

(Zakład Fizjologii Instytutu im. Nenckiego T. N. W.
Kierownik prof. Dr K. Białaszewicz).

Jerzy Konorski.

O ZMIENNOŚCI RUCHOWYCH REAKCYJ WARUNKOWYCH.
(ZASADY PRZEŁĄCZANIA KOROWEGO).

Sur la variabilité des réactions conditionnelles motrices.
(Les principes d'aiguillage cortical).

Wpłynęło 23.XII.1938 r.

Le présent travail fait suite à l'étude des propriétés des reflexes conditionnels du II type (moteurs) (Konorski et Miller 1933-a, Miller et Konorski 1928-a). Ce terme embrasse les reflexes dans lesquels, contrairement aux reflexes conditionnels classiques de Pavlov (reflexes conditionnels du I type), la réaction conditionnelle est constituée par un mouvement *appris* de l'animal, amenant un stimulus inconditionnel positif, nourriture par exemple, ou permettant d'éviter un stimulus inconditionnel négatif comme l'introduction d'acide dans la bouche.

Les recherches que nous allons décrire concernent les phénomènes d'aiguillage cortical dans l'interaction de différents reflexes conditionnels du II type.

On désigne par homogènes l'ensemble de reflexes déterminés par le même stimulus inconditionnel, les stimuli conditionnels et les réactions motrices étant quelconques, et par hétérogènes les reflexes renforcés par des stimuli inconditionnels différents. Ainsi les reflexes alimentaires par exemple constituent un groupe homogène, tandis qu'un reflexe alimentaire et un reflexe de défense sont hétérogènes.

1. Aiguillage dans les reflexes homogènes du II type.

Voici les faits fondamentaux.

1. Ainsi que l'on a montré dans les recherches antérieures (Konorski et Miller 1933-a, 1936) le reflexe conditionnel alimentaire du II type $s \rightarrow r$ apparait lorsque le stimulus s n'est pas renforcé par la nourriture tandis que le stimulus s accompagné du mouvement r (que l'on provoque de façon quelconque) l'est. Il en résulte que le stimulus s agissant seul devient frénateur interne de la réaction alimentaire. Les expériences indiquent que la réaction r apparait non seulement au stimulus s auquel elle fut élaborée, mais que tous les stimuli inhibiteurs internes a un certain stade de leur évolution sont susceptibles de la déclencher.

2. Nous avons montré précédemment (Konorski et Miller, *ibid.*) que le reflexe conditionnel défensif du II type $s \rightarrow r$ prend naissance lorsque le stimulus s est renforcé par un stimulus inconditionnel de défense, tandis que le stimulus s associé au mouvement r ne l'est pas. Ainsi le stimulus s devient conditionnel de la réaction de défense. On a trouvé que le reflexe de défense $s \rightarrow r$ une fois formé, le mouvement r peut être provoqué par tous les autres stimuli conditionnels de défense.

3. Si le reflexe conditionnel du II type $s_1 \rightarrow r_1$ fut formé dans les circonstances expérimentales A_1 et un autre reflexe conditionnel du même type $s_2 \rightarrow r_2$ dans les circonstances A_2 , l'application du stimulus conditionnel s_1 dans les circonstances A_2 déclenchera le mouvement r_2 au lieu ou à côté du mouvement r_1 (Konorski et Miller 1933-a, Miller et Konorski 1928-b).

À la lumière de ces faits on peut définir de façon suivante les conditions d'apparition des mouvements qui forment les réactions des reflexes conditionnels du II type.

Pour qu'un mouvement de ce genre puisse apparaître le concours de deux catégories de facteurs est nécessaire. Ce sont d'une part les facteurs *prédisposants* qui déterminent lequel parmi les mouvements appris de l'animal est au moment considéré sur le point d'être effectué, et de l'autre les facteurs *déclenchants* qui provoquent ce mouvement.

Ce sont les circonstances expérimentales dans lesquelles le reflexe fut élaboré et pratiqué constamment qui constituent les facteurs prédisposants les plus importants. Quant aux facteurs

déclenchants ce sont dans les reflexes alimentaires des frénateurs alimentaires internes et dans les reflexes de défense les stimuli conditionnels de défense.

En tenant compte de l'analogie avec les résultats obtenus au cours des recherches où l'on appliquait une stimulation directe de l'écorce cérébrale (*Graham Brown* et *Sherington* 1912, *Graham Brown* 1927) on peut admettre que les facteurs prédisposants engendrent dans certains centres corticaux un état d'excitabilité accrue tandis que les facteurs déclenchants produisent une excitation générale du cortex moteur amenant une décharge motrice de ces centres. Il en résulte que plus l'excitabilité d'un centre est accrue par l'agent prédisposant moins il faut de force à l'agent déclenchant pour provoquer la décharge motrice.

II. Aiguillage dans les reflexes hétérogènes du II type.

Lorsqu'on a formé chez l'animal un reflexe défensif du II type $s \rightarrow r$ à l'aide du stimulus inconditionnel S (souffle d'air dans l'oreille par exemple) les autres stimuli conditionnels renforcés par les autres stimuli négatifs absolus (l'introduction d'acide dans la bouche p. exple) provoquent également le mouvement r (voir les procès-verbaux page 18 et fig. 1). Les rapports semblables existent probablement dans l'interaction de divers reflexes du II type, renforcés par les stimuli absolus positifs différents.

Lorsqu'on fait intervenir au cours d'une même expérience des reflexes alimentaires et des reflexes de défense, on voit que l'excitabilité accrue des centres sous-corticaux correspondants (provoquée par des stimuli absolus et conditionnels) constitue un *fond inconditionnel* qui devient un facteur prédisposant très important pour l'apparition de tel ou autre mouvement. Le fond de défense fait augmenter l'excitabilité des centres corticaux des mouvements qui ont été élaborés à l'aide des stimuli inconditionnels de défense. Le fond alimentaire accroît l'excitabilité des centres des mouvements établis à l'aide des stimuli inconditionnels alimentaires.

Il en résulte que les stimuli conditionnels de la réaction de défense et les frénateurs conditionnels alimentaires présentent un caractère double: ce sont des facteurs déclenchants des mou-

vements déterminés, dont nous avons parlé plus haut, mais aussi ces agents constituent des facteurs prédisposants car ils produisent des états d'excitabilité accrue des centres sous-corticaux correspondants. C'est pourquoi les mouvements appris de défense ne sont en général produits que par les stimuli de défense et les mouvements appris alimentaires que par les stimuli alimentaires.

Chez certains animaux cependant les processus nerveux présentent une „inertie” plus ou moins marquée et le fond inconditionnel ne peut être transformé instantanément sous l'influence d'un stimulus appartenant à un autre groupe de reflexes. Ainsi un stimulus de défense appliqué à la suite d'une série de stimuli alimentaires peut provoquer tout d'abord un mouvement alimentaire (fig. 2). De même un stimulus alimentaire que l'on fait agir après une série de stimuli de défense est susceptible de déclencher un mouvement de défense. A ce point de vue les différents animaux présentent des différences individuelles très intéressantes de la labilité des processus nerveux. (Comp. les procès-verbaux p. 22 et 25).

Ainsi le premier mécanisme de substitution dans l'interaction des reflexes hétérogènes est lié à l'inertie du fond inconditionnel.

Il existe un autre mécanisme d'aiguillage dans les reflexes hétérogènes très différent du premier. Il entre en jeu lorsqu'on produit une inhibition *profonde* des stimuli conditionnels alimentaires ou l'accroissement d'intensité des stimuli conditionnels de défense. Le premier de ces phénomènes peut être obtenu par la répétition fréquente du stimulus conditionnel en extinction au cours des expériences successives. On voit alors apparaître les mouvements de défense à côté de mouvements alimentaires (fig. 3, 4, 5, 7). Quant à l'augmentation d'intensité des stimuli conditionnels de défense on peut la produire soit en prolongeant la durée de l'application de ces stimuli, soit en les renforçant par des excitants absolus. Les mouvements alimentaires commencent alors à surgir à côté des mouvements de défense (procès-verbaux pages 37 et 38, fig. 8).

Parmi les interprétations possibles de ces phénomènes la plus vraisemblable semble celle qui admet qu'aussi bien l'inhibition profonde et intense du stimulus conditionnel alimentaire que l'augmentation de durée ou le renforcement du stimulus

conditionnel de défense fait accroître le pouvoir déclenchant de ces stimuli; grâce à ceci à côté des mouvements dont les centres sont tonifiés par un fond inconditionnel approprié peuvent apparaître des mouvements dont les centres ne se trouvent pas à l'état d'excitabilité accrue.

L'ensemble de faits décrits dans le présent travail amène à l'opinion que le comportement moteur de l'animal (fondé sur les reflexes conditionnels du II type) ne peut pas être réduit aux mécanisme d'association et que l'aiguillage y joue le rôle fondamental. Sans en tenir compte l'intelligence des mécanismes physiologiques du comportement moteur ne semble pas possible.

T R E Ś C :

UWAGI WSTĘPNE.

I. DOTYCHCZASOWE DANE Z ZAKRESU PRZEŁĄCZANIA REAKCYJ KOROWYCH.

II. WYNIKI BADAŃ WŁASNYCH:

1. Przełączanie ruchowych reakcyj warunkowych w odruchach jednorodnych.
2. Przełączanie ruchowych reakcyj warunkowych w odruchach różnorodnych.
 - a) Przełączanie w zakresie odruchów różnorodnych pokrewnych.
 - b) Przełączanie w zakresie odruchów pokarmowych i obronnych przy szybkich przejściach od jednych do drugich.
 - c) Pojawianie się na bodźce pokarmowe ruchów obronnych, nie spowodowane przez „inercję” procesów nerwowych.
 - d) Pojawianie się na bodźce obronne ruchów pokarmowych, nie spowodowane przez „inercję” procesów nerwowych.

III. DYSKUSJA I WNIOSKI.

UWAGI WSTĘPNE.

Minęły już czasy, gdy najprostszy odruch rdzeniowy, owa „fikcja wygodna acz nieprawdopodobna” według znanego określenia *Sherringtona*, mógł być uważany za pierwowzór czynności ośrodków nerwowych, a ośrodkowy układ nerwowy mógł być traktowany jako wielki zespół poszczególnych luźno ze sobą związanych łuków odruchowych. Dzięki badaniom wielu fizjologów, wśród których na pierwsze miejsce wysuwają się prace *Goltza*, *Sherringtona*, *Magnusa*, *Uchomskiego* oraz ich współpracowników, stało się widoczne, że ośrodkowy układ nerwowy

stanowi jeden ogromnie złożony i spójny mechanizm, którego reakcje nie są bynajmniej wynikiem pracy oddzielnych jego części, lecz raczej stanowią ostateczny wyraz, wypadkową funkcjonowania całości. Efekt, wywoływany przez podniecie trafiającą do układu nerwowego, nie zależy od istnienia w nim stałych, anatomicznie określonych i mniej lub więcej izolowanych torów nerwowych, lecz jest wynikiem panującego w danej chwili w układzie nerwowym ogólnego rozkładu stanów pobudliwości. „Trochę więcej lub trochę mniej hamowania czy też pobudzenia w jakichś punktach układu nerwowego może sprawić, że postać odruchu zmieni się całkowicie jak figura w poruszonym kalejdoskopie” (*Sherrington 1935*). Dla lepszego uzmysłowania sobie omawianych tu własności układu nerwowego porównajmy ten układ do wielkiego węzła kolejowego, tworzącego olbrzymi splot skrzyżowań i zwrotnic. Zakładamy, że pociągi są wysyłane stale w jednym ogólnym kierunku, ale to, po jakich torach przejdzie w danej chwili określony pociąg, zależy całkowicie od nastawienia zwrotnic, które pociąg ten ma na swej drodze. Jeżeli dodamy, że nastawienia poszczególnych zwrotnic są wzajem od siebie zależne, oraz że same przebiegające pociągi mają własność wywoływania w nich szeregu jednoczesnych i następczych zmian według pewnych skomplikowanych reguł, będziemy mieli przybliżone pojęcie o niezmierniej złożoności i zmienności funkcji układu nerwowego. Jak widać z tego obrazu, łuk odruchowy, tj. tor przebiegających pod wpływem zadziałania podnieci pobudzeń nerwowych, zatracca całkowicie jakiekolwiek znaczenie statycznie - anatomiczne i nabiera wyłącznie znaczenia dynamicznego, czynnościowego.

Przy takim ujęciu zmienia się zupełnie nasza postawa wobec szeregu zasadniczych faktów. *Zmienność* odruchów przestaje być niepożądaną dla badacza anomalią, i staje się typowym zjawiskiem funkcjonowania układu nerwowego. Przestaje nas dziwić, dlaczego większość odruchów jest zmienna, a raczej zaczynamy się dziwić, dlaczego niektóre odruchy są tak stałe i tak mało podlegają wpływom.

Można wyróżnić dwa rodzaje zmienności funkcji odruchowych. Jeden dotyczy wyłącznie *natężenia* reakcji odruchowej, czy to wskutek powiększenia lub zmniejszenia ilości czynnych w danym odruchu komórek nerwowych, czy to wskutek różnej ilości lub częstości wyładowań w tych samych komórkach. Ten

rodzaj zmienności znany był od dawna i opisany dokładnie jako torowanie odruchów, jednoczesna lub następcza indukcja sher-
ringtonowska, „rebound” itp. Zmienność drugiego rodzaju do-
tyczy nie natężenia, lecz *postaci* reakcji odruchowej i zależy od
zmieniających się konstelacyj stanów pobudliwości w układzie
nerwowym. Ten właśnie rodzaj zmienności, choć zbadany dotych-
czas w nierównie słabszym stopniu niż poprzedni, rzuca naj-
więcej światła na mechanizm funkcjonowania układu nerwo-
wego jako całości. Pierwotnie nadawano mu nazwę odwracania
odruchów (*Reflexumkehr*). *Magnus* (1924, str. 24 i nast.) wpro-
wadził określenie szersze i niewątpliwie bardziej odpowiednie —
Schaltung. *Lapicque* (1928, str. 30 i nast.) określa omawiane
zjawisko mianem *aiguillage*. (Termin ten był używany już przez
wcześniejszych autorów francuskich, np. *Morat* [*Morat i Doyon*
1903, t. IV, str. 531]). Najodpowiedniejszym terminem polskim
wydaje się słowo *przełączanie*, którym będziemy się w dalszym
ciągu posługiwać¹⁾.

Dokładniejsze omawianie zjawisk przełączania w zakresie
odruchów rdzeniowych i podkorowych wykraczałoby poza ra-
my niniejszej pracy. Ograniczymy się zatem do podania kilku
zasadniczych z tej dziedziny faktów.

Ważnym czynnikiem, określającym w wielu przypadkach,
które mięśnie zostaną w danym odruchu pobudzone jest stan
ich napięcia w chwili zadziałania podniety. Uexküllowska za-
sada, stwierdzona na bezkręgowcach, iż „pobudzenie płynie ku
mięśniom rozciągniętym” znajduje szerokie zastosowanie rów-
nież w fizjologii zwierząt kręgowych. Przykładem niech będzie
zachowanie się „skrzyżowanego odruchu kolanowego” u zwierzę-
cia z przeciętym rdzeniem (*Magnus* 1924, str. 31). Uderzenie
w ścięgno mięśnia poczwórnego uda wywołuje, jak wiadomo,

¹⁾ Należy zaznaczyć, że autorem polskim, który w swych pracach roz-
wija ideę dynamizmu w funkcjonowaniu ośrodkowego układu nerwowego
i podkreśla zależność jego reakcyj od aktualnego stanu czyli „nastawienia”
ośrodków nerwowych jest *Jan Mazurkiewicz* (1932, 1937 i in.). Według tego
autora istotnym czynnikiem w tworzeniu się różnych „nastawień” ośrod-
ków nerwowych jest czynność układu wegetatywnego, będącego w ten sposób
głównym sternikiem i regulatorem układu animalnego. Co się tyczy *mecha-*
nizmu zestrajania poszczególnych elementów nerwowych, to *Mazurkiewicz*
idąc za *Lapicque’em* przyjmuje, że mechanizm ten polega na wyrównywaniu
heterochronizmu neuronów, biorących udział w danej reakcji.

nie tylko wyprostowanie uderzonej kończyny, ale również ruch kończyny drugostronnej. Jak wykazał *Magnus*, gdy kończyna ta znajduje się w zgięciu, następuje jej wyprostowanie, gdy zaś znajduje się ona w rozgięciu, następuje zgięcie. Przełączanie odbywa się tu pod kierunkiem propriocepcji.

Pouczające fakty z dziedziny przełączania otrzymano na odruchu drapania (*scratch-reflex*). Jeszcze *Gergens*, uczeń *Goltza*, zauważył, że u psa pozbawionego kory odruch drapania, normalnie przebiegający po tej stronie, po której nastąpiło drażnienie, staje się drugostronnym, gdy zwierzę leży na boku drażnionym (*Gergens* 1877). Sprawę tę dokładnie zbadał *Magnus* (1924, str. 46 i nast.) i wykazał, że czynnikiem warunkującym przełączenie jest tu dotykание ciała zwierzęcia do podstawy.

Wreszcie należy wspomnieć o przełączaniu odruchów, zachodzącym pod wpływem środków farmakologicznych. Na pierwszym miejscu pod względem teoretycznej ważności należy tu postawić działanie strychniny, szczególnie starannie zbadane przez uczniów *Uchomskiego*. Tak np. *Winogradow* (1923) stwierdził, że zatrucie lokalne rdzenia żaby w okolicy ośrodków pocierania (*Abwischreflex*) powoduje, iż podnieta normalnie wywołująca odruch zginania powoduje wystąpienie odruchu pocierania.

Nie będziemy mnożyli przykładów. Zjawiska przełączania w ośrodkowym układzie nerwowym są liczne i różnorodne. Należy wszakże zaznaczyć, że stają się one tym liczniejsze i tym różnorodniejsze, im wyższe piętra układu nerwowego zaczynają brać udział w danej reakcji. Ażeby zdać sobie z tego sprawę, wystarczy choćby porównać prostotę i względną stereotypowość „zachowania się” preparatu rdzeniowego ze złożonością i rozmaitością funkcji zwierzęcia podkorowego i z tym niezmiernym bogactwem czynności, do których jest zdolne zwierzę o nienaruszonym mózgu. Celem niniejszej pracy jest opis zjawisk przełączania w zakresie działalności kory mózgowej.

I. DOTYCHCZASOWE DANE Z ZAKRESU PRZEŁĄCZANIA REAKCYJ KOROWYCH.

Zmienność reakcyj korowych była obserwowana zarówno w badaniach, które posługiwały się metodą bezpośredniego drażnienia kory mózgowej w doświadczeniach ostrych, jak również

w badaniach opartych na doświadczeniach chronicznych, wykonywanych przy pomocy metody odruchowo-warunkowej.

Najważniejsze fakty z zakresu przełączania, otrzymane przy pomocy pierwszej metody, są następujące.

1) Jeśli drażnienie dwóch punktów sfery motorycznej wywołuje w zasadzie dwie różne reakcje ruchowe, wówczas kilkakrotne silne podrażnienie jednego z tych punktów może spowodować, iż następujące po nim podrażnienie drugiego punktu nie wywoła właściwej mu reakcji, lecz reakcję tę samą, co drażnienie pierwszego punktu (*Graham Brown i Sherrington 1912*).

2) Silne i kilkakrotne drażnienie jakiegoś punktu sfery ruchowej może spowodować, że następujące po nim drażnienie punktu położonego poza sferą ruchową wywoła efekt ruchowy właściwy drażnieniu pierwszego z tych punktów (*Graham Brown i Sherrington 1912, Graham Brown 1914*).

3) Jeżeli drażnienie jakiegoś punktu sfery ruchowej występuje na tle silnego aktu odruchowego, wówczas drażnienie to wzmacnia często reakcję odruchową, podczas gdy ruch będący zazwyczaj efektem drażnienia nie występuje. Tak np. odnajdujemy na korze punkt, którego drażnienie wywołuje ruch wyprostny kończyny. Następnie wywołujemy w tej kończynie odruch zginięcia i na jego tle drażnimy wspomniany punkt korowy. Okazuje się, że wyprostowania kończyny nie ma śladu, obserwujemy natomiast, przeciwnie, nasilenie fleksji (*Graham Brown i Sherrington 1912*). Podobnie, drażnienie punktu korowego, wywołujące w zwykłych warunkach zgicie tylnej kończyny, w momencie rozpoczynającego się aktu defekacji wzmacnia jedynie ruchy defekacyjne, podczas gdy ruch tylnej kończyny bądź wcale się nie pojawia, bądź jest osłabiony (*Uchtomski 1911*).

4) Jeżeli jakiś punkt sfery ruchowej kory mózgowej zostaje poddany miejscowemu działaniu strychniny, wówczas zarówno działanie bodźców dochodzących do różnych miejsc skóry (oraz innych receptorów) jak i drażnienie innych punktów kory wywołuje, oprócz lub zamiast właściwych reakcji, również reakcję taką, jak gdyby zostało zastosowane na punkt zatruty strychniną (*Amantea 1912, Beritow 1932, str. 111*).

Przechodzimy do zreferowania danych, dotyczących przełączania, otrzymanych w doświadczeniach nad odruchami warunkowymi.

5) *Beritow* wytworzył u psa odruch warunkowy obronny przez kojarzenie bodźca obojętnego (tonu) z drażnieniem przedniej prawej łapy prądem elektrycznym. Autor zauważył, że gdy silnie podrażnić prądem przednią *lewą* łapę, a następnie zastosować bodziec warunkowy wytworzonego odruchu, wówczas na bodziec ten zamiast ruchu prawej pojawi się ruch lewej łapy (*Beritow* 1932, str. 129). Podobnie, gdy odruch warunkowy podnoszenia przedniej prawej łapy na ton był dobrze utrwalony i przystąpiono do wytwarzania nowego odruchu warunkowego obronnego przez wzmacnianie bodźca dotykowego drażnieniem tylnej prawej łapy, okazało się, iż w początkowym okresie wytwarzania tego odruchu pies stałe na bodziec dotykowy podnosił przednią nogę zamiast, a potem oprócz, tylnej (*Beritow* 1932, str. 142 i nast.). Należy dodać, że w obu tych seriach doświadczeń bodźce obojętne, nie związane warunkowo z żadną reakcją, nie wywoływały żadnych ruchów.

6) Fakty podobne do opisanych przez *Beritowa*, polegające w ogólności na zamianie danej reakcji warunkowej na inną pod wpływem uprzednio zastosowanego pobudzenia, były otrzymywane sporadycznie w pracowniach Pawłowa. Tak np. *Konradi* (1932) wytworzył na trzy różne tony trzy odruchy warunkowe: pokarmowy, obronny kwasowy i obronny wzmacniany przez drażnienie łapy psa prądem elektrycznym. Autor ten mógł się przekonać, że w pewnym stadium różnicowania stosowanie bodźca warunkowego pokarmowego po kwasowym wywoływało reakcję kwasową zamiast pokarmowej (str. 70), a stosowanie bodźca warunkowego kwasowego po drażnieniu prądem elektrycznym wywoływało ruch obronny kończyny zamiast reakcji kwasowej (str. 84). Podobne zjawiska otrzymał też *Majorow* (1933) i inni.

7) *Zalmanzon* (1929), uczeń *Fursikowa*, wykonał na odruchach warunkowych doświadczenie analogiczne do doświadczeń ostrych *Amantei* i *Beritowa*. Wytworzył on u psa obronny odruch warunkowy wzmacniając dźwięk metronomu przez drażnienie elektryczne tylnej lewej łapy. Gdy odruch był wykształcony, przystąpiono do właściwego doświadczenia. Po uśpieniu zwierzęcia, obnażono sferę ruchową prawej półkuli, a gdy pies się obudził rozpoczęto z nim normalne doświadczenie odruchowo-warunkowe. Następnie położono na ośrodek korowy ruchów przedniej łapy wacik zwilżony 0,5% roztworem strychniny. Okazało

się, że w tych warunkach metronom wywoływał nie jak zazwyczaj ruch tylnej łapy, lecz przedniej.

8) *Anochin* (1932, 1933) powiązał metodykę odruchów warunkowych z behaviorystyczną metodą wyboru. Na stojaku znajdowały się dwa przyrządy do karmienia, po lewej i prawej stronie psa, i na jedne bodźce warunkowe pies dostawał pokarm z jednej strony, na inne z drugiej. W tych warunkach autor miał okazję obserwować często zamianę ruchu „prawidłowego” przez „nieprawidłowy”. Tak np. zwiększenie siły atrakcyjnej bodźca bezwarunkowego, przez zastąpienie proszku sucharowego przez mięsny w jednym z karmików, wywołało następnie szereg „omyłek”: pies przybiegał na tę stronę nawet wówczas, gdy działał bodziec związany ze stroną przeciwną.

Jak widać z powyższego przeglądu literatury, wszystkie zjawiska przełączania reakcyj korowych, otrzymywane zarówno w doświadczeniach ostrych — metodą bezpośredniego drażnienia, jak i w doświadczeniach chronicznych — metodą odruchowo-warunkową, posiadają pewien wspólny zasadniczy rys. Wszystkie one sprowadzają się do tego, że *gdy ośrodek korowy danego ruchu został wprowadzony w jakiś sposób w stan wzmożonej pobudliwości, wówczas ruch ten może się pojawić nie tylko pod wpływem bodźców, które go zazwyczaj wywołują, ale również pod wpływem takich bodźców, które w zwykłych warunkach nic z tym ruchem nie mają wspólnego*²⁾. Jak zobaczymy w dalszym ciągu, zasada ta daje się zastosować do wszelkich zjawisk przełączania w dziedzinie sfery ruchowej kory i stanowi właściwie najogólniejsze ich sformułowanie. Jest ona jednak tylko zasadą ramową i sama wymaga szczegółowego odcyfrowania. Natychmiast bowiem powstają istotne dla całej sprawy zagadnienia: 1) jakimi sposobami ośrodki korowe da-

2) Zasada ta w powyższym sformułowaniu przypomina, jak łatwo spostrzec, zasadę dominanty *Uchomskiego* (1923, 1925). Pojęcia tego w niniejszym tekście nie wprowadzamy z następujących powodów. 1^o zasada dominanty sformułowana jest przez *Uchomskiego* nieco wieloznacznie (por. krytykę jej *Beriłowa*, 1932, str. 100 i nast.) i obejmuje o wiele szerszy zakres zjawisk, niż ten, o którym obecnie mówimy; 2^o w sformułowaniu zasady dominanty podkreślony jest fakt, iż reakcja własna ośrodka „zmajoryzowanego” przez inny ośrodek o wzmożonej pobudliwości jest zawsze częściowo lub całkowicie zahamowana. Aczkolwiek fakt ten rzeczywiście często występuje, nie ma dowodu, że ma on zawsze miejsce w zjawiskach przełączania.

nego ruchu mogą być wprowadzone w stan wzmożonej pobudliwości i 2) pod wpływem jakiego rodzaju pobudzeń ruch, którego ośrodek znajduje się w stanie wzmożonej pobudliwości, zostaje wyzwolony. Na te pytania postaramy się w miarę możliwości odpowiedzieć w toku tej pracy.

II. WYNIKI BADAŃ WŁASNYCH.

Wyniki doświadczalne, przedstawione w niniejszej pracy, dotyczą przełączania w zakresie ruchowych odruchów warunkowych, nazwanych odruchami warunkowymi II typu (*Miller i Konorski 1928a, Konorski i Miller 1933a*). W zwykłych, klasycznych odruchach warunkowych (I typu) zwierzę odpowiada na dany bodziec określoną reakcją, w pewnych poszczególnych przypadkach reakcją ruchową, dlatego, że bodziec ten stale towarzyszył uprzednio pojawianiu się bodźca bezwarunkowego, wywołującego tę właśnie reakcję; bodziec warunkowy „anticypuje” wówczas działanie bodźca bezwarunkowego, zaraża się niejako jego właściwościami i przejmuje jego reakcję. Tak, jeżeli jakiś bodziec stale towarzyszy drażnieniu prądem elektrycznym łapy psa, zaczyna on po pewnym czasie sam wywoływać podniesienie obronne łapy, właściwe drażnieniu. Odruch warunkowy II typu polega na tym, że zwierzę na bodziec warunkowy wykonywa określony ruch dlatego, iż ruch ten w związku z tym bodźcem prowadzi do pojawienia się bodźca bezwarunkowego dodatniego, jak pokarm, lub też do uniknięcia bodźca bezwarunkowego ujemnego, jak drażnienie prądem. W odruchu warunkowym I typu reakcja warunkowa jest tylko wiernym odbiciem reakcji bezwarunkowej, w odruchu warunkowym II typu reakcja warunkowa nic z reakcją bezwarunkową bodźca wzmacniającego nie ma wspólnego; stanowi ona czynne przystosowanie się zwierzęcia do stworzonej przez eksperymentatora sytuacji doświadczalnej.

Nie ulega wątpliwości, że jeśli chcemy badać zjawiska przełączania korowych reakcyj ruchowych przy użyciu metody odruchowo-warunkowej, najwłaściwszą domeną takich badań są właśnie odruchy warunkowe II typu. Po pierwsze bowiem, one właściwie, a nie odruchy warunkowe I typu, stanowią główną treść ruchowego zachowania się zwierząt i im właśnie należy przypisać ową różnorodność i bogactwo, cechujące nabytą dzia-

łałność zwierząt w zwykłym ich życiu; jest zatem rzeczą właściwą, aby przełączanie w zakresie kory mózgowej badać na tych *par excellence* korowych przejawach ruchowego zachowania. Po drugie, operowanie odruchami warunkowymi II typu przy badaniu zjawisk przełączania dostarcza znacznie więcej możliwości doświadczalnych, niż posługiwanie się jedynie odruchami warunkowymi I typu. Dzieje się tak dlatego, że o ile w odruchach warunkowych I typu występują dwie zmienne, którymi eksperymentator może operować, mianowicie bodziec warunkowy i wzmacniający go bodziec bezwarunkowy, w odruchach warunkowych II typu dochodzi jeszcze trzecia zmienna — ruch włączony między obydwie wymienione bodźce. Wynika stąd, że w odruchach warunkowych I typu możliwość przełączania istnieje tylko między odruchami różnorodnymi, tj. wzmacnianymi przez różne bodźce bezwarunkowe (jak to widzieliśmy np. w doświadczeniach *Beritowa* i *Konradięgo* — Cz. I, p. 5 i 6), podczas gdy w odruchach warunkowych II typu możliwość ta wchodzi w rachubę zarówno między odruchami jednorodnymi jak i różnorodnymi.

Aczkolwiek wyniki badań, dotyczących zjawisk przełączania w zakresie odruchów warunkowych II-go typu jednorodnych, (oraz wstępne dane z zakresu odruchów różnorodnych) były ogłoszone w poprzednich pracach, wydaje się rzeczą słuszną dla przedstawienia całokształtu sprawy przytoczyć je tutaj w streszczeniu, tym bardziej, że w obliczu świeżych, opisanych w tej pracy faktów nabierają one nowego znaczenia.

1. Przełączanie ruchowych reakcyj warunkowych w odruchach jednorodnych.

Pierwsze fakty otrzymane z zakresu przełączania reakcyj warunkowych II-go typu w odruchach jednorodnych, stanowiące punkt wyjścia całego zagadnienia, były następujące. (*Miller* i *Konorski* 1928b, *Konorski* i *Miller* 1933a, str. 120).

1) U psa, biegającego swobodnie po podłodze, wytworzono na dźwięk metronomu odruch warunkowy II typu, polegający na tym, że szczekanie przy działaniu tego bodźca było wzmacniane przez pokarm. Następnie zmieniono całkowicie warunki doświadczalne, psa postawiono na stojak i wytworzono u niego inny, również pokarmowy odruch warunkowy II typu: podno-

szenie tylnej lewej łapy na ton. Gdy odruch ten był dobrze wykształcony, zastosowano w tych nowych warunkach doświadczalnych dźwięk metronomu. Pies na bodziec ten zaczął wielokrotnie raz za razem podnosić tylną lewą nogę i dopiero po dłuższej chwili, gdy ruch ten nie był wzmacniany przez pokarm, nastąpiło szczekanie.

2) Wyrobiono u psa znajdującego się na stojaku kolejno dwa pokarmowe odruchy warunkowe II typu: podnoszenie tylnej lewej nogi na ton i przedniej lewej nogi na zapalenie się lampki. Nad każdym z tych odruchów pracowano na innych seansach doświadczalnych, przy tym podczas wyrabiania pierwszego z tych odruchów umieszczano na tylnej nodze psa, powyżej stopy, opaskę gumową połączoną z przyrządem rejestracyjnym (dla notowania ruchów nogi na walcu), podczas wyrabiania drugiego odruchu opaska znajdowała się na przedniej nodze. Kiedy oba odruchy były już zupełnie utrwalone, wielokrotnie wykonywano następujące doświadczenie: gdy opaska znajdowała się na tylnej nodze, stosowano zapalenie lampki, gdy opaska była na przedniej nodze — ton. Okazało się, że pies podnosił tę nogę, na której znajdowała się opaska bez względu na to, czy bodźcem zastosowanym była lampka czy ton. Jeśli opaski były umieszczone na obu nogach, pies podnosił obie nogi na każdy z tych bodźców. Zastosowanie innych bodźców, obojętnych, nie wywoływało ruchów kończyn, nie otrzymywano również żadnych ruchów, gdy opaskę umieszczano na dwóch pozostałych („niewyćwiczonych”) kończynach.

Jak widać z powyższych doświadczeń, zachowanie ruchowe zwierzęcia jest określone przez czynniki dwojakiego rodzaju: z jednej strony przez bodźce takie jak metronom, ton i zapalenie lampki, które *wywołują* jakiś ruch, z drugiej strony przez bodźce takie, jak ogólna sytuacja doświadczalna lub opaska na nodze, które same nie wywołują, lecz *określają*, jaki ruch zostanie wykonany, po jakich torach przebiegnie pobudzenie.

Powstaje zagadnienie, jakiego rodzaju czynniki należą do każdej z wymienionych kategorii, co sprawia, że jeden bodziec wywołuje stan *gotowości* do wykonania *określonego* ruchu, inny „anonimowe” pobudzenie, którego kierunek zależy od nastawionych zawczasu zwrotnie układu nerwowego.

Co się tyczy czynników określających to, jak widać z przytoczonych przykładów, są nimi zespoły bodźców otoczenia, wo-

bec których dany ruch był wytworzony i praktykowany. Które z tych bodźców posiadają znaczenie większe lub mniejsze dla stwarzania gotowości ruchowej, może zależeć zarówno od naturalnej, właściwej dla danego zwierzęcia „hierarchii” bodźców, jak i od „hierarchii” sztucznej, spowodowanej postępowaniem eksperymentatora. Wzmacniając bowiem stale dany ruch w pewnych sytuacjach, a nie wzmacniając go w innych, możemy ograniczyć w dowolny sposób warunki, w których ruch ten może się pojawić.

Jeśli chodzi o czynniki, które wywołują ruchy, określone przez daną sytuację, to, jak wykazały dalsze doświadczenia, są nimi wszelkie *pokarmowe hamulce wewnętrzne w określonym stadium ich działania*. Świadczą o tym doświadczenia następującego typu. Wytwarzamy u psa zwykły pokarmowy odruch warunkowy (I typu) na metronom 120 uderzeń na minutę. Z metronomu 60 uderzeń na minutę wytwarzamy (przez niewzmacnianie przez pokarm) hamulec różniczkowy. Następnie wytwarzamy odruch warunkowy II typu, polegający np. na podnoszeniu którejś z kończyn psa na zapalenie lampki. Gdy odruch ten jest należycie wykształcony, próbujemy w przerwach między zastosowaniami lampki obydwie metronomy. Okazuje się, że metronom 120 uderzeń wywołuje właściwą sobie wydzielniczą i ruchową reakcję (wydzielanie śliny i zwrot głowy ku misce) i nie poza tym, natomiast metronom 60 uderzeń wywołuje wytworzone na lampkę ruchy kończyny. Podobnie, niewzmacnianie przez pokarm metronomu 120 uderzeń (tj. hamowanie gaszące) powoduje natychmiast pojawienie się wytworzonych na lampkę ruchów. Należy zaznaczyć, że również i ten bodziec, na który dany ruch był wytworzony (tj. w naszym przykładzie lampka), nie jest właściwie niczym innym jak hamulcem, gdyż on sam nigdy nie był wzmacniany, a wzmacniało go się jedynie w zespole z danym ruchem. Dokładniej sprawy te są omówione w poprzednich pracach (Konorski i Miller 1933a, część III, 1933b str. 16 i nast., 1936, rozdział II).

Zupełnie podobnie przedstawia się sprawa w przypadku obronnych odruchów warunkowych II typu, kiedy zwierzę na dany bodziec wykonywa nauczony ruch, prowadzący do uniknięcia bodźca bezwarunkowego ujemnego (jak prąd elektryczny, dmuchnięcie w ucho itp.), stosowanego w przypadku, gdy zwierzę ruchu nie wykona. I tutaj również ruch nie jest bynajmniej

związany w sposób specyficzny z bodźcem, na który został wytworzony, lecz może się pojawiać w danej sytuacji doświadczalnej pod wpływem innych bodźców. Oto odpowiednie doświadczenie (*Konorski i Miller 1936, rozdział IV*).

Wytworzono u psa odruch warunkowy obronny zwykły (I typu) wzmacniając dźwięk bulgotania przez wlewanie kwasu do pyska. Następnie zaczęto od czasu do czasu podnosić psu na dźwięk bulgotania przednią prawą łapę i wówczas wlewania kwasu nie stosowano. Wkrótce pies zaczął podnosić na bulgotanie łapę czynnie unikając w ten sposób kwasu — wytworzył się odruch warunkowy obronny II typu. Wówczas wzięto nowy bodziec, dotychczas nie stosowany — zapalenie lampki, który zaczęto również wzmacniać przez wlewanie kwasu. Okazało się, że jak tylko bodziec ten stał się *bodźcem warunkowym* reakcji kwasowej (co stwierdzono przez reakcję wydzielniczą), natychmiast zaczął on wywoływać ruch przedniej prawej nogi. Tę samą reakcję wywoływał też sam bodziec bezwarunkowy — wlewanie kwasu.

Streszczając możemy powiedzieć, że czynnikami posiadającymi własność wywoływania gotowych do pojawienia się ruchów, tj. czynnikami *wzbudzającymi*, jak je będziemy nazywali w dalszym ciągu, są w zakresie odruchów pokarmowych hamulce wewnętrzne, w zakresie odruchów obronnych — bodźce warunkowe. Wyrażając się swobodniej, powiemy, że zwierzę mając wytworzony ruch, który przy działaniu pewnego bodźca prowadzi do pokarmu, posługuje się tym ruchem przy działaniu innych bodźców, gdy oczekiwane wzmocnienie pokarmowe nie następuje, a mając wytworzony ruch, który w pewnych warunkach chroni przed przykrością, wykonywa ten ruch i w innych warunkach, grożących nastąpieniem owej przykrości.

Należy jeszcze uzupełnić naszkicowany tu obraz dodając, co się dzieje, gdy nie jeden lecz kilka ruchów znajduje się w danej sytuacji w stanie gotowości do pojawienia się. Występują wówczas oczywiście wszystkie te ruchy, przy czym kolejność ich zależy od tego, który z nich posiada gotowość największą. Zależy to z jednej strony od zespołu działających w danej chwili bodźców, z drugiej — od stopnia wytrenowania poszczególnych ruchów. W przypadku odruchów pokarmowych np., ruch często wywoływany i wzmacniany przez pokarm znajduje się w dużym stopniu gotowości, podczas gdy ruch wywoływany i niewzmacniany traci stopniowo szanse dalszego pojawiania się.

2. Przełączanie ruchowych reakcyj warunkowych w odruchach różnorodnych.

Metodyka. Doświadczenia opisane w dalszym ciągu tej pracy były wykonane przy pomocy metodyki ogólnie przyjętej w badaniach nad odruchami warunkowymi (por. N. A. *Podkopajew* 1926). Eksperymentator był oddzielony od zwierzęcia doświadczalnego ekranem z dykty. Wydzielanie śliny z wyprowadzonego na zewnątrz ujścia gruczołu przyusznego odczytywano na skali (urządzenie *Kupałowa*, 1929) i zapisywano w kroplach na obracającym się walcu. Stosowano przyrząd do wlewania kwasu pomysłu *Krasnogorskiego* (*Podkopajew*, 1926, str. 14, 15). Przyrząd do dmuchania w ucho składał się z rureczki szklanej przyklepianej wewnątrz małżowiny usznej psa, rurki gumowej oraz gruszki gumowej znajdującej się na stole eksperymentatora. Ruchy kończyn przekazywano na walec zmniejszone kilkakrotnie przy pomocy przekładni (por. *Konorski i Miller*, 1936, str. 129).

Dotychczas, badając warunki pojawiania się wyuczonych reakcyj ruchowych, względnie wzajemnego zastępowania jednych reakcyj przez inne zajmowaliśmy się wyłącznie odruchami jednorodnymi: zarówno bodziec wzbudzający jak i ruch przezeń wywoływany należały do jednej grupy odruchów, bądź pokarmowej, bądź określonej obronnej. Powstaje pytanie, czy własność przełączania obejmuje również odruchy różnorodne, tj. czy bodziec wzbudzający, związany z określoną grupą odruchów, np. pokarmowych ma własność wywoływania wyłącznie ruchów pokarmowych, czy też może on wywoływać również i ruchy związane z innym bodźcem bezwarunkowym, np. ruchy obronne. Innymi słowy, czy poszczególne grupy odruchów tworzą całkowicie zamknięte „kasty” i ewentualna wymiana reakcyj może się odbywać jedynie *wewnątrz* nich, czy też wytworzone ruchy tak samo nie są specyficznie związane z bodźcami bezwarunkowymi, przy pomocy których powstały, jak nie są związane (jak widzieliśmy) z bodźcami, na które zostały wytworzone.

a) Przełączanie w zakresie odruchów różnorodnych pokrewnych.

Z najprostszym przypadkiem przełączania w zakresie odruchów różnorodnych mamy do czynienia wówczas, gdy obydwie odruchy oparte są na różnych bodźcach bezwarunkowych, ale oba te bodźce są bądź dodatnie, bądź ujemne.

Doświadczenie, wykonane na odruchach obronnych, przedstawia się jak następuje.

Pies „Czarny”. Psu temu wytworzono odruch warunkowy zwykły (I typu) wzmacniając ton przez wlewanie kwasu do py-

ska. Reakcja warunkowa polegała na wydzielaniu śliny, młaskaniu oraz ogólnych, niezbyt silnych ruchach obronnych. Gdy odruch ten był dostatecznie wyrobiony, przystąpiono do nowej serii doświadczeń: wzmacniano dzwonek przez dmuchanie w ucho — bodziec, wywołujący silną reakcję obronną w postaci

„Czarny” 5.III.37, h. 14.10 Nr. 207.

Psu założono: balonik do śliny, rurkę do dmuchania w ucho, opaskę na przednią lewą nogę.

L'animal fut muni d'une capsule salivare, du tube pour insouffler l'air dans l'oreille et d'une jarrettière sur la patte antérieure gauche.

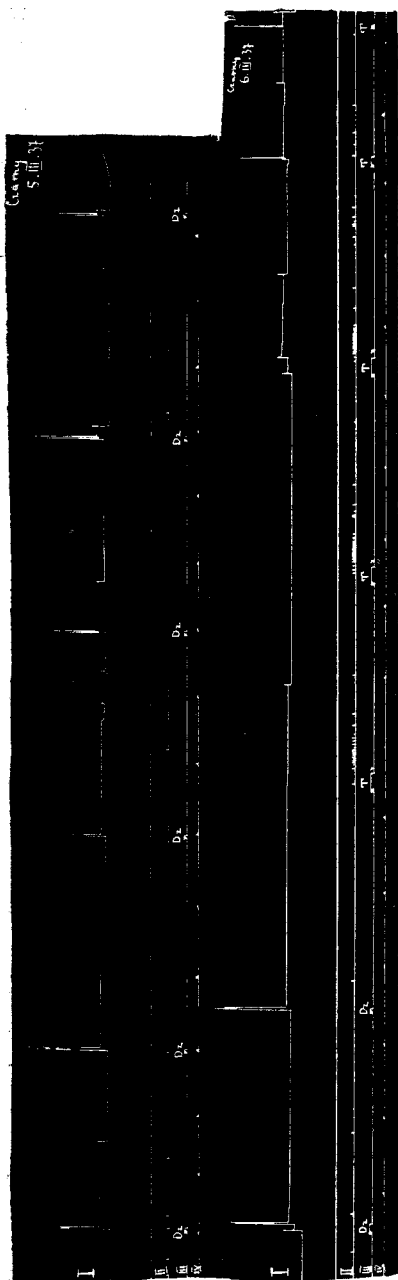
Min. dośw. Min. de l'exp-cc	Bodziec warunkowy Stimulus conditionnel	Czas trwania bodźca Durée du stimulus	Wydzielanie śliny w Sécrétion salivaire en 0.01 cm ³	Ruchy przedniej łapy lewej Mouvements de la patte antérieure gauche	Wzmocnienie Renforcement	Uwagi Remarques
1'	Dzwonek Sonnerie	5"	0	++	—	W ciągu całego doświadczenia pies zupełnie spokojny. <i>L'animal est calme pendant toute la durée de l'expérience.</i>
4'	"	4"	0	++	—	
7'	"	3"	0	++	—	
10'	"	3"	0	++	—	
13'	"	5"	0	++	—	
16½'	"	4"	0	++	—	

„Czarny” 6.III.37, h. 13.45 Nr. 208.

Założono: balonik do śliny, rurkę do dmuchania w ucho, przyrząd do wlewania kwasu, opaskę na przednią lewą nogę.

L'animal fut muni d'une capsule salivare, du tube pour insouffler l'air dans l'oreille, de l'appareil pour l'introduction d'acide et d'une jarrettière sur la patte antérieure gauche.

1'	Dzwonek Sonnerie	8"	0	++	—	Na ton reakcja ruchowa nieokreślona. <i>Au ton une réaction motrice indéterminée</i>
4'	"	5"	0	+	—	
7'	Ton—ton	15"	3	—	kwas acide	
10'	"	15"	15	—	"	Na ton—młaskanie i nieznaczne ruchy nogi <i>Au ton mouvements de la langue</i>
13'	"	15"	9	±	"	
16'	"	7"	5	++	—	
18'	"	3"	0	++	—	



Rys. 1. Pojawianie się ruchów obronnych, wytworzonych przy pomocy dmuchania w ucho, na bodziec warunkowy kwasowy.

a) Doświadczenie poprzedzające, w którym pies na dzwonek, będący bodźcem warunkowym dmuchania w ucho, za każdym razem podnosi lewą przednią nogę. Wzmocnienie oczywiście nie jest stosowane.

b) Po dwukrotnym zastosowaniu dzwonka zaczynamy stosować ton, wzmacniany przez wlewanie kwasu do pyska. W miarę narastania na ton reakcji warunkowej kwasowej zaczynają się na ten bodziec pojawiać ruchy lewej przedniej nogi.

I — ruchy lewej przedniej nogi,
 II — wydzielanie śliny w kroplach,
 III — bodźce warunkowe,
 IV — czas w minutach,
 Dz — dzwonek, T — ton.

Fig. 1. L'apparition au stimulus conditionnel de l'acide des mouvements de défense qui ont été formés à l'aide du souffle d'air dans l'oreille.

a) L'expérience qui précède celle de l'épreuve. Le chien lève la patte antérieure gauche à chaque coup de sonnerie qui constitue le stimulus conditionnel annonçant le souffle d'air dans l'oreille. Pas de renforcement.

b) Après avoir appliqué à deux reprises la sonnerie on fait marcher le ton musical que l'on renforce par l'introduction d'acide dans la bouche. Au fur et à mesure du développement de la réaction conditionnelle à l'acide le ton commence à déclencher les mouvements de la patte antérieure gauche.

I — Mouvements de la patte antérieure gauche,
 II — salive sécrétée, en gouttes,
 III — stimuli conditionnels,
 IV — temps en minutes,
 Dz — sonnerie, T — ton musical.

otrząsania się i ogólnego niepokoju, a następnie zaczęto od czasu do czasu na dzwonek podnosić psu przednią lewą nogę i wówczas dmuchania do ucha nie stosowano. Wkrótce wytworzył się w ten sposób odruch warunkowy obronny II typu, tj. pies zaczął na dzwonek stale podnosić samoistnie nogę unikając przez to dmuchania. Gdy odruch ten był zupełnie wykształcony, wykonano szereg doświadczeń właściwych, polegających na wypróbowaniu sygnału wlewania kwasu — tonu.

Przytaczamy protokół pierwszego z takich doświadczeń, poprzedzony protokołem doświadczenia zwykłego (str. 18). Zapisy obu tych doświadczeń na walcu są przedstawione na rys. 1.

Sens ostatniego doświadczenia jest wyraźny. Ton zastosowany po raz pierwszy po długiej przerwie wywołuje reakcję nieokreśloną. W miarę powtarzania nabiera coraz wyraźniej cech bodźca warunkowego kwasowego i jednocześnie zaczyna wywoływać ruchy przedniej lewej nogi. Doświadczenia analogiczne, wykonane na innych psach dały wyniki podobne.

Tak więc, bodziec wzbudzający związany z jednym odruchem obronnym może wywoływać ruch wchodzący w zakres innego odruchu obronnego. Należy uważać za bardzo prawdopodobne, że takie same stosunki istnieją również między odruchami różnorodnymi, opartymi na różnych bodźcach *dodatnich*, tj. że ruch, wytworzony przy pomocy wzmacniania pokarmowego, mógłby być przez zwierzę „użyty” w związku np. z bodźcami seksualnymi.

b) *Przełączanie w zakresie odruchów pokarmowych i obronnych przy szybkich przejściach od jednych do drugich.*

Przystępujemy obecnie do rozważenia zagadnienia: czy i w jakich warunkach może się odbywać wymiana między reakcjami odruchów warunkowych II typu pokarmowych i obronnych.

Pierwsze doświadczenia na ten temat wykonane na psie „Nordzie” (w laboratorium *Pawłowa*) miały przebieg następujący (*Konorski i Miller 1936*, str. 242 i nast.). Pies, o którym mowa, miał wytworzony, między innymi, pokarmowy odruch warunkowy II typu, którego reakcją było podniesienie tylnej prawej nogi

na szum, oraz obronny (kwasowy) odruch warunkowy II typu którego reakcja polegała na podniesieniu przedniej prawej nogi na bulgotanie. W czasie pracy nad każdym z tych odruchów opaska znajdowała się na właściwej nodze. Następnie przystąpiono do prób na przełączanie. Okazało się, że gdy opaska znajdowała się na jednej tylko nodze pies podnosił przeważnie tę nogę zarówno na bodziec pokarmowy jak i obronny; przełączanie zachodziło więc tak samo, jak w przypadku odruchów jednorodnych, było może cokolwiek mniej wyraźnie zaznaczone. Kiedy jednak opaski znajdowały się na obu nogach — „pokarmowej” i „obronnej”, wówczas wyszły na jaw następujące złożone stosunki: zasadniczo pies reagował na bodźce we właściwy sposób (a więc inaczej niż przy odruchach jednorodnych, kiedy na dany bodziec pojawiają się oba ruchy), tj. na bodziec pokarmowy wykonywał wyłącznie ruch pokarmowy, na bodziec obronny wyłącznie ruch obronny. Kiedy jednak bodziec pokarmowy następował po szeregu bodźców obronnych, wówczas przede wszystkim pojawiał się nań ruch obronny, a potem dopiero pokarmowy, przy tym ślinowa reakcja pokarmowa była zmniejszona; na odwrót, gdy bodziec obronny zjawiał się bezpośrednio po bodźcach pokarmowych, wywoływał on ślinową reakcję o charakterze pokarmowym i ruch pokarmowy, ustępujący następnie miejsca ruchowi obronnemu.

Jak należało interpretować powyższe fakty? Było rzeczą jasną, że choć zjawiska przełączania występowały w nich wyraźnie, mechanizm ich był nieco inny, niż ten, którego oczekiwano. Zachowanie się reakcji ślinowej świadczyło o tym, że po zastosowaniu bodźców pokarmowych pozostaje w dalszym ciągu wzmoczenie pobudliwości ośrodka pokarmowego, wskutek czego zastosowany na jego tle bodziec obronny staje się w pierwszej chwili pokarmowym (wywołuje wydzielanie pokarmowej śliny) i w związku z tym wyzwala też ruch pokarmowy. Na odwrót, kilkakrotne zastosowanie bodźca obronnego stwarza stan wzmoczonej pobudliwości w ośrodku obronnym, wskutek czego zastosowany następnie bodziec pokarmowy daje w pierwszej chwili reakcję obronną. Widzimy więc, że w warunkach naszych doświadczeń mieliśmy do czynienia przede wszystkim z częściowym przełączaniem reakcyj warunkowych I typu (analogicznie do faktów, które obserwowali *Konradi, Maiorow* i in. — Cz. I, p. 6), a przełączanie ruchów było jedynie zjawiskiem wtórnym.

Doświadczenia analogiczne do wyżej opisanych zostały wykonane ostatnio na dwóch innych psach i rzuciły na całą tę sprawę dodatkowe światło.

„Czarny”, o którym wspominaliśmy wyżej, miał wytworzone pokarmowe odruchy warunkowe I typu na metronom, zapalenie lampki i bodziec dotykowy, pokarmowy odruch warunkowy II typu, którego efektem było ponoszenie tylnej prawej nogi na bulgotanie oraz obronny odruch warunkowy II typu (wytworzony przy pomocy dmuchania w ucho), którego efektem było podnoszenie przedniej lewej nogi na dzwonek (por. narys a na rys. 1). Po szeregu doświadczeń, w których stosowano wyłącznie bodźce pokarmowe, dano wśród nich bodziec obronny — dzwonek.

Oto protokół takiego doświadczenia.

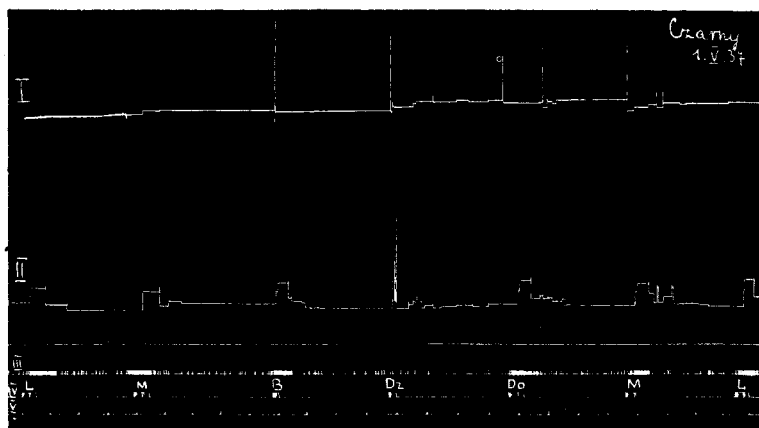
„Czarny” 1.V.37, h. 16.30 Nr. 248.

Psu założono balonik do śliny, przyrząd do bodźców dotykowych oraz opaski na przednią lewą nogę i tylną prawą nogę.

L'animal fut muni d'une capsule salivare, d'appareil pour les stimuli tactiles et des jarretières sur les pattes antérieure gauche et postérieure droite.

Min. dośw. <i>Min. de l'exp-cc</i>	Bodziec warunkowy <i>Stimulus conditionnel</i>	Czas trwania bodźca <i>Durée du stimulus</i>	Wydzielanie śliny w <i>Salive sécrétée en 0.01 cm³</i>	Ruchy tylnej nogi <i>Mouvements de la patte postérieure</i>	Ruchy przedniej nogi <i>Mouvements de la patte antérieure</i>	Wzmocnienie <i>Renforcement</i>	Uwagi <i>Remarques</i>
1'	Lampka <i>Lampe</i>	15"	16	—	—	Pokarm <i>Nourriture</i>	Na 4 sek. dzwonka otrząsa się <i>Secoue la tête à la 4 sec.</i>
5'	Metronom <i>Métronome</i>	15"	35	—	—	"	
10'	Bulgotanie <i>Glouglou</i>	2"	0	1"	—	"	
14'	Dzwonek <i>Sonnerie</i>	13"	8	3"	7" 10" 13"	—	
18'	Dotyk <i>Pression tactile</i>	15"	33	—	—	Pokarm <i>Nourriture</i>	
22'	Metronom <i>Métronome</i>	15"	25	1"	—	"	
26'	Lampka <i>Lampe</i>	15"	26	—	—	"	

UWAGI: w rubryce piątej i szóstej podano sekundy działania bodźca, w których pies podniósł nogę — *Dans les colonnes V et VI on a marqué les secondes d'application du stimulus auxquelles le mouvement de la patte a eu lieu.*



Rys. 2. Bodziec warunkowy reakcji obronnej zastosowany na tle pokarmowym wywołuje przede wszystkim ruch pokarmowy.

- I — podniesienie tylnej prawej nogi (ruchy pokarmowe),
 II — podniesienie przedniej lewej nogi (ruchy obronne),
 III — wydzielanie śliny, w kroplach,
 IV — bodźce warunkowe (chwila wzmocnienia oznaczona jest kreską pionową),
 V — czas w minutach.
 Lampka (L), metronom (M) i dotyk (Do) — pokarmowe bodźce warunkowe I typu.
 Bulgotanie (B) — pokarmowy bodziec warunkowy II typu.
 Dzwonek (Dz) — obronny bodziec warunkowy II typu.

Zastosowany na czwartym miejscu dzwonek wywołuje najpierw ruch tylnej nogi (pokarmowy), potem trzy kolejno coraz wyższe ruchy przedniej nogi (obronne).

Prostokątne załamania na krzywych ruchów nogi (szczególniej widoczne na krzywej II) są spowodowane przesuwaniem się psa na stojaku.

Fig. 2. Le stimulus conditionnel de la réaction de défense déclanche en premier lieu le mouvement alimentaire s'il est appliqué sur un fond alimentaire.

- I — mouvement de la patte postérieure droite (mouvement alimentaire).
 II — mouvement de la patte antérieure gauche (mouvement de défense),
 III — salive sécrétée, en gouttes,
 IV — stimulus conditionnel (le moment de renforcement est indiqué par une encoche),
 V — temps en minutes.
 L — lampe, M — métronome, Do — pression tactile — stimuli conditionnels alimentaires du I type.
 B — glouglou stimulus conditionnels alimentaire du II type.
 Dz — sonnerie — stimulus conditionnel de défense du II type.

La sonnerie appliquée quatrième dans cette expérience provoque d'abord le mouvement de la patte postérieure (alimentaire), ensuite trois mouvements consécutifs de plus en plus forts de la patte antérieure (de défense).

Les encoches rectangulaires sur les courbes de mouvement des pattes (particulièrement nombreuses sur la courbe II) sont dues aux déplacements du chien sur le plancher du support.

Narys tego doświadczenia przedstawiony jest na rys. 2.

Jak widać z protokołu i z narysu dzwonek zastosowany po bodźcach obronnych wywołał przede wszystkim podniesienie tylnej nogi i wydzielenie 8 podziałek śliny, a więc reakcję całkowicie pokarmową. Następnie dopiero pojawia się reakcja obronna, pies otrząsa się, cofa i podnosi trzy razy, coraz wyżej, przednią lewą nogę. W dalszym ciągu doświadczenia pojawiło się pewne podniecenie ruchowe, które wyraziło się w tym, że pies podnosił tylną nogę w przerwach oraz na metronom — bodziec warunkowy odruchu I typu. Jak widzimy, wynik doświadczenia był zupełnie ten sam, co u „Norda”. W doświadczeniu symetrycznym natomiast, w którym po kilku bodźcach obronnych zastosowano bodziec pokarmowy — bulgotanie, zamiana ruchu nie wystąpiła: pies podniósł od razu „prawidłową” nogę — tylną.

Zupełnie inny przebieg miały analogiczne doświadczenia wykonane na trzecim psie — „Rexie”. Pies ten miał wytworzone obok kilku pokarmowych odruchów warunkowych I typu, pokarmowy odruch warunkowy II typu na dzwonek, którego reakcja polegała na podnoszeniu przedniej prawej nogi i uderzaniu nią o znajdującą się przed psem deseczkę, oraz obronny odruch warunkowy II typu na ton, polegający na podnoszeniu tylnej prawej nogi, przez co pies unikał dmuchania w ucho. Gdy oba te odruchy były należycie wykształcone, próbowano *wielokrotnie* przez stosowanie ich w tych samych doświadczeniach, na przemian, w różnych kolejnościach wywołać u psa zamianę ruchów pokarmowego na obronny, względnie na odwrót. Nie udało się to jednak ani razu. Pies „nie mylił się” nigdy, reagował zawsze precyzyjnie we właściwy sposób, wykazując na ton reakcję wyłącznie obronną i podnosząc tylną nogę, na dzwonek dając reakcję czysto pokarmową i podnosząc tylko przednią nogę. Nawet wówczas, gdy dzwonek był zastosowany w minutę po tonie, a ton, uprzednio dany był wzmocniony przez dmuchanie w ucho, co wzmogło jeszcze „tło obronne”, ani wówczas, gdy wielokrotnie w jednym doświadczeniu przeplatano obydwa bodźce, nie udało się psa „zmusić”, aby podniósł nogę „nieprawidłową”. Dla ilustracji przytaczamy protokół jednego z doświadczeń (str. 25).

W jednym jedynym doświadczeniu wystąpiła u „Rexa” wymiana ruchów i na ton zastosowany po dzwonku wykonał on ruch przednią nogą; było to wówczas, gdy otrzymał przed do-

„Rex” 28.IX.36, h. 26.50 Nr. 227.

Psu założono: balonik do śliny, przyrząd do dmuchania w ucho, przyrząd do bodźców dotykowych, opaski na przednią i tylną prawą nogę.

L'animal fut muni d'une capsule salivaire, de l'appareil pour insuffler l'air dans l'oreille, de l'appareil pour stimulation tactile et des jarrettières sur les pattes droites, antérieure et postérieure.

Min. dośw. Min. de l'exp-ec	Bodziec warunkowy Stimulus conditionnel	Czas trwania bodźca Durée du stimulus	Wydzie- lanie śliny w Salive sérétée en 0.01 cm ³	Ruchy przedniej nogi Mouve- ments de la patte antérieure	Ruchy tylnej nogi Mouve- ments de la patte postérieure	Wzmocnie- nie Renforce- ment
2'	Metronom <i>Métronome</i>	15"	13	1 raz fois	—	Pokarm <i>Nourriture</i>
6'	Dzwonek <i>Sonnerie</i>	15"	34	4 razy fois	—	Pokarm <i>Nourriture</i>
10'	Dotyk <i>Pression tactile</i>	15"	26	—	—	Pokarm <i>Nourriture</i>
14 ¹ / ₂ '	Dzwonek <i>Sonnerie</i>	15"	31	6 razy fois	—	Pokarm <i>Nourriture</i>
18'	Ton <i>Ton</i>	5"	5	—	2 razy fois	—
20'	Ton <i>Ton</i>	7"	0	—	3 razy fois	—
22 ¹ / ₂ '	Ton <i>Ton</i>	3"	0	—	1 raz fois	—
24 ¹ / ₂ '	Dzwonek <i>Sonnerie</i>	15"	24	5 razy fois	—	Pokarm <i>Nourriture</i>

świadczeniem per rectum 200 cm³ 24% roztworu alkoholu etylowego.

Jak widzimy zatem, zamiana ruchów pokarmowych na obronne i na odwrót w warunkach przytoczonych tutaj doświadczeń bynajmniej nie jest zjawiskiem stałym i powszechnym i zależy w znacznej mierze od typu układu nerwowego danego zwierzęcia. W ostatnich latach życia *Pawłow* podkreślał, że ważne znaczenie dla charakterystyki zwierząt doświadczalnych posiada własność, którą nazwał on *zwrotnością* (podwizność) procesów nerwowych (*Pawłow*, 1935). Chodzi tutaj o to, jak wielkie działanie następcze pozostawiają po sobie ośrodkowe procesy nerwowe i z jaką łatwością jedno z nich ustępuje miejsca innym. Wydaje się, że właśnie ta strona działalności nerwowej posiada w naszym przypadku duże znaczenie. U „Norda” procesy nerwowe odznaczały się stosunkowo małą zwrotnością i dużą inercją: zadziaływanie bodźca pokarmowego czy obronnego pozostawiało po sobie długotrwałe ślady, wskutek czego zastosowany

następnie bodziec wzbudzający, należący do innej grupy odruchów, wywoływał ruch określony przez owe ślady, na tle których zadziałał. U „Rexa” natomiast procesy nerwowe posiadały dużą zwrotność, przejścia od bodźców pokarmowych do obronnych i na odwrót odbywały się łatwo, stąd precyzyjność w pracy (zakłócona jedynie upojeniem alkoholowym) i brak „fałszywych” reakcyj. „Czarny” zajmował miejsce pośrednie.

c) Pojawianie się na bodźce pokarmowe ruchów obronnych, nie spowodowane przez inercję procesów nerwowych.

Pytanie postawione na początku tego rozdziału brzmiało: czy reakcja warunkowa II typu jest, czy też nie jest specyficznie związana z pobudzeniem bezwarunkowym, przy pomocy którego została wytworzona, względnie, dodajmy, z grupą bodźców bezwarunkowych dodatnich lub ujemnych. Dane przytoczone w poprzednim podrozdziale nie dają na to pytanie żadnej odpowiedzi. Pomimo że w doświadczeniach z „Nordem” i „Czarnym” zamiany ruchów obronnych na pokarmowe, względnie na odwrót istotnie miały miejsce, fakty te nie mają nic wspólnego z poruszonym przed chwilą pytaniem. Okazało się bowiem, że wśród czynników określających, jaki ruch znajduje się w danej chwili w stanie gotowości do pojawienia się, ważną rolę odgrywa „tło bezwarunkowe”, tj. nastawienie pokarmowe względnie obronne zwierzęcia, że trwa ono u niektórych osobników (o typie inercyjnym) znacznie dłużej, niż bodźce, które je spowodowały, i że bodziec wzbudzający, należący nawet do innej grupy odruchów może wskutek tego wywołać w pierwszej chwili ruch określony tłem, na które pada. W ten sposób specyficzność obronna względnie pokarmowa danego ruchu nie zostaje oczywiście bynajmniej naruszona.

Doświadczenia opisane w poprzednim podrozdziale wskazują raczej, iż między bodźcami pokarmowymi a ruchem pokarmowym i między bodźcami obronnymi a ruchem obronnym istnieje dość mocny związek; związek, który mógł być zakłócony, jak dotychczas widzieliśmy, jedynie przez współistnienie różnorodnych pobudzeń bezwarunkowych. Liczne inne doświadczenia, wykonane w ciągu niniejszej pracy, potwierdzają całkowicie istnienie tego związku. Tak np. na wszystkich naszych psach mieliśmy możność przekonać się, że kilkakrotne zastosowanie pokarmowe-

go bodźca warunkowego I typu bez wzmocnienia (co, jak wiemy, czyni z tego bodźca czynnik wzbudzający) powoduje pojawienie się wyłącznie ruchów pokarmowych (a nie obronnych). Podobnie, zastosowanie bodźca warunkowego reakcji obronnej wywoływało zawsze ruchy obronne. (Odpowiednie przykłady będą przytoczone później). Innymi słowy, nastawienie pokarmowe względnie obronne zwierzęcia wpływa na wybór ruchów, które to zwierzę, dzięki indywidualnemu kształceniu, ma do dyspozycji, wynik doświadczalny, który zgadza się całkowicie z teoretycznymi rozważaniami prof. *Mazurkiewicza* (por. *Mazurkiewicz*, 1933, 1937)³⁾. Ścisła zależność rodzaju wykonywanych ruchów od rodzaju pobudzenia podkorowego nie ulega zatem najmniejszej wątpliwości; pozostaje jedynie pytanie, jak daleko ta zależność sięga: czy rodzaj pobudzenia podkorowego jest jedynym czynnikiem, decydującym, jakie ruchy mogą się pojawić, czy tylko czynnikiem bardzo ważnym.

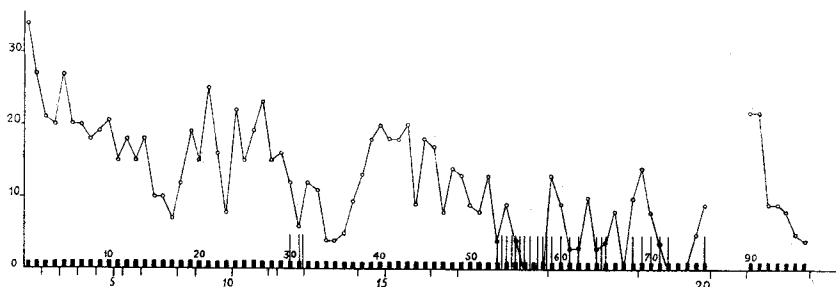
Aby sprawdzić przede wszystkim, czy bodziec pokarmowy (działając na tle wyłącznie pokarmowym) może spowodować pojawienie się ruchów obronnych, poddawano dany bodziec warunkowy długotrwałemu i bardzo intensywnemu hamowaniu, mianowicie gaszeniu. Doświadczenia tego rodzaju przeprowadzono na „Czarnym” i „Rexie”.

W okresie opisywanej obecnie serii doświadczeń „Czarny” miał wytworzone pokarmowe odruchy warunkowe I typu na metronom, bodziec dotykowy i zapalenie się lampki oraz obronny odruch warunkowy II typu, polegający na podnoszeniu przedniej lewej nogi na dzwonek. (Odruch warunkowy pokarmowy II typu na bulgotanie, o którym wyżej wspomiano, nie był jeszcze wtedy wytworzony). Doświadczenia, o których mowa, polegały na tym, że w ciągu szeregu seansów stosowano, obok wzmacnianych przez pokarm bodźców warunkowych — dotykowego i lampki, niewzmacniany przez pokarm metronom. Ogółem metronom był powtarzany w ciągu dnia od dwóch do dziesięciu razy. We wszystkich doświadczeniach na lewej przedniej nodze psa znajdowała się opaska, połączona z przyrządem rejestracyjnym.

³⁾ Warto zauważyć, że o ile *Mazurkiewicz* mówi jedynie o wyborze, pod wpływem nastawienia podkorowego, bodźców, na które osobnik reaguje (1937, str. 72), tutaj mamy do czynienia z wyborem, pod wpływem tegoż nastawienia, nauczonych ruchów „dowolnych”.

Rys. 3 przedstawia sumarycznie w postaci uproszczonej wyciągi z odpowiednich protokołów.

Całą tę serię doświadczeń można podzielić na trzy fazy. W pierwszej, która obejmuje 17 seansów doświadczalnych, sto-



Rys. 3. Gaszenie pokarmowego odruchu warunkowego na metronom. Ogólny przebieg doświadczeń. Pies „Czarny”, seria 14.I.37—27.II.37.

Na osi odciętych oznaczone są w postaci niskich słupków kolejne zastosowania niewzmacnianego przez pokarm metronomu. Liczby umieszczone bezpośrednio nad słupkami (co dziesięć słupków) wyrażają numery zastosowanych w ten sposób metronomów. Poszczególne doświadczenia oddzielone są kreskami pionowymi, idącymi w dół osi odciętych. Liczby umieszczone poniżej tej osi wyrażają numery doświadczeń tej serii. Wyrastające z niskich słupków słupki wysokie oznaczają, że na dany metronom pies przynajmniej jeden raz podniósł przednią lewą nogę (ruch obronny). Słupki wysokie umieszczone między słupkami niskimi oznaczają, że w danej przerwie między dwoma zastosowaniami metronomu pies przynajmniej jeden raz wykonał wspomniany ruch nogi.

Na osi rzędnych warunkowe wydzielanie śliny na metronom w 0.01 cm³ (kółka puste).

Fig. 3. Extinction d'un reflexe conditionnel alimentaire au métronome. La marche générale des expériences. „Czarny” Série de 14.I.37 à 27.II.37.

En abscisses les applications successives du métronome non renforcé sont représentées en rectangles noirs. Les nombres placés au-dessus indiquent les numéros d'ordre du métronome appliqué. Les différentes expériences sont séparées par de petits traits verticaux au-dessous de l'axe des abscisses. Les chiffres correspondants indiquent le numéro d'ordre de l'expérience de cette série.

Les traits verticaux qui surmontent les rectangles noirs indiquent que l'animal a levé la patte au son du métronome. (Mouvement de défense). Les traits analogues entre les rectangles indiquent que le chien soulevait la patte au moins une fois dans l'intervalle entre les applications correspondantes du métronome.

En ordonnées l'amplitude de la réaction conditionnelle en salivaire en 0.01 de cc. (Cercles creux).

sowano metronom niewzmacniany przez pokarm po parę razy dziennie, wśród innych bodźców warunkowych. Jak widać na rysunku, krzywa wydzielania śliny na metronom stopniowo się obniża, do zera jednak nie dochodzi, co tłumaczy się tym, że metronom był bodźcem warunkowym bardzo dobrze utrwalonym, oraz, że „Czarny” był typem pobudliwym i procesy pobu-

dzenia miały u niego przewagę nad procesami hamowania. Co się tyczy zachowania ruchowego, pies w ciągu tych doświadczeń był to mniej, to znów bardziej niespokojny, lecz lewej przedniej nogi nie podnosił zupełnie. (Przebieg typowego doświadczenia tej fazy przedstawiony jest na rys. 4, narys 1). Wyjątek stanowi 13-te doświadczenie, gdzie ruchy te pojawiają się zarówno na metronom, jak w przerwach. Ponieważ jednak w następnych doświadczeniach ruchy te więcej nie występują trudno dokładnie ustalić, jaka była ich przyczyna.

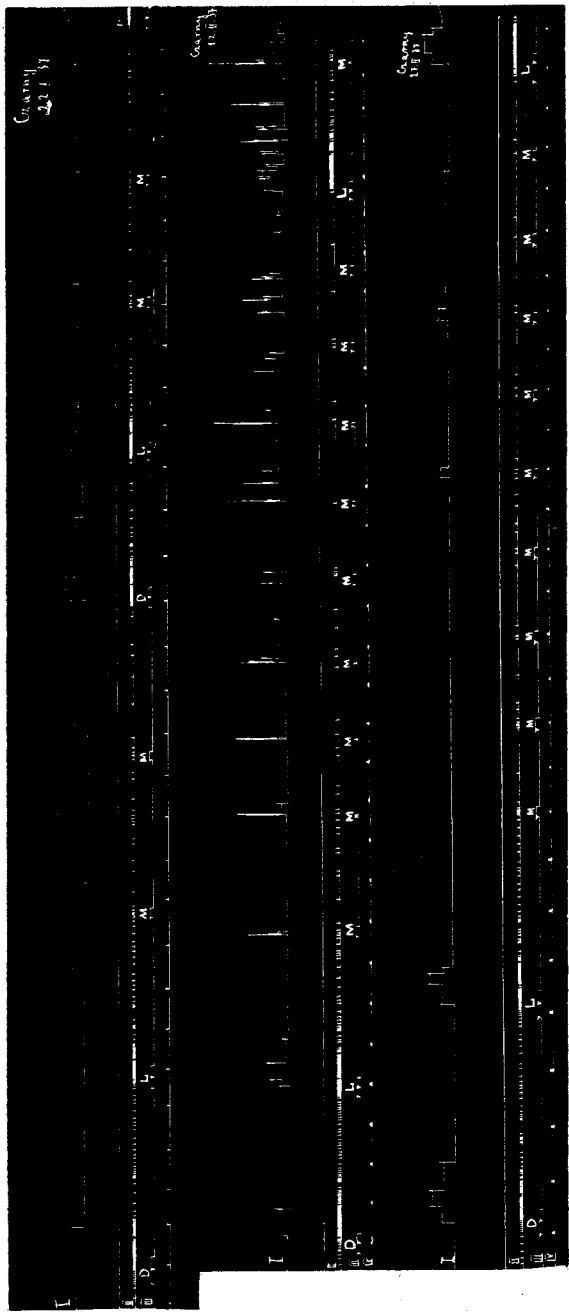
Ponieważ w ciągu 17 dni doświadczalnych, mimo zastosowania około 50 razy metronomu bez wzmocnienia, ruchy przedniej lewej nogi w zasadzie nie pojawiały się, powstało przypuszczenie, że ruchów obronnych w ogóle tą drogą wywołać się nie udaje. Przypuszczenie to zdawało się tym prawdopodobniejsze, iż, jak wiedzieliśmy, ruchy pokarmowe pojawiają się przy gaszeniu odruchu warunkowego niemal od razu, przy pierwszych niewzmocnieniach bodźca warunkowego (por. np. *Konorski i Miller 1936*, str. 171).

Począwszy od 18-go dnia doświadczalnego zaczynamy stosować metronom wiele razy z rzędu, tj. zaczynamy go gasić w sposób ostry. Jak widać z rys. 3, krzywa ślinowa opada bardziej stromo i jednocześnie zarówno podczas działania metronomu, jak i w przerwach zaczynają się pojawiać ruchy przedniej lewej nogi. Doświadczenie typowe tej fazy jest przedstawione na rys. 4, narys. 2.

Powstało zagadnienie, czy pojawienie się ruchów obronnych na metronom było spowodowane jedynie przez zmianę gaszenia powolnego metronomu przez gaszenie ostre, czy też zamiana ta odegrała tylko rolę czynnika przyspieszającego, tj. dawny bieg doświadczeń doprowadziłby również koniec końcem do tego samego wyniku. Na pytanie to nie umiemy odpowiedzieć. Sprawa ta będzie poruszona w dyskusji.

Wyzwolone pod wpływem gaszenia metronomu ruchy przedniej lewej nogi pojawiały się tylko w ciągu kilku dni, potem stały się one rzadsze i wreszcie znikły całkowicie (rys. 4 narys 3).

Streszczając wyniki opisanych doświadczeń widzimy, iż systematyczne i *bardzo głębokie* gaszenie pokarmowego bodźca warunkowego doprowadza w końcu do pojawienia się na ten bodziec ruchów obronnych; dzieje się to jednak w fazie zupełnie różnej od tej, w której zwykły się pojawiać ruchy pokarmowe.



Rys. 4.

Rys. 4. Głębokie gaszenie pokarmowego odruchu warunkowego. Trzy charakterystyczne doświadczenia.

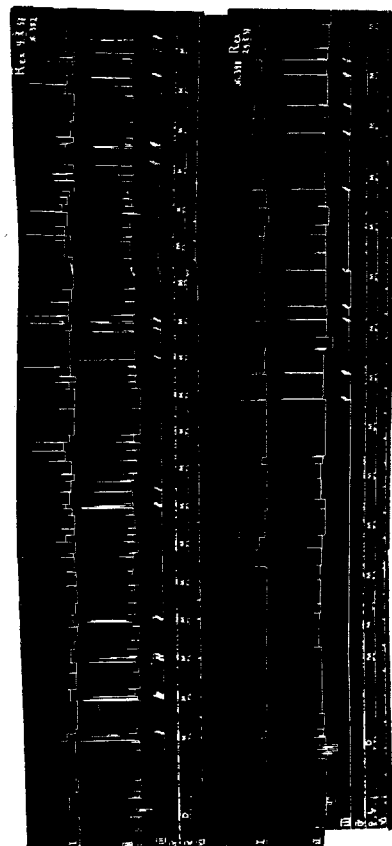
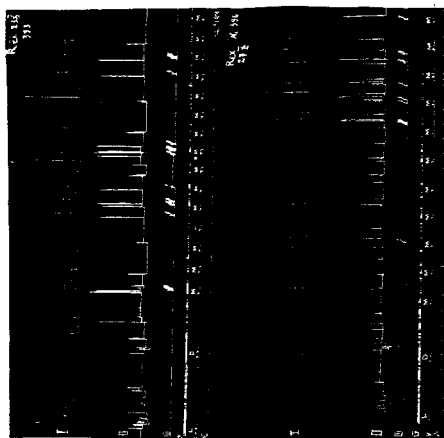
- I — ruchy przedniej lewej nogi,
 II — wydzielanie śliny, w kroplach,
 III — bodźce warunkowe (chwila wzmocnienia oznaczona jest kreską pionową),
 IV — czas w minutach.
 L — lampka, D — dotyk, M — metronom; są to pokarmowe bodźce warunkowe; metronom nie jest wzmacniany przez pokarm.
1. Początkowa faza gaszenia (8-y dzień): pies zachowuje się spokojnie.
 2. Dalsza faza gaszenia (19-ty dzień): na metronom pies prawie za każdym razem podnosi przednią lewą nogę (ruch obronny); podniesienia zjawiają się również w przerwach.
 3. Faza końcowa (25-ty dzień): pies znów zachowuje się spokojnie.
- Prostokątne załamania na krzywej ruchów są spowodowane przesuwaniem się psa na stojaku.

Fig. 4. *L'extinction profonde d'un reflexe conditionnel alimentaire. Trois expériences caractéristiques.*

- I — mouvements de la patte antérieure gauche,
 II — salive sécrétée, en gouttes,
 III — stimuli conditionnels (le moment de renforcement est indiqué par une encoche),
 IV — temps en minutes.
 L — lampe, D — pression tactile, M — métronome; ce sont des stimuli conditionnels alimentaires, le métronome n'est pas renforcé.
1. Phase initiale de l'extinction (huitième journée). L'animal est calme.
 2. Phase plus tardive de l'extinction (dix-neuvième journée). L'animal lève la patte antérieure gauche presque chaque fois que l'on fait agir le métronome (mouvement de défense). Les mouvements de la patte apparaissent aussi dans les intervalles entre les stimuli.
 3. Phase terminale (vingt-cinquième journée). L'animal est de nouveau calme.
- Les encoches rectangulaires sur la courbe des mouvements sont dues aux déplacements du chien sur le plancher du support.

O ile bowiem te ostatnie występują głównie, w ogromnej ilości na samym początku hamowania bodźca warunkowego i w miarę pogłębiania tego procesu stają się coraz rzadsze, ruchy obronne zjawiają się dopiero w okresie późnym, kiedy ugaszenie odruchu warunkowego sądząc według ilości wydzielanej śliny jest całkowite.

Następna seria doświadczeń tego samego typu została wykonana na „Rexie”. Doświadczenia polegały na tym, że po jednym lub dwóch wzmocnionych przez pokarm zwykłych bodźcach warunkowych (bodźcu dotykowym i lampce) następował długi szereg (16 do 20 powtórzeń) niewzmacnianych metronomów w odstępach dwu lub jedno-minutowych. Gaszenie odbywało się zatem w sposób bardziej ostry, niż w serii poprzedniej. Doświadczeń takich wykonano pod rząd 17. Ponieważ pies miał wytworzony zarówno ruch pokarmowy (na dzwonek), polegający na



Rys. 5. Głębokie gaszenie pokarmowego odruchu warunkowego. Cztery charakterystyczne doświadczenia.

- I — podniesienia tylnej prawej nogi (ruchy obronne),
- II — podniesienia przedniej prawej nogi,
- III — uderzenia przednią nogą o deseczkę (ruchy pokarmowe),
- IV — wydzielanie śliny, w kropłach,
- V — bodźce warunkowe (wzmocnienie oznaczone jest kreską pionową),
- VI — czas w minutach.

L — lampka, D — dotyk, M — metronom; są to pokarmowe bodźce warunkowe; metronom nie jest wzmacniany przez pokarm.

1. 2-gi dzień gaszenia metronomu. Na początku bodziec ten wywołuje liczne podniesienia przedniej nogi z uderzaniem w deseczkę, zarówno podczas jego trwania jak i zaraz po przerywaniu. W środku doświadczenia następuje względne uspokojenie, pod koniec pojawiają się na nowo ruchy przedniej nogi oraz po raz pierwszy ruchy tylnej.

2. 12-ty dzień gaszenia metronomu. Tylko pierwsze zastosowanie gaszonego bodźca wywołuje liczne ruchy przedniej nogi, potem następuje uspokojenie, nowa fala pobudzenia w postaci ruchów przedniej i tylnej nogi pojawia się w środku doświadczenia.

3. 15-ty dzień gaszenia metronomu. Pierwszej fazy pobudzenia brak, druga występuje najwyraźniej pod koniec doświadczenia.

4. 17-ty dzień gaszenia metronomu. Na początku doświadczenia pies zupełnie spokojny, pobudzenie zjawia się później.

Załamania prostokątne na krzywej I i II każdego narysu oraz nieznaczne ostre wzniesienia są spowodowane przesuwaniem się zwierzęcia, przebieganiem nogami itp. Wysokie ostre wzniesienia oznaczają podniesienia nóg.

Fig. 5. Extinction profonde d'un réflexe conditionnel alimentaire. Quatre expériences caractéristiques.

- I — mouvements de la patte postérieure droite (mouvements de défense),
- II — mouvements de la patte antérieure droite,
- III — pression sur la planchette (mouvements alimentaires),

IV — *salive sécrétée, en gouttes,*

V — *stimuli conditionnels (le moment de renforcement est indiqué par une encoche),*

VI — *temps en minutes.*

L — *Lampe, D — pression dactile, M — métronome; ce sont des stimuli conditionnels alimentaires. Le métronome n'est pas renforcé.*

1. *Deuxième jour d'extinction du métronome. Au début ce stimulus déclanche des levées fréquentes de la patte antérieure accompagnées des pressions sur la planchette. Ceci a lieu pendant l'application du métronome et immédiatement après. Vers le milieu de l'expérience on observe un calme relatif suivi vers la fin d'une recrudescence des mouvements de la patte antérieure et de l'apparition pour la première fois de la levée de la patte postérieure.*

2. *Douzième jour de l'extinction du métronome. La première application du stimulus déclanche de nombreux mouvements de la patte antérieure, ensuite on a une accalmie, suivie vers le milieu de l'expérience d'une nouvelle phase d'excitation qui se traduit par des mouvements des pattes antérieure et postérieure.*

3. *Quinzième jour d'extinction du métronome. La première phase d'excitation manque, la seconde apparaît assez nettement vers la fin de l'expérience.*

4. *Dix-septième jour de l'extinction du métronome. L'animal est très calme au début, l'excitation n'apparaît que plus tard.*

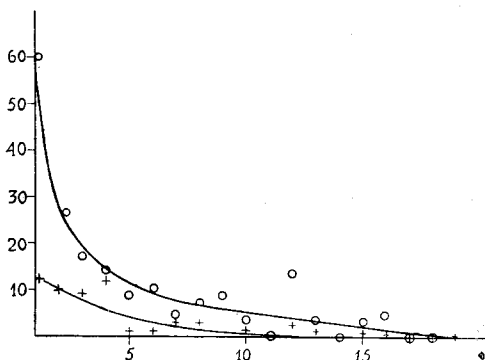
Les encoches rectangulaires et les petites excursions pointues sur les courbes I et II de chaque graphique correspondent aux déplacements de l'animal sur le plancher du support, les grandes excursions pointues correspondent aux levées des pattes.

podnoszeniu przedniej prawej nogi i uderzaniu nią w deseczkę, jak i ruch obronny (na ton), polegający na podnoszeniu prawej tylnej nogi, można było porównywać zachowanie się obydwóch tych ruchów. Toteż doświadczenia te dały bogaty materiał faktyczny. Przedstawiamy go w postaci narysów czterech charakterystycznych doświadczeń — rys. 5.

Narys 1 przedstawia protokół drugiego dnia doświadczeń omawianej serii. Pierwsze zastosowania metronomu bez wzmocnienia wywołują u psa (jak to było do przewidzenia) nadzwyczaj silną reakcję pokarmową. Pies podnosi na metronom niemal bez przerwy przednią prawą nogę i wali nią mocno w znajdującą się przed nim deseczkę patrząc po każdym uderzeniu do miski. Nogi tylnej — obronnej — nie podnosi zupełnie. Począwszy od piątego powtórzenia metronomu pies uspakaja się nieco, reakcja pokarmowa słabnie, ruchy przedniej nogi przestają się pojawiać. Pod koniec doświadczenia fala pobudzenia zjawia się na nowo, pies przy dźwięku metronomu piszczy i wyrzywa się, występują na nowo ruchy przedniej nogi, którym nie towarzyszy już jednak reakcja pokarmowa (pies nie patrzy do miski i śliny

niemal nie wydziela), oprócz tego pojawiają się dość obficie zarówno w przerwach jak i podczas działania metronomu ruchy tylnej nogi. Tak więc ten sam wynik — pojawienie się ruchów obronnych —, który przy gaszeniu chronicznym metronomu u „Czarnego” osiągnięto po wielu dniach, tutaj przy gaszeniu ostrym otrzymano już w drugim dniu (poprzedniego dnia pies podniósł tylną nogę tylko raz jeden, w przerwie, pod koniec doświadczenia). Jednocześnie jednak dowiadujemy się z tego doświadczenia, że wraz z ruchami tylnej nogi pojawiają się na nowo zanikłe już częściowo ruchy przedniej nogi.

W ciągu następnych doświadczeń ogólne zachowanie psa zmienia się stopniowo. Początkowy okres czysto pokarmowego podniecenia zanika, jednocześnie też nadzwyczaj szybko urywa się wydzielanie śliny na metronom (por. zestawienie wydzielania śliny na metronom w pierwszym i przedostatnim do-



Rys. 6. Gaszenie odruchu warunkowego na metronom.
„Rex”, seria 8.X.37 — 29.X.37.

Ślinowe reakcje warunkowe na metronom w pierwszym (kółka) i przedostatnim (krzyżyki) dniu doświadczeń. Na osi odciętych oznaczone są kolejne zastosowania metronomu w danym dniu, na osi rzędnych ilość wydzielanej warunkowo śliny w podziałkach (1 podziałka = 0,01 cm³).

Fig. 6. Extinction du reflexe conditionnel au métronome.
„Rex”, série de 8.X.37 à 29.X.37.

Sécrétion salivaire conditionnelle au métronome au cours de la première (cercles) et de la dernière (croix) journée des expériences. En abscisses — les applications successives du métronome au cours de la journée expérimentale. En ordonnées — la salive sécrétée pendant le reflexe conditionnel, en 0.01 de cc.

świadczeniu tej serii, rys. 6). Pobudzenie ruchowe, polegające na podnoszeniu obu kończyn, przedniej i tylnej, zaczyna się coraz później. Jak gdyby coraz więcej niewzmocnionych przez po-

karm metronomów należało nagromadzić, aby „wytrącić psa z równowagi”. Tak, w 12-tym dniu doświadczeń (narys 2 rys. 5) podniecenie czysto pokarmowe (tj. liczne, silne podniesienia wyłącznie nogi pokarmowej z wydzielaniem śliny i spoglądaniem do miski) wystąpiło tylko przy pierwszym zastosowaniu metronomu, następnie ustąpiło ono miejsca względnemu uspokojeniu (trzy następne metronomy), potem w środku doświadczenia pobudzenie pojawiło się na nowo, w postaci ruchów obu nóg. W 15-tym dniu doświadczeń (narys 3) gros pobudzenia przesuwają się bardziej ku końcowi doświadczenia i przypada dopiero po siódmym zastosowaniu metronomu, chociaż ruchy tylnej nogi pojawiają się od samego początku. Wreszcie w ostatnim doświadczeniu (narys 4) widzimy sytuację wyraźną, zasadniczo różną od tej, z którą mieliśmy do czynienia na początku tej serii. W ciągu pierwszej połowy doświadczenia pies jest zupełnie spokojny, pobudzenie ruchowe zjawia się dopiero w drugiej połowie (por. umieszczone pod sobą narysy 1 i 4).

Dokładniejsze omówienie tej serii doświadczeń odkładamy do dyskusji, tutaj podkreślimy jedynie ważny fakt, że wraz z pojawieniem się w późnym stadium gaszenia odruchu ruchów związanych zasadniczo z bodźcami obronnymi (tj. w tym przypadku ruchów tylnej nogi) następuje też, o czym poprzednio nie wiedzieliśmy, powrotna fala ruchów pokarmowych (w tym przypadku podniesień przedniej nogi z uderzeniem o deseczkę).

Jest rzeczą jasną, że dla zbadania omawianych tu zjawisk najodpowiedniejszą postacią doświadczeń są właśnie doświadczenia z gaszeniem odruchu, gdyż hamowanie bodźca przechodzi w tym przypadku stopniowo i z minimalnymi zakłóceniami przez wszystkie możliwe fazy. Tym nie mniej należało przypuszczać, że ujawnione w powyższych doświadczeniach zjawisko pojawiania się ruchów obronnych przy głębokim ugaszeniu pokarmowego bodźca warunkowego powinno również wystąpić i przy innych rodzajach hamowania wewnętrznego. Przypuszczenie to istotnie się sprawdziło. Zarówno u „Rexa” jak i u „Czarnego” można było stwierdzić, że hamulec różniczkowy — metronom 60 uderzeń na minutę (bodźcem warunkowym był u obu psów metronom 120 uderzeń), który u obu psów był wskutek wielokrotnego stosowania doskonale utrwalaony i żadnych ruchów normalnie już nie wywoływał, przy znacznym przedłużeniu jego trwania, lub przy kilkakrotnym powtórzeniu powodo-

wał pojawienie się ruchów obronnych. Dla przykładu przytaczamy narys z doświadczenia z „Rexem” — rys. 7. Przedłużenie działania metronomu 60 uderzeń do 2-ch minut zamiast normalnych 15 sekund spowodowało trzykrotne podniesienie obronnej nogi.

d) *Pojawianie się na bodźce obronne ruchów pokarmowych, nie spowodowane przez inercję procesów nerwowych.*

Główna seria doświadczeń z tego zakresu została wykonana na „Rexie”. Przypominamy, że u psa tego wytworzono pokarmowe odruchy warunkowe I typu na bodziec dotykowy, lampkę i metronom 120 uderzeń (odróżnicowany od metronomu 60 uderzeń), pokarmowy odruch warunkowy II typu na dzwonek, polegający na podnoszeniu przedniej prawej nogi i uderzaniu nią w deseczkę oraz obronny odruch warunkowy II typu na ton, wyrobiony przy pomocy dmuchania w ucho i polegający na podnoszeniu tylnej prawej nogi. Seria doświadczeń, którą zamierzamy przedstawić, była wykonana bezpośrednio po serii opisanej w rozdziale 2b, w której przekonano się, że u „Rexa” procesy nerwowe pozbawione są inercji i że pies ten reaguje na stosowane bodźce we właściwy sposób. Ułatwiło to znacznie przeprowadzenie niniejszych badań, gdyż ewentualność zamiany ruchów wskutek inercji tła bezwarunkowego mogła nie być brana w rachubę.

Pierwsze doświadczenia tej serii polegały na tym, że wprowadzono nowy bodziec — dźwięk bulgotania, który zaczęto wzmacniać przez nowy bodziec bezwarunkowy obronny — wlewanie psu do pyska kwasu. Próby bulgotania odbywały się na tle mieszanym, obronno-pokarmowym, zarówno ruch obronny jak i pokarmowy był stale trenowany i znajdował się w stanie gotowości do pojawienia się (opaski znajdowały się stale na obu nogach), zagadnienie polegało na tym, czy i który ruch zacznie występować na bulgotanie, gdy bodziec ten stanie się bodźcem warunkowym wlewania kwasu.

Podajemy protokół pierwszego tego rodzaju doświadczenia (str. 37).

Jak widać z protokołu, bulgotanie już po pierwszym wzmocnieniu przez kwas stało się bodźcem warunkowym, co przy odruchach obronnych nie należy do rzadkości. Poza tym widzimy, że pierwsze wlanie kwasu wywołało natychmiast ruch tylną

„Rex” 2.X.36, h. 15⁵⁵. Nr. 231.

Psu założono: balonik do śliny, przyrząd do wlewania kwasu, przyrząd do dmuchania w ucho oraz opaski na obie prawe nogi.

L'animal fut muni d'une capsule salivaire, de l'appareil pour l'introduction d'acide, de l'appareil pour insouffler l'air dans l'oreille et des jarretières sur les deux pattes droites.

Min. dośw.	Bodziec warunkowy	Czas trwania bodźca	Wydzie- lanie śliny w	Ruchy przed- niej nogi	Ruchy tylnