia w mózgu jakiś ślad, który ma pewne trwanie. Fakt sensybilizacji kraba przez podrażnienie postronne wskazuje, że ślad ten nie powstaje ani w ośrodkach czuciowych oka, ani w ruchomych anten. Pomimo licznych powtórzeń bodźca powrót reakcji może być wywołany dotknięciem naprzykład kończyny, która nie posiada bezpośredniego związku nerwowego ani z ośrodkiem czuciowym oka, ani z ruchomym anten. Gdziekolwiekby jednak pod wpływem bodźca wielokrotnego zaszła w ośrodkach nerwowych zmiana, posiadająca określone trwanie i wpływająca na jakość reakcji, w każdym razie należy przypisać krabowi pierwotną zdolność pamięciową.

Trzeba uwzględnić jeszcze jedną okoliczność. Oko kraba jest okiem złożonym i każde podrażnienie świetlne lokalne oddziałuje tylko na określoną grupę oczek elementarnych. Każde ommatidium może chwycić tylko bardzo wąski pęczek promieni, dzięki czemu grupa ta posiada granice dosyć wyraźnie zakreślone. Jeśli krab pozostaje w pozycji nieziennej i jeśli w regularnych odstępach czasu widzi w jednym i tym samym miejscu jedną i tę samą figurkę, to za każdym razem zostaje podrażniona ta sama grupa ommatidiów, a więc określona jakość pobudzenia zostaje skierowana do mózgu. Krab przyzwyczaja się właśnie do takiej nieziennej, naturalnie w pewnych granicach, jakości. Jednak każda zmiana w układzie oczek elementarnych, przekraczająca pewne minimum, działa jako pobudzenie nowe i reakcja zostaje wzmożona. Za tem przemawia dużo faktów. Jeśli przyzwyczaić kraba do widoku dużego kwadratu, potem zaś pokazywać mu mniejszy, to anteny nie reagują wcale, bo mały kwadrat podrażnia tylko część tych ommatidiów, których pobudzenie już nie wywołuje reakcji. Ale jeśli postąpić odwrotnie, zastępując mały kwadrat przez większy, to reakcja odrazu wzrasta, bo pobudzone zostały nowe oczka elementarne. Jeśli krab porusza się i zajmuje inne położenie w naczyniu niż przedtem, to bardzo trudno tak ustawić kwadrat, by podrażnić dokładnie te

same oczka. I w rezultacie mamy wzmożenie reakcji. Kiedy krab przestał już reagować na widok figurki, okazanie jej w innym miejscu niż zwykle od razu wywołuje reakcję maksymalną. Kiedy figurka znajdzie się bliżej oka kraba, pobudza ona większą liczbę ommatidiów i reakcja staje się silniejsza.

Ze wszystkiego tego można byłoby sądzić, że uczulanie kraba przez podrażnienie postronne zawsze jest skutkiem zmiany położenia oka względem przedmiotu drażniącego. Jednak zaprzecza temu jeden ciekawy fakt. Jeśli podrażnienie świetlne przypada właśnie na chwilę poruszenia się zwierzęcia, to anteny nie reagują skurczem, choć mogą wykonywać energiczne ruchy. Zachodzi jakaś interferencja nie pomiędzy ruchami anten a kończyn, tylko pomiędzy ruchami kończyn a pobudliwością anten przez bodźce świetlne. Skurcz anten następuje dopiero wtedy, kiedy ustały inne ruchy, Krab przytem może nie zmienić swego położenia w naczyniu, a swoją drogą natężenie reakcji anten nagle wzrasta. Więc sensybilizacja polega właśnie na działaniu bodźca ubocznego i wznowienie reakcji nie przypada na chwilę tego działania, tylko występuje później.

Co się tyczy kwestji celowości różnorodnych ruchów anten wewnętrznych, to jest ona zupełnie niejasna. Trudno zrozumieć, dlaczego narząd zmysłu chemicznego lub równowagi ma reagować na bodźce świetlne. Co do skurczu możnaby przypuścić, że stanowi on reakcję ochronną. Anteny są narządem delikatnym, który krab broni przed uszkodzeniem. Jednak, jeśli bardzo silnie podrażniać kraba mechanicznie, chwytając go kilkakrotnie za kończyny, przewracając na grzbiet i t. d., to anteny pozostają w ciągłym bardzo energicznym ruchu i krab ich wcale nie chowa. Podobnież podczas walk, jakie kraby często ze sobą toczą, anteny są wysunięte i uderzają wodę w częstym rytmie. Nie może więc być mowy o ich ochranianiu.

Ale jest jeszcze jedna możliwość. Na początku każdego doświadczenia z podrażnieniem kraba bodźcami świetlnymi, zwierzę kilka lub kilkanaście razy wykonywa reakcję ogólną, w której nie trudno jest rozpoznać reakcję „udawania nieżywego“. W przyrodzie Dromia w ten sposób często może uniknąć niebezpieczeństwa, zwłaszcza jeśli dźwiga na sobie większą gąbkę. Skurcz anten może być skorelowany z chowaniem wogóle wszystkich części wystających. Dzięki powtórzeniom zmniejsza się na-

tężenie reakcji ogólnej, która stopniowo i kolejno traci swe części składowe, pozostawiając tylko ruch anten. Analogicznie, wszelkie intensywne podrażnienie może wywołać jakąkolwiek reakcję ruchową kraba, a jej towarzyszą określone ruchy anten. Jeśli podrażnienie jest słabe, to reagują same tylko anteny, ale przez analogję można przypuścić, że ruchy ich nie są reakcją odosobnioną, lecz że jednocześnie zachodzą w systemie nerwowym inne procesy, chociażby te procesy nie ujawniały się nazewnątr. W tym przypadku wszelkie ruchy anten byłyby wskaźnikiem stanu wewnętrznego kraba. Jeśli się uda wszechstronnie wystudjować te ruchy w ścisłej zależności od jakości i natężenia różnorodnych bodźców, to może się to bardzo przyczynić do zrozumienia całego zachowania się zwierzęcia.

Reakcja ogólna Dromji jest niewątpliwie celową reakcją ochronną. Szybki zanik jej przy podrażnieniu wielokrotnem stanowi fakt bardzo ciekawy. Reagując na widok kwadratu, krab wykonywa to samo, co bardzo wiele już razy wykonywał w przyrodzie na widok jakiegoś przedmiotu obcego. Przedmiot ten mógł przedstawiać jakieś niebezpieczeństwo. O ile jednak podrażnienie się powtarza, nie pociągając za sobą żadnych konsekwencji ani żadnych podrażnień dodatkowych, reakcja stopniowo zostaje zahamowana. Długotrwałe ruchy anten dowodzą, że widok kwadratu wciąż oddziaływa na zwierzę, jednak reakcja ogólna zostaje powstrzymana. Najtrudniej jest powstrzymać ruchy samych anten, jako narządu najłatwiej reagującego, ale ostatecznie i to następuje. Podrażnienie postronne może dlatego właśnie wzmaga reakcję (często nawet przywraca reakcję ogólną na jakiś czas), że kojarzy się ono z widokiem kwadratu, stając się poniekąd konsekwencją tego ostatniego. Jeśli słuszna jest ta interpretacja, to fakt uczulania kraba przez bodźce uboczne raz jeszcze przemawia za tem, że w zachowaniu kraba znaczną rolę odgrywa pamięć.

### Zakończenie i wnioski.

Praca niniejsza nie stanowiąc zakończonej i równomiernie rozwiniętej całości, wykazuje jednak wyraźnie możność wykorzystania różnorodnych reakcyj jednego i tego samego narządu kraba (*antennulae*) w celu analizy bardzo rozmaitych stanów

nerwowych. W pewnych sprawach, jak np. w kwestji widzenia barwnego i kształtów, próby moje nad Dromją nie dały wyraźnych wyników. Mam jednak wrażenie, że systematycznie postawione doświadczenia pozwolą i tutaj zastosować moją metodę z powodzeniem. Fakt bowiem widzenia barwnego skorupiaków, nawet niższych, został ustalony przez wielu autorów. Nowsze prace Frischa, Koehlera i in. wykazały, iż *Daphnia* dosyć dobrze rozróżnia barwy. Dla krabów fakt ten był analitycznie ustalony już w roku 1907 przez badania R. Minkiewicza nad *Brachyura Oxyrhyncha (Maja)*; w roku 1908 przez tegoż dla *Anomura (Pagurus)* i dla *Macrura (Hippolyte)*. Zdolności widzenia barwnego użył Mikhailoff ku stwierdzeniu odruchów warunkowych i pamięci asocjacyjnej u *Pagurus striatus*. Istnienie pamięci u krabów i zdolności korzystania z własnego doświadczenia wykazał już Yerkes dla *Carcinus granulatus*. W prostym labiryncie krab nauczył się znajdować najkrótszą drogę do pokarmu. Jednak inne doświadczenia tegoż autora wykazały, że proces nauczania się zachodzi u skorupiaków nadzwyczaj powoli. Dopiero po 450-ciu doświadczeniach udało się otrzymać dodatni wynik z małym odsetkiem błędów. Nic też dziwnego, że Bethemu nie udało się wywołać powstania skojarzenia u *Carcinus* po 6-ciu tylko próbach. Wyniki Yerkesa potwierdził niedawno van der Heyde na tym samym obiekcie i fakt istnienia pamięci skojarzeniowej u *Carcinus* nie ulega wątpliwości. A dawniej jeszcze Spaulding stwierdziła istnienie pamięci skojarzeniowej u *Eupagurus longicarpus*. Dodatnio heljotropijny krab ten nauczył się szukać pokarmu w ciemnej części akwarjum. Stosując bodźce rytmiczne, otrzymała Ada Yerkes na robaku *Hydroides Dianthus* reakcje bardzo przypominające moje wyniki. Przy powtarzaniu bodźca świetlnego *Hydroides* z początku odpowiada skurczem, ale wkrótce przestaje reagować. Przy dłuższych przerwach pomiędzy podrażnieniami zwierzę reaguje przez dłuższy czas. Autorka wyklucza rolę zmęczenia, ponieważ przy silniejszym podrażnieniu *Hydroides* nanowo kurczy się kilka razy z rzędu. Stosując kolejno bodźce świetlne i mechaniczne, Ada Yerkes otrzymała reakcje znaczniejsze i żywsze, analogicznie do moich doświadczeń, w których podrażnienia mechaniczne wzmagaly reakcję na bodziec świetlny.



### A. Wnioski dotyczące ruchów pierwszych anten wogóle:

1. Ruchy pierwszych, wewnętrznych anten (antenul) Dromji są bardzo skomplikowane i różnorodne, gdyż zachodzą na skutek bardzo wielu różnorodnych pobudzeń.

2. Ruchy uderzania są silnie wzmagane przez drażnienie mechaniczne kraba. Występują wówczas charakterystycznie uderzenia podwójne anten.

3. Dwie anteny nigdy nie uderzają jednocześnie. Uderzenia nie wykazują żadnego określonego rytmu, ich częstotliwość dla obu anten jest skorelowana.

4. Ruchy pierwszych anten nie ujawniają specjalnej celowości, natomiast są wyrazem (i wskaźnikiem) stanu wewnętrznego kraba.

### B. Wnioski w sprawie reakcji na bodźce świetlne:

5. Każdy osobnik Dromji po pewnej liczbie jednakowych podrażnień świetlnych przestaje na nie reagować.

6. Na początku doświadczenia krab wykonywa reakcję całkowitą, chowając wszystkie odnoża. Reakcja ta jednak szybko zanika i później reagują już tylko pierwsze anteny.

7. Wielkość przedmiotu drażniącego, w granicach 1—4 cm<sup>2</sup>, nie wpływa na szybkość zanikania reakcji. Jednak i w tych granicach krab reaguje na „kontrast“, przy zmianie przedmiotu mniejszego na większy, ale nie odwrotnie.

8. Rytmika podrażnień niema większego znaczenia. Szybkość zaniku reakcji zależy od liczby podrażnień, nie jest jednak funkcją czasu.

9. Reakcja, która już zanikła pod wpływem bodźca wielokrotnego, może być przywrócona działaniem jakiegokolwiek bodźca postronnego.

10. Fakty zanikania reakcji anten nie zależą od zmęczenia zwierzęcia.

11. Zanik reakcji skurezu anten zależy od tego, że w złożonym oku kraba niezmienny bodziec podrażnia tylko określoną grupę ommatidiów.

12. W zachowaniu się Dromji znaczną rolę zdaje się odgrywać pamięć.

## PIŚMIENICTWO.

- Aurivillius C. 1889. Die Maskierung der Oxyrrhynchen Dekapoden. Svenska Akad. Handl. **23**.
- Bethe A. 1897/8. Das Centralnervensystem von Carcinus Maenas. Arch. f. mikr. Anat. **50**, **51**.
- Frisch K. v. und Kupelwieser H. 1913. Über den Einfluss der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse. Biol. Centrbl. **33**.
- Heyde v. d. H. 1920. Über die Lernfähigkeit der Strandkrabbe (Carcinus maenas). Biol. Centrbl. **40**.
- Koeler O. 1924. Über das Farbsehen von Daphnia magna Straus. Zeitschr. f. Wiss. Biol. Abt. C. **1**.
- Minkiewicz R. 1907. Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures Oxyrhynches. Arch. Zool. expériment. (sér. 4). **7**.
- 1908. Sur le chlorotropisme normal des Pagures. C. R. Ac. Sc. **147**, № **22**.
- 1908. L'apparition rythmique et les stades de passage de l'inversion expérimentale du chlorotropisme des Pagures. *ibid.* № **24**.
- 1908. Etude expérimentale du synchronisme de Hippolyte varians. Bull. intern. Ac. de Cracovie, № de novembre.
- 1909. Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver, vergleichender und experimenteller Methode. Zool. Jahrb. **29**.
- Mikhaïloff S. 1920—22. Expériences réflexologiques. Bull. de l'Inst. Océan. de Monaco. №№ **375**, **418**.
- Spaulding E. 1906. An Establishment of association in Hermitcrabs. Journ. of Neurol. a. Psychol. **14**.
- Yerkes Ada. 1906. Modifiability of Behavior in Hydroides Dianthus. Journ. of Comp. Neurol. a. Psychol. **16**.
- Yerkes R. M. 1902. Habit formation in the green Crab, Carcinus granulatus. Biol. Bul. **3**.
- Yerkes R. M. and Huggins. 1909. Habit formation in the Crawfish Cambarus affinis. Harv. Psych. Studies. **1**.

## R É S U M É.

The movements of internal antenna of the crayfish *Dromia* proved to be most complicated and varied. At the rest of the animal, that can be attained only by means of a complete optical isolation, both internal antenna are nearly entirely contracted and quiet. Every stimulus, even a weak one, causes an immediate protruding of the antenna, which begin to stroke the water in their characteristic way. Stronger stimuli, especially mechanical ones, cause a considerable acceleration of the rhythm of strokes. In this case double and multiple strokes of each antenna are frequently to be observed (fig. 1. p. 5). The strokes of both antenna are never synchronic, but there exists a marked correlation, concerning the activity of the right and the left antenna.

The movement of contraction as caused by optical stimuli was investigated with some care. Under a complete optical isolation the animal was stimulated by the sight of little black squares ( $1-4 \text{ cm}^2$ ), shown in regular short intervals (5 to 15"). Every individual of *Dromia*, after a certain number of stimulations, becomes „accustomed“ to them and ceases the reactions of antenna. At the beginning the crayfish shows a full reaction, as contracting its limbs, maxillipedes, eyes and second antenna, but after a few stimulations there remains only the reaction of internal antenna, which ceases the last. To a certain extent has the size of the square no influence on the rapidity of being accustomed. Nevertheless the crayfish shows a marked increase in reacting, if the size of the square suddenly increases. The rhythm of stimulation has no influence, the result being caused rather by a certain absolute number of repeated stimuli. If accustomed to a rhythmic optical stimulus, *Dromia* shows a full reaction after being stimulated in some different way, especially a mechanical one.

As proved by several facts, the cessation of the reaction to optical stimuli cannot be explained by fatigue, though the repeated stimulus acts always on a definite group of ommatidia.

The movements of internal antenna have no special teleology. They are rather an expression of the internal state of the animal. Memory seems to play an important rôle in the behavior of *Dromia*.

---

TOWARZYSTWO NAUKOWE WARSZAWSKIE  
PRACE INSTYTUTU IM. NENCKIEGO  
ZAKŁAD BIOLOGJI OGÓLNEJ.

TRAVAUX DE L'INSTITUT NENCKI  
LABORATOIRE DE BIOLOGIE GÉNÉRALE.

Tom III, zesz. 2.

---

---

JAN DEMBOWSKI.

---

Badania doświadczalne nad zachowaniem się kraba  
*Dromia vulgaris* M. E.

III. O reakcji odwracania się.<sup>1)</sup>

(Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten von *Dromia vulgaris* M. E.

III. Über die Reaktion des Umdrehens).

Położony na grzbiet, krab odwraca się różnemi sposobami, zależnie od warunków. Pomimo iż ogólna zasada reakcji odwracania się jest jednakowa dla wszystkich osobników i wszystkich warunków, subtelniejsze szczegóły procesu są bardzo zmienne, stanowiąc w wielu przypadkach przystosowanie do chwilowych okoliczności, w jakich się zwierzę znalazło.

1. Mechanizm normalnego odwracania się.

Zasadniczo, *Dromia* może się odwrócić jednym z dwóch sposobów: przez odwłok, lub przez głowę. Sposób pierwszy występuje częściej.

Jeśli krab leży na zupełnie gładkiej poziomej płaszczyźnie, to odwrócenie się przez odwłok następuje już po kilku sekun-

---

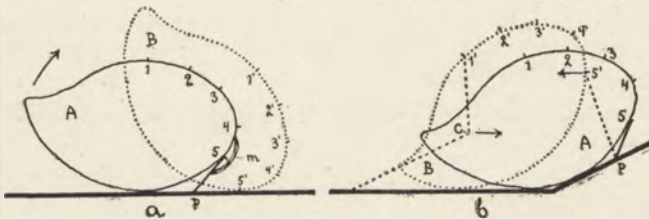
<sup>1)</sup> Praca wykonana na Stacji Zoologicznej w Villefranche sur mer, z zapomogi Instytutu Rockefellera.

dach, zarówno w wodzie, jak i na powietrzu. Stanowi ono wówczas sposób jedynie możliwy. Mechanizm procesu jest dość skomplikowany. Głównym narządem, obejmującym inicjatywę, jest piąta para kończyn tułowia, nasada których leży w tylnej części grzbietu. Kończyny te przylegają prawie szczelnie do powierzchni grzbietowej i służą do dźwigania gąbek (rys. 1 i 2). Na



Rys. 1. *Dromia* od strony grzbietowej.

rys. 2a widzimy wzajemne położenie nasad wszystkich kończyn chodnych. Na samym początku procesu odwracania się, kończyny piątej pary stanowią stycznią do linii grzbietu i końcami dotykają dna. Zatem wyszły one już trochę ze swej pozycji spoczynkowej. Rys. 2 jest rzutem, w rzeczywistości kończyny piąte są skierowane ukośnie nazewnątrz, na rysunku więc są widoczne



Rys. 2. Schemat reakcji odwracania się: *a* — przez odwłok, *b* — przez głowę.  
1—5 nasady kończyn tułowia, *m* — mięsień.

w znacznym skrócie. Mięsień kończyny, powodujący jej odsunięcie się od powierzchni grzbietowej, dla prostoty został wrysowany nazewnątrz (litera *m* na rysunku). Gdyby kończyna nie dotykała dna, skurcz tego mięśnia spowodowałby tylko jej odgięcie od linii grzbietu, bowiem masa kończyny w porównaniu z masą całego ciała jest znikoma. Ponieważ jednak opór dna nie pozwala na ruch w tym kierunku i punkt *P* pozostaje nieru-

chomy, musi poruszyć się ciało. W braku tarcia pomiędzy podłożem, a powierzchnią grzbietu, skurecz mięśnia spowodowałby przesunięcie całego kraba wzdłuż dna naprzód, bez zmiany jego położenia wobec dna. Wszakże kończyna jest położona ukośnie i tylko nieznaczna część jej wysiłku mogłaby się wyrazić w podobnym przesunięciu. Dlatego też zachodzi tylko nieznaczne kiwnięcie się ciała naprzód, z lekkim podniesieniem końca tylnego, odpowiadającego nasadzie czwartej pary odnóży. Ruch ten może być tylko krótkotrwały, albowiem opór w tym kierunku szybko wzrasta. Wysilek mięśnia uzewnętrznia się w innym kierunku. Gdyby punkt 5 (rys. 2 a) pozostał nieruchomy, ciało musiałoby podnieść się nad dnem, obracając się dookoła punktu 5. Ale w rzeczywistości podczas tego ruchu ciało naciska swoim ciężarem na punkt 5, przyciskając go do powierzchni podłoża, czyli zachodzi obrót piątej kończyny dookoła punktu P. W wyniku, ciało kraba, wciąż dotykając dna, zajmie położenie B, w którym dna dotykają nasady kończyn piątej pary. Te ostatnie stają się teraz bezskuteczne dla dalszego odwracania, utrzymując tylko kraba w położeniu B. Cały proces zachodzi z pewną siłą i jeśli przytrzymać kraba, naciskając w dół przednią część jego ciała, to zwierzę może pokonać pewien opór, dodatkowy do własnego ciężaru. W położeniu B następuje przerwa, trwająca zwykle 1—2 sekundy, często znacznie krócej, ale prawie zawsze wyraźna.

Teraz rolę główną obejmują kończyny trzeciej pary. Zostają one skierowane w boki, prawie pod prostym kątem do strzałkowej płaszczyzny ciała, pazurki kończyn chwytają dno i gdy kończyny piątej pary wciąż utrzymują kraba w pozycji B, para trzecia stara się popchnąć odwłok wzdłuż dna w kierunku, w którym przedtem znajdował się przód ciała. Jeśli ruch ten został wykonany dość energicznie, to środek ciężkości przesuwają się i krab pada naprzód, w położeniu normalnym. W tej drugiej fazie reakcji już najmniejszy opór może nie pozwolić zwierzęciu przechylić się naprzód.

Jako reakcja pomocnicza, następuje wyciągnięcie naprzód pierwszej i częściowo drugiej par kończyn (por. rys. 3 str. 9), co w znacznym stopniu przyczynia się do przeważenia ciała. Ta reakcja dodatkowa nie jest niezbędnym składnikiem procesu i dość często pierwsza para kończyn tułowia pozostaje przez cały czas szczelnie przyciśnięta do *sternum*. Co się tyczy koń-

czyn czwartej pary, to te są tak krótkie, że w położeniu A nie mogą dosięgnąć dna. Nie mogą one również odejść od powierzchni grzbietu w tym stopniu, co kończyny piąte. Teoretycznie w położeniu B para czwarta mogłaby działać analogicznie do trzeciej, pomagając odsuwać odwłok. Jednak krab normalny najczęściej wcale nie używa tych kończyn do odwracania ciała.

W opisanej postaci reakcja odwracania się przez odwłok zachodzi na podłożu płaskim i poziomym. Na płytce szklanej, pomimo ślizgania się kończyn, odwrócenie się jest dziełem kilku sekund. Na podłożu ze żwiru zadanie kraba jest ułatwione, gdyż pazurki trzeciej pary kończyn łatwiej zyskują punkt oparcia.

Inaczej przebiega reakcja, jeśli grunt nie jest poziomy i przód ciała leży niżej od odwłoku, jak na rys. 2-b. W tym przypadku zostaje wyzyskany pierwszy ruch, o którym była mowa poprzednio: podrzucenie tylnego końca ciała w górę. Wykonanie opisanego poprzednio ruchu obrotowego byłoby zbyt trudne ze względu na zmienione ramię działania. Natomiast przechylenie ciała przednim końcem nadół teraz jest łatwiejsze. Krab zajmuje pozycję B (rys. 2b), w której piąta para odnóży jest maksymalnie wyprostowana i bardziej niż poprzednio zbliżona końcami do strzałkowej płaszczyzny ciała, wobec czego punkt P ulega przesunięciu wzdłuż linii, prostopadłej do płaszczyzny rysunku. Analogicznie do poprzedniego, w położeniu B następuje pauza. Obecnie kończyny piątej pary mogą tylko utrzymywać ciało w pozycji B, zaś rola aktywna przypada kończynom przednim. Pierwsze odnóża, zgięte w stawach łokciowych i przyciśnięte tu do boków pancerza brzuszego, skierowują swe części obwodowe naprzód, wdół i trochę nazewnątrz, opierając się kleszczami o dno. Kończyny starają się popchnąć przód ciała wtył, w kierunku, w którym znajdował się przedtem odwłok. Ich wysiłek oddziałują na punkt C, w którym łokieć dotyka ciała. Gdyby kończyna nie była przyciśnięta do boku, ten sam wysiłek oddziałałby na jej nasadę (punkt 1'), a zatem prawdopodobnie zniweczyłby poprzednią pracę kończyn piątej pary. W naszym zaś przypadku otrzymujemy parę sił, równoległych i skierowanych w dwie przeciwległe strony. Obie te siły doprowadzają ostatecznie do odwrócenia ciała przez głowę. I w tym przypadku, w drugiej fazie reakcji odwrócenie jest poniekąd bierne, zależne od zmiany położenia środka ciężkości. Kończyny



drugiej i trzeciej pary również wykonywują wysiłki w tym samym kierunku, co odnóża przednie, odpychając się od podłoża, ale efekt ich działania jest nierównie słabszy i często wogóle żaden.

Na podłożu gładkim i poziomym odwrócenie się przez głowę jest niemożliwe. Wszystkie opisane ruchy zachodzą u zwierząt, którym zdjęto domki. Jeśli krab leży na grzbiecie wraz z domkiem, to również nie może się odwrócić przez głowę, albowiem domek byłby przyciśnięty do gruntu na obu końcach: piątą parą kończyn i głową.

## 2. Pokonywanie przeszkód.

Ślizganie się kończyn na płycie szklanej poziomej stanowi przeszkodę, która uniemożliwia odwrócenie się przez głowę. Nawet jeśli kraba przechylić naprzód i podeprzeć odwłok kamykiem, to odwrócenie takie rzadko tylko się udaje. Po wielu próbach i wstrząśnieniach ciała, krab zwykle spada z podstawionego kamyka, poczem odwraca się przez odwłok.

Jeśli kraba umieścić blisko ścianki akwarjum, aby dotykał on jej odwłokiem, to stanowi to raczej ułatwienie, niż utrudnienie. Kończyny piątej pary, jak zwykle, podnoszą przód ciała nad dnem, zaś trzecia para opiera się o ściankę i silnie odpycha odwłok. Ruch w tym przypadku jest o tyle silny, że odwłok odrazu zostaje odrzucony daleko od ścianki i krab ma dosyć miejsca, aby się odwrócić. Czasem, gdy przód ciała uniósł się nad dnem, ze ścianką styka się pierwsza para odnóży, wyciągnięta naprzód. Wówczas kleszcze silnie opierają się o ściankę, odsuwając całe ciało wtył i trzecia para kończyn zwykłym sposobem dokańcza pracę odwrócenia.

Gdy krab w ciągu dłuższego czasu nie może się odwrócić, co zachodzi przy różnych podanych dalej warunkach, można na nim obserwować wyzyskanie wszelkich środków przypadkowych, ułatwiających odwrócenie. Mam zwłaszcza na myśli chwytanie przedmiotów obcych, które się przypadkowo w pobliżu znalazły. Podstawionej igły preparacyjnej lub pałeczki kościanej *Dromia* używa jako punktu oparcia. Wzrok w danym przypadku nie odgrywa żadnej wyraźnej roli. Pomimo iż przedmiot, dostatecznie duży i dobrze widoczny, znajduje się tuż przed oczami kraba, nigdy nie obserwowałem aby zwierzę wykonało jakieś ruchy,

skierowane ku pochwyceniu go. Wiadomo skądinąd, że wzrok kraba jest dość dobrze wykształcony i trudno przypuścić aby zwierzę nie widziało np. ołówka, odległego o parę centymetrów od jego oczu. Dość jest zresztą wykonać ołówkiem najmniejszy ruch, ażeby natychmiast reagowały oczy i pierwsze anteny. Raczej widok przedmiotu nie budzi żadnych skojarzeń, związanych ze sprawą odwracania się.

W zależności od położenia przedmiotu, ruchy kraba, spowodowane dotknięciem którejkolwiek z kończyn, mogą być rozmaite. Gdy pałeczka kościana, której używałem, znajdowała się blisko tylnego końca ciała, jedna z kończyn trzeciej pary, wciąż wykonywującej różnorodne ruchy, dotykała jej po chwili. Jeśli pałeczka dotknie wewnętrznej powierzchni kończyny, to następuje silne zgięcie odnóża, zaczepienie jego pazurka o pałeczkę: natychmiastowe odwrócenie ciała przez odwłok. W podobny zupełnie sposób reaguje druga para kończyn. Inaczej postępuje krab, jeśli dotknięta została powierzchnia zewnętrzna kończyny. W tym przypadku kończyna się wyprostowuje, odpychając ciało od pałeczki. Ruch nie jest racjonalny i nie prowadzi do celu. Tylko w wyjątkowych razach krab, dotykając pałeczki zewnętrzną powierzchnią kończyny, chwytą ją następnie i odwraca ciało. Zwykle poprzestaje na odepchnięciu się, poczem się zachowuje, jak gdyby przedmiot wcale nie istniał.

Gdy pałeczka dotyka pierwszej pary kończyn, ruchy mogą być bardzo różnorodne. Zależnie od dotknięcia wewnętrznej lub zewnętrznej powierzchni, kończyna ulega zgięciu lub rozgięciu. Teraz jednak obydwie ruchy prowadzą do odwrócenia ciała: zgięcie kończyny odwraca kraba przez głowę, rozgięcie przez odwłok. Gdy kleszcze chwycą pałeczkę, tak samo następuje odwrócenie ciała przez odwłok lub przez głowę, zależnie od położenia pałeczki. Przytem wybór kierunku odwrócenia jest natychmiastowy i zawsze zgodny z kierunkiem najmniejszego wysiłku. Jednak ruchy kończyny w obu przypadkach są bardzo różne. Nie wchodząc w bliższy mechanizm tych ruchów, zaznaczę tylko, iż niewielka różnica w położeniu przedmiotu nieruchomego może spowodować bardzo znaczną różnicę w jakości ruchów, co jest zawsze celowe i dostosowane do najmniejszego wysiłku. Charakterystyczne jest, że w chwili gdy środek ciężkości został przeniesiony naprzód i odwrócenie się jest za-

pewnione, zwierzę puszcza przedmiot, który przedtem mocno trzymało.

Bardzo ciekawa jest reakcja odwracania się, gdy krab jest obarczony domkiem. Odwrócenie się zachodzi zawsze przez odwłok, opisanym poprzednio sposobem. Różnica polega jedynie na tem, iż piąta para kończyn opiera się o wewnętrzną powierzchnię domku, zamiast o dno. Wynika stąd, że w pierwszej fazie reakcji ulega częściowemu odwróceniu ciało kraba, domek zaś leży na dnie, przyciśnięty doń piątą parą kończyn. Gdy odnóża trzeciej pary chwyciły dno po bokach, następuje ostateczne odwrócenie się zwierzęcia, które przez cały czas trzyma wewnętrzną powierzchnię domku pazurkami czwartej i piątej par odnóży. Dopiero teraz krab, wysiłkiem kończyn, trzymających domek, narzuca go na grzbiet. Wszystkich tych ruchów krab dokonywa z pewną trudnością, albowiem dzięki domkowi środek ciężkości został przesunięty dosyć znacznie wtył. Dla kompensacji *Dromia* zawsze wyciąga kleszcze i drugą parę kończyn wprost naprzód, starając się kilkoma bardzo nieraz wyraźnymi wysiłkami domek przeważać. Jak już wspominałem, w tych warunkach odwrócenie się przez głowę jest niemożliwe i krab wcale tego nie próbuje.

Trudność odwrócenia wzrasta ogromnie, jeśli w chwili gdy ciało kraba uniosło się nad dnem, domek zaś leży jeszcze na dnie, włożyć doń kilka kamyków. *Dromia* odwraca się zupełnie, wciąż trzymając domek piątą, częściej zaś tylko czwartą parą kończyn, poczem wykonywa długotrwałe i różnorodne próby pociągnięcia nadmiernie obciążonego domku za sobą. Próby narzucenia domku na grzbiet mogą trwać całymi godzinami i dopiero po dłuższym czasie krab się decyduje na porzucenie domku. Jeśli zwierzę leży na podłożu ze żwiru, to w różnej kolejności i postaci zostaje zastosowanych kilka sposobów.

1. Po wielu bardzo próbach przewyciężenia ciężaru kamieni i narzucenia domku na grzbiet, krab robi kilka wyraźnych prób przechylenia domku nabok, unosząc się trochę na kończynach jednej strony. Przechylenie jest bardzo nieznaczne, jednak w pewnych warunkach, gdy kamyków jest niewiele i domek jest dość płaski, sposób może prowadzić do celu, powodując wysypanie się części kamyków. Wówczas domek zostaje narzucony na grzbiet. Pomiędzy wewnętrzną powierzchnią domku

a grzbiet dostaje się zwykle kilka kamyków, które krab później usuwa, rozginając czwartą i piątą pary odnóży. Pomiedzy domkiem a grzbietem powstaje wówczas szpara, przez którą kamyki wypadają, Cały sposób jest wszakże mało skuteczny i stosowany dosyć rzadko.

2. Po przechyleniu ciała naprzód, czwarta i piąta kończyny jednej strony puszczają leżący na dnie domek, poczem krab próbuje pociągnąć domek za sobą, trzymając go przeciwną czwartą kończyną za jeden róg. I ten sposób może niekiedy doprowadzić do celu. Gdy grunt jest nierówny, domek często się przechyla i część kamyków wysypuje się. Sposób drugi jest stosowany częściej, jeśli domek jest znacznie obciążony. Łatwiej go ruszyć z miejsca ciągnąc za jeden róg, niż za dwa jednocześnie. Jeśli część kamyków wypadła i opór się zmniejszył, krab próbuje narzucić domek na grzbiet, w razie zaś niepowodzenia stosuje dalsze sposoby.

3. Najczęściej występującą reakcją są uporeczywe próby przeważenia domku naprzód. Gdy ciężar nie jest zbyt wielki i domek lekko drga przy każdej próbie, krab może pracować w ten sposób całymi godzinami, zwracając się coraz to w inną stronę. Aby możliwie przesunąć naprzód środek ciężkości, *Dromia* wyciąga naprzód obie przednie pary odnóży, unosząc je trochę nad dnem. Bardzo często kleszcze chwytają z dna małe kamyki i mocno je trzymając, skierowują się naprzód. Zwykle robi to jedna tylko kończyna naraz, ale nieraz obie trzymają po kamyku. Po chwili kamyki zostają odrzucone, krab zwraca się w inną stronę, kleszcze zaś chwytają nowe kamyki i t. d.

Podobne chwytanie przedmiotów obcych, możnaby sądzić, należy raczej interpretować mechanicznie, nie upatrując w niem specjalnej celowości. Istotnie, w czasie prób narzucania obciążonego kamykami domku na grzbiet, kleszcze obu stron wciąż otwierają się i zamykają, choć chwytają tylko wodę. Jeśli chwycą jakiś przedmiot, to przytrzymują go automatycznie, co może nie stoi w żadnym związku z reakcją odwracania ciała. Musimy jednak wziąć pod uwagę, że krab inaczej się stosuje do podstawionej mu pałeczki, inaczej zaś gdy kleszcze natrafią na kamyk, ustępujący pod ich naciskiem. Jeśli krabowi podstawić pałeczkę od przodu, to pochwyci on ją kleszczami i zagnie kończynę, zyskując punkt oparcia, dzięki któremu domek wraz z ka-

mieniami może być narzucony na grzbiet. Ale gdy kleszcze natrafiają na kamyk, to kończy się rozgina i skierowuje naprzód, pomagając przeważyć domek. Reakcja więc w obu przypadkach jest zupełnie inna, ale zawsze skierowana ku temu samemu celowi i racjonalna. Później podawałem krabowi kulkę



Rys. 3. *Dromia* przeważająca domek przy pomocy kulki z plasteliny.

z plasteliny (12 mm. średnicy), w którą wbiłem z kilku stron krótkie drewnienka, dla ułatwienia chwytu (rys. 3). Gdy wyciągnięte naprzód kleszcze natrafiają na kulkę, natychmiast mocno chwytają jedno ze sterzących drewnienek i kończyzna wyprostowuje się zupełnie, unosząc kulkę znacznie nad dnem. W tem położeniu kulka może pozostawać nawet całą minutę, w ciągu której zwierzę robi kilkakrotne wyraźne i zwykle skuteczne wysiłki przeważenia domku naprzód. Jak poprzednio, charakterystyczne jest, iż natychmiast potem, gdy domek spadł już na grzbiet, kulka zostaje rzucona. Raz jeszcze zaznaczę, iż sam widok kulki nie powoduje żadnych wyraźnych ruchów, skierowanych ku jej pochyceniu. Natomiast dotknięcie kulki wewnętrzną powierzchnią kończyn 2—3 par powoduje ich zgięcie, dzięki któremu kulka zostaje przyciągnięta do ciała i odrazu pochwycona kleszczami. Jeśli zaś dotknięta została powierzchnia zewnętrzna tych samych kończyn, to następuje ich rozgięcie i odepchnięcie kulki. Te ruchy kończyn 2 i 3 pary robią wrażenie automatycznych. Jednak kleszcze zachowują się zupełnie inaczej i ich ruchy zawsze są skierowane ku odwróceniu ciała.

4. Gdy wszystkie opisane sposoby zawiodły, krab puszcza domek zupełnie, przy pomocy skomplikowanych ruchów wsuwa tył ciała pod krawędź domku i przytrzymując domek od dołu kończynami 4 i 5 pary, zaczyna go wkładać na grzbiet, ale tym razem skierowując ku grzbietowi stronę wypukłą domku. Dzięki obciążeniu, *Dromia* nie może unieść całego domku nad dnem, ale unosi jego krawędź, przylegającą do odwłoku. Kończyny czwartej i piątej pary, przy pomocy trzeciej, chwytają domek coraz to w innym miejscu i domek, wciąż przyciśnięty do tylnej części grzbietu swoją wypukłością, przechyla się coraz bardziej, a wreszcie staje sztorcem i kamienie się wysypują. Teraz krab bez żadnej pauzy i przy pomocy bardzo zawiłych ruchów odwraca domek i wkłada go na grzbiet w położeniu normalnem. Sposób ten zawsze prowadzi do celu i krab go stale używa, choć nieraz po długotrwałych próbach w innym kierunku.

5. *Dromia* puszcza domek, jak poprzednio, obraca się przodem do niego i wsuwając kleszcze obu stron pomiędzy dno a krawędź domku, popycha go naprzód i w górę. Domek posuwa się trochę naprzód, ale jednocześnie jego zwrócona do kraba krawędź unosi się trochę nad gruntem. Kleszcze znowuż wciskają się możliwie głęboko pod domek i ruch poprzedni zostaje powtórzony. Krab wykonywa swoje próby tak długo, aż domek zostanie przewrócony i padnie na dno swoją wklęsłością nadół. Teraz zaczyna się wkładanie domku, które samo w sobie jest tak ciekawe i zachodzi w tak rozmaity sposób, zależnie od okoliczności, że mogłoby posłużyć tematem specjalnej pracy. W każdym razie już po kilku chwilach domek, uwolniony od kamieni, zostaje włożony na grzbiet kraba w pozycji normalnej.

W granicach każdego z opisanych sposobów możliwe są najrozmaitsze modyfikacje, dostosowane do chwilowych warunków i tylko w wyjątkowych wypadkach wysiłki kraba nie prowadzą ostatecznie do celu. To też, jak już wspominałem, tylko bardzo rzadko *Dromia* porzuca domek, aby doń więcej nie wrócić. Zwykle dzieje się to wkrótce po rozpoczęciu pierwszych prób i poniesienie tylko co rozpoczętej pracy stoi w związku z jakimkolwiek podrażnieniem dodatkowem. Istotnie, jeśli podrażnić mechanicznie kraba, zajętego właśnie sprawą odwracania domku, to zwykle porzuca on robotę i ucieka.

### 3. Amputacje kończyn.

Dla zbadania sprawy zmienności przystosowawczej reakcji odwracania się, amputowałem kończyny w różnych kombinacjach. Jak zwykle, po odcięciu kawałka kończyny, bardzo prędko następowała jej zupełna autotomja.

1. Amputacja piątej kończyny jednej strony. Położony na grzbiet, krab odwraca się dość szybko. Początkowo zwierzę używa pozostałej piątej kończyny tak samo, jak to robi normalnie, czyli kończyna zostaje skierowana ukośnie w bok. Jej wysiłek przechyla ciało na stronę operowaną, przez co znacznie traci się na sile. Jednak po kilku lub kilkunastu próbach krab prawie zawsze wygina kończynę tak, aby jej koniec obwodowy leżał w środkowej płaszczyźnie ciała i kończyna działała symetrycznie. Wówczas następuje odwrócenie. Widziałem w paru przypadkach, iż przy wielokrotnem powtarzaniu reakcji odwrócenia, krab za każdym razem coraz dalej podkładał kończynę pod grzbiet, nie chcę jednak twierdzić, iż tak się dzieje zawsze. Natomiast w obrębie jednej reakcji położenie pozostałej kończyny piątej stale zostaje zmieniane w sposób racjonalny. Krab operowany może również odwrócić się przez głowę.

2. Amputacja obu kończyn 5-ej pary. Na poziomej płycie szklanej odwrócenie się jest prawie niemożliwe. Pomimo ciągłych wysiłków, jeden krab nie odwrócił się nawet po 15 godzinach. Czwartą parą odnóży jest zbyt krótka, aby w tym położeniu dosięgnąć dna i nie może ona w tym przypadku zastąpić piątej. Jednak na podłożu ze żwiru odwrócenie się następuje już po paru minutach. Główna rola przypada teraz trzeciej parze odnóży, która zwykłym sposobem popycha odwłok w tył. Jednocześnie, gdy ciało zostało już trochę przechylone, zaczyna pracować i czwarta para kończyn, działając w sposób analogiczny do trzeciej. Wreszcie, aktywny udział w reakcji biorą kończyny przednie, maksymalnie wyciągnięte naprzód i uniesione nad dnem. Naogół reakcja jest znacznie zmieniona w stosunku do normalnej. Wyraża się to w zwiększonej energii kończyn pozostałych, oraz w wybitnej aktywności kończyn 1 i 4 pary, które w przypadku kraba normalnego najczęściej pozostają

stają nieczynne. Odwrócenie się przez głowę jest bardzo utrudnione lub niemożliwe.

3. Amputacja kończyn 4-ej pary. Zarówno jednostronna, jak i obustronna, nie wpływa wyraźnie na przebieg reakcji. Krab szybko odwraca się przez odwłok i przez głowę, nie wykazując żadnej specjalnej anomalji. Kończyny te służą wyłącznie do dźwigania gąbki i w procesie odwracania się zwierzęcia normalnego udziału nie biorą.

4. Amputacja 3 kończyny jednej strony. Odwrócenie się przez odwłok następuje dosyć szybko. Nieraz można widzieć, iż podczas odwracania pozostała kończyna trzecia jest nieczynna, odwrócenie zaś następuje na skutek silnego pchnięcia kończyn piątej pary i wyraźnego udziału pary czwartej. Najczęściej pauza w położeniu B (rys. 2a) jest niewyraźna. Zwykle jednak pozostała kończyna trzecia w normalny sposób odpycha się od dna. Kończyna usunięta zostaje dość pospolicie zastąpiona funkcjonalnie przez drugą kończynę tej samej strony, która z przeciwległą trzecią tworzy harmonijnie pracującą parę. Po usunięciu kończyny trzeciej, druga tej samej strony ma większą swobodę ruchów i łatwiej może dosięgnąć dna. Odwrócenie się przez głowę zachodzi z łatwością.

5. Amputacja obu kończyn 3-ej pary. Odwrócenie się zachodzi dosyć szybko. Efekt w znacznym stopniu zależny jest od wydatnego udziału czwartej pary, która pracuje w ten sam sposób, jak para trzecia u zwierzęcia nieuszkodzonego. Para druga działa dosyć słabo i często pozostaje wogóle nieczynna. Natomiast kończyny przednie zostają regularnie wyciągnięte naprzód i podniesione nad dnem, gdy przód ciała już uniósł się nieco. Przez głowę krab odwraca się bez specjalnych trudności.

6. Amputacja kończyn 2-ej pary. Jednostronna i obustronna operacja nie wpływa na przebieg reakcji. Przez głowę, lub przez odwłok *Dromia* odwraca się normalnie.

7. Amputacja przedniej kończyny jednej strony. Odwrócenie się przez odwłok zachodzi bez żadnych trudności i normalnym sposobem. Odwrócenie się przez głowę jest trochę utrudnione, jednak zawsze możliwe. Gdy ciało zajęło pozycję B (rys. 2b), pracę obejmuje głównie druga para kończyn, energicznie popychająca przód ciała w stronę, w której



leżał przedtem odwłok. Pozostała kończyna przednia jest mało aktywna.

8. Amputacja obu przednich kończyn. Reakcja prawie nie różni się od poprzedniego przypadku. Przez odwłok krab odwraca się odrazu, przez głowę dopiero po pewnych wysiłkach, w których, prócz kończyn piątych, biorą udział prawie wyłącznie odnóża drugiej pary.

9. Amputacja 1 i 2-jej par kończyn. Odwrócenie się przez odwłok następuje zwykłym sposobem i reakcja nie ulega żadnej specjalnej modyfikacji. Natomiast zwierzęciu brak środków, aby odwrócić się przez głowę. To ostatnie jest możliwe tylko wówczas, gdy głowa kraba leży znacznie niżej od odwłoku. Wtedy najmniejsze pchnięcie może spowodować odwrócenie, ale reakcja nosi charakter poniekąd przypadkowy.

10. Obustronna amputacja kończyn 1, 2 i 3-jej pary. Pozostałe dwie pary kończyn tylnych wystarczają najzupełniej, aby szybko odwrócić ciało przez odwłok. Przez głowę odwrócenie się jest niemożliwe.

11. Obustronna amputacja kończyn 1, 2, 3 i 4-jej pary. Na płaskiej powierzchni odwrócenie się jest niemożliwe, w przeciwieństwie do obserwacji Beth'e'go nad *Carcinus*, który odwracał się nawet w tych warunkach. Przód ciała unosi się ponad dnem, ale krab najwyżej może zająć pozycję B (rys. 2a), brak mu zaś wszelkich środków do przesunięcia środka ciężkości jeszcze dalej. Tylko u operowanych w ten sposób osobników widziałem wielokrotne dość silne ruchy odwłoku, który rozgina się i zgina. Dla sprawy odwrócenia ruchy te były bez znaczenia. Fakt nabiera jednak pewnej wagi, skoro się uwzględni, że niektóre kraby, np. *Porcellana platycheles*, której olbrzymie stosunkowo płaskie kleszcze przeszkadzają odwrócić się zwykłym sposobem, stale i skutecznie używa tego ruchu odwłoku. Odwłok działa jak płetwa, szybkie uderzenia której odrzucają tył ciała i przesuwiają środek ciężkości naprzód.

12. Obustronna amputacja kończyn 2, 3 i 4-jej pary. Przez odwłok krab odwrócić się nie może. W nieobecności kończyn 3 i 4, kończyny piąte mogą najwyżej utrzymywać ciało w położeniu B (rys. 2a). Zasluguje na podkreślenie szczególnie położenie przednich kończyn, gdy krab leży na grzbiecie. Kończyny są do połowy zgięte w stawie łokciowym i maksymalnie

zgięte w stawie pomiędzy *coxo-* i *basipoditem*, dzięki czemu najcięższa część kończyn, kleszcze i *propodity*, skierowują się wprost w stronę odwłoku, przeważając trochę ciało w tym kierunku. Dla odwrócenia się przeważenie takie nie wystarcza. Odwrócenie się przez głowę natomiast jest możliwe i zachodzi normalnym sposobem, choć trudniej ze względu na brak kończyn drugiej pary. Jak już mówiłem, u osobnika nieuszkodzonego kończyny pierwszej i piątej pary stanowią główne narządy odwracania się przez głowę.

13. Obustronna amputacja kończyn 2, 3 i 5-ej pary. Odwrócenie niemożliwe, gdyż na powierzchni poziomej ani kleszcze, ani haczyki czwartej pary odnóży nie mogą dotrzeć dna. Jeśli głowa leży niżej od odwłoku, to jednak czwarta para kończyn nie może zastąpić piątej. Kończyny są zbyt krótkie i słabo tylko mogą się wyginać.

14. Obustronna amputacja kończyn 3 i 5-ej pary. Z tego samego powodu, co w doświadczeniu poprzednim, odwrócenie jest utrudnione. Jednak krab się odwraca po pewnym czasie. Maksymalnie wyciągnięte naprzód kończyny pierwsze i drugie przechylają trochę ciało w stronę odwłoku. Przechylenie jest nieznaczne, może jednak wystarczyć, aby umożliwić czwartej parze odnóży pochwycenie dna. Wówczas kończyny te chwytają dno po bokach ciała i popychają odwłok wtył, zupełnie tak samo, jak to robi para trzecia u osobnika normalnego. Odwrócenie się przez głowę jest jeszcze trudniejsze. Udaje się ono, jeśli kleszcze zdołają się oprzeć o jakiś przedmiot mało ruchomy, np. o większy kamyk.

15. Jednostronna amputacja 1, 2, 3, 4 i 5-ej kończyn. Pomimo, iż zostały usunięte wszystkie kończyny jednej strony, krab może się odwrócić przez odwłok i przez głowę. W pierwszym przypadku pozostała piąta kończyna najczęściej wygina się pod środek grzbietu, jak w doświadczeniu 1.

#### 4. Uwagi ogólne.

Jak można wnioskować ze wszystkich opisanych doświadczeń, reakcja odwracania ciała jest zawsze szeregiem ruchów, dostosowanych do chwilowych przypadkowych warunków. Warunki mogą być nieskończenie zmienne i, odpowiednio, nigdy się

nie zdarza, aby ruchy jednego i tego samego kraba w dwóch przypadkach zupełnie dokładnie się powtórzyły. Ogólna charakterystyka wszystkich modyfikacyj może być tylko bardzo ogólnikowa. Ostatecznie krab odwraca się do położenia normalnego, środkiem zaś po temu służą ruchy kończyn. Niema jednak ani jednego ruchu, któryby był bezwzględnie charakterystyczny. W przypadku kraba normalnego, odwrócenie ciała zachodzi dzięki ruchom piątej i trzeciej par odnóży. Ale można amputować obie piąte i obie trzecie kończyny, a jednak krab się odwróci. Używa on teraz ruchu kończyn przednich dla przeważenia ciała, ruchu, który wcale nie jest charakterystyczny dla normalnej reakcji. Kończyny przednie nie są potrzebne do odwrócenia ciała, jak wynika z doświadczenia 8, stają się one jednak narządem decydującym po amputacji kończyn 3 i 5 (dośw. 14). Brak kończyn czwartej pary nie wpływa na przebieg reakcji odwracania, ale te same kończyny stają się aktywne przy amputacjach, zastępując kończyny 3 i 5. Jak dowodzą wyniki doświadczeń 2, 3, 5, 6 i 8, żadna z kończyn nie jest bezwzględnie potrzebna do odwrócenia ciała. Ale w warunkach zmienionych każda para może grać rolę decydującą. I nie tylko sam stopień udziału jakiegokolwiek pary odnóży jest zmienny, gdyż znacznym zmianom ulega i jakość tego udziału. W doświadczeniach 1 i 15 piąta kończyna zajmuje położenie, jakiego nigdy nie zajmuje u osobnika nieuszkodzonego. To samo można powiedzieć o kończynach przednich w doświadczeniu 12.

Celowe wyzyskanie przedmiotów obcych, wielka różnorodność sposobów odwracania domku, wszystko to wskazuje na istnienie bardzo subtelnej i skomplikowanej zdolności przystosowawczej. W przypadku chwytania kamyków, lub kulki plastelinowej, przeważających domek, można niemal mówić o używaniu przyrządów! Wśród ruchów kraba można odnaleźć i ruchy wyraźnie automatyczne. Do takich należy zginanie kończyn 2 i 3 pary przy dotknięciu ich zewnątrz i rozginanie przy dotknięciu zewnątrz. Olbrzymia większość ruchów jednak nosi wybitnie piętno zmienności przystosowawczej.

Bardzo ciekawą zmienność swoistych ruchów odwracania się, w zależności od przeszkód stawianych przez badacza, opisał w r. 1909 R. Minkiewicz u amphipody *Phronima sedentaria*.

Bethe, który wykonał kilka prób amputacji kończyn u *Carcinus* w związku z reakcją odwracania się, zauważył również zmienność przystosowawczą ich ruchów. Sądzi on jednak, iż wszystkie te zmiany są predestynowane w systemie nerwowym kraba. W przyrodzie *Carcinus* często traci właśnie kończyny piątej pary i umiejętność ich zastępowania może być czemś wrodzonym. W stosunku do *Dromia* interpretacja podobna z trudnością da się przeprowadzić. Zdolność autotomizowania jest tu bardzo słabo rozwinięta. Krab nigdy nie odrzuca kończyn, jeśli je np. tylko przytrzymać, jak to robią inne gatunki. Ponadto, dzięki obecności gąbki na grzbiecie, właśnie kończyny 4 i 5 pary są najlepiej zabezpieczone przed uszkodzeniem. Wśród bardzo wielu osobników, z którymi miałem do czynienia, żadnemu nie brakło tylnych dwóch par kończyn i tylko u dwóch osobników nie było jednego przedniego odnóża.

Istnieje jednak trudność głębsza. Bardzo znaczna różnorodność ruchów przystosowawczych, które zawsze są w ścisłej harmonii z chwilowymi warunkami odwracania się, jak to już zaznaczyłem w pracy poprzedniej, nie stoi w żadnej proporcji do stosunkowej prostoty systemu nerwowego. Jeśli wszystkie możliwe ruchy kończyn kraba, a ruchy związane z odwracaniem się stanowią tylko drobny ułamek w sumie ogólnej, są zgóry predestynowane w formie specyficznej struktury systemu nerwowego, to system ten musiałby być czemś zupełnie niemożliwie zawilem. Dopiero drobiazgowość analiza ruchów może wykazać, iż te same wnioski, jakie nasuwa reakcja odwracania się, są słuszne i odnośnie bardzo wielu innych reakcyj kraba, jak np. chodzenia, ściągania nałożonej na kończynę pętli, walki, jedzenia, wkładania domku it. d. it. d. Każda z tych reakcyj rozporządza nieskończoną różnorodnością ruchów i każda jest zmienna w zależności od warunków. Jakąż olbrzymią encyklopedją musiałby być mózg kraba, aby wszystko to było w nim zgóry zawarte!

Prostszy i zgodniejszy z faktami będzie wniosek, że instynkt kraba jest plastyczny, że zwierzę aktywnie dostosowuje swoje ruchy do każdorazowych warunków. To, co krab posiada niezmiennego, gatunkowego, może być scharakteryzowane tylko ogólnikowo. Ale bliższe szczegóły są indywidualne, i nie tylko w stosunku do osobnika, ale przede wszystkim w stosunku do każdej poszczególniej sytuacji.

Sprawa plastyczności instynktu została bardzo wyraźnie zaakcentowana w wielu pracach współczesnych, zaczynając od doświadczalnej i teoretycznej pracy R. Minkiewicza (1907 wzgl. 1909) nad analizą instynktu. Można powiedzieć, iż obecnie ten punkt widzenia zaczyna dominować. Pozostaną przy stawonogach. Alverdes w kilku pracach wyraźnie zaznacza plastyczność instynktu. Zdaniem jego w każdej działalności zwierzęcia można wyróżnić szereg działań niezmiennych, charakteryzujących gatunek. Obok tego jednak zawsze jest i strona plastyczna działalności, dostosowana do każdorazowej sytuacji. Van der Heyde wykazał, iż *Formica rufa* szybko się uczy znajdować wyjście z labiryntu i trafiać do gniazda. Według tego samego autora, *Carcinus* w podobny sposób uczy się wychodzić z labiryntu: z dnia na dzień zmniejsza się czas odnajdywania drogi i spada liczba błędów. Fakt ten był znany przedtem dla krabów, zwłaszcza z badań Yerkesa. R. Minkiewicz udowodnił możności indywidualnego wychowywania wyboru barw u maskujących się krabów (*Maja*). Balzer na zasadzie interesujących obserwacji nad pająkami (*Epeira*, *Zilla* i *Tegenaria*) podnosi zmienność przystosowawczą i plastyczność instynktu. Autor zapowiada próby tresury. Frisch, autor obszernej pracy o „języku“ pszczół i ich zdolności porozumiewania się, mówi o zdumiewającej plastyczności psychiki i wielkiej łatwości tworzenia coraz to nowych skojarzeń. Według Tirala młode pszczoły uczą się rozpoznawać drogę do ula przez doświadczenie indywidualne. W krótkiej notatce podaje Blees, iż *Daphnia* może się nauczyć wychodzić z zagiętej rurki. W teoretycznej pracy podkreśla Galant zasadnicze cechy instynktu: instynkt jest „plastisch und in seiner Zweckmässigkeit der Vollkommnung fähig“ (str. 205). W mojej pracy nad zachowaniem się chróścika *Molanna* również podkreślałem zmienność i plastyczność instynktu.

Być może za wcześnie jeszcze na szersze wnioski teoretyczne. Staje się jednak coraz bardziej jasne, że życie psychiczne zwierząt jest daleko bardziej skomplikowane, niż możnaby sądzić z prac t. zw. szkoły „behavioru“. Analiza ruchów zwierzęcia powinna być zastąpiona przez szczegółową, porównawczą analizę ruchów, która prowadzi do wniosku, iż różne „typy“ psychiki zwierzęcej są w rzeczywistości blisko ze sobą spokrewnione i zasad-

nicze prawa funkcjonowania systemu nerwowego wszędzie są te same.

### 5. Streszczenie.

Krab normalny odwraca się dwoma sposobami: przez odwłok i przez głowę. W pierwszym przypadku główną rolę grają 5 i 3 para odnóży, w drugim — kończyny 1 i 5 pary. *Dromia* posługuje się przedmiotami nieruchomymi dla odwrócenia ciała, chwytając je w różny sposób, zależnie od położenia przedmiotu, i zginając lub wyprostowując kończyny. Jeśli obciążyć domek kamykami, to krab używa conajmniej pięciu różnych sposobów, aby domek przechylić. Często chwytą kleszczami kamyki, które pomagają domek przeważać, albo puszcza domek, odwraca go i potem wkłada znowu na grzbiet. Amputacja kończyn w różnych kombinacjach wykazuje, że żadna z nich nie jest niezbędnie potrzebna dla odwrócenia się i każda w pewnych warunkach, może grać rolę decydującą. Ruchy kończyn zbyt są skomplikowane i zmienne, aby można je było uważać za predestynowane zgóry. Raczej należy wnioskować, jak to wynika z wielu nowszych prac nad stawonogami, że instynkt jest czemś plastycznym.

## PIŚMIENNICTWO.

1. Alverdes F. 1924. Ueber Reflexe, Instinkt- und Verstandestätigkeiten. *Zoolog. Anzeig.* Bd. 60.
2. Balzer F. 1923. Beiträge zur Sinnesphysiologie und Psychologie der Webspinnen. *Mitteil. d. naturforsch. Ges. Bern.* H. 10.
3. Bethe A. 1897. Das Nervensystem von *Carcinus moenas*. I. Teil, 1. *Mitteil. Arch. f. mikroskop. Anat.* 50.
4. Blees G. H. J. 1923. Phototropisme et formation d'habitudes chez les Daphnies. *Arch. néerland. de physiol.* 8.
5. Dembowski J. 1923. Studja eksperymentalno-biologiczne nad larwą chróścika *Molanna angustata* Curt. *Prace Inst. im. M. Nenckiego.* 2, № 31.
6. Frisch K. v. 1923. Über die „Sprache“ der Bienen. *Zoolog. Jahrbüch. Abt. f. Physiol.* 40.
7. Galant S. 1921. Reflex und Instinkt bei Tieren. *Biolog. Zentralbl.* 41.
8. Hayde H. C. v. d. 1920. Einige Beobachtungen über die Psychologie der Ameisen. *Arch. néerland. de physiol.* 4.
9. Idem. 1920. Über die Lernfähigkeit der Strandkrabbe (*Carcinus moenas* L.). *Biolog. Zentralbl.* 40.
10. Minkiewicz R. 1907. Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures Oxyrynches. *Arch. Zool. expér.*
11. Idem. 1907—1908. Próba analizy instynktu metodą obiektywną, porównawczą i doświadczalną. *Przegląd Filozof.* 10, 11.
12. Idem. 1909. Versuch einer Analyse des Instinkts nach objectiver, vergleichender u. experimenteller Methode. *Zoolog. Jahrbüch.* 28.
13. Idem. 1909. Mémoire sur la biologie du Tonnelier de mer, *Phronima sedentaria*. Chap. II. Le comportement (étude expérimentale et opératoire). *Bull. Institut. Océanogr.* № 152.
14. Tirala L. 1923. Über den Einfluss der Äthernarkose auf die Heimkehrfähigkeit der Bienen. *Arch. f. exper. Patholog. u. Pharmakol.* 97.

## ZUSAMMENFASSUNG.

Es wird der Mechanismus normaler Umdrehungsreaktion eingehend beschrieben. Erfolgt die Umdrehung über das Abdomen (Fig. 2 a, s. 2), so sind die Beine des 5 sowie des 3 Paares tätig; die Umdrehung über den Kopf (Fig. 2 b, s. 2) bewirken die Beine des 1 und 5 Paares. Das Schwingen der nach vorne gestreckten Scheren kommt häufig helfend hinzu, ist aber für die normale Reaktion nicht charakteristisch. Die Krabbe vermag verschiedene künstliche Schwierigkeiten zweckmässig zu überwinden, wobei sie eine recht komplizierte und vollkommene Anpassungsfähigkeit zeigt. Wird das Gehäuse des Krebses mit Steinchen belastet, so wendet das Tier verschiedene Mittel an, um dasselbe umzudrehen und von den Steinchen zu befreien. Oft werden dabei fremde Gegenstände ergriffen und nach vorne geführt, wo sie den Gravitationszentrum zweckmässig zu verschieben helfen (Fig. 3, s. 9). Zahlreiche in verschiedener Kombination ausgeführte Beinamputationen haben gezeigt, dass es keine für die Umdrehungsreaktion unbedingt charakteristischen Bewegung gibt. Vielmehr kann jedes Beinpaar durch eine entsprechend veränderte Wirkung anderer Beine mit Erfolg ersetzt werden. Eine starre Prädestination der Umdrehbewegungen (Bethé) wird verworfen, indem bei *Dromia* gerade das 5 Beinpaar — Hauptorgan der Umdrehung — durch den Schwamm geschützt wird und in der Natur nur äusserst selten verloren gehen dürfte. In Übereinstimmung mit mehreren neueren Arbeiten werden die Tatsachen durch die Annahme einer Plastizität des Instinktes erklärt.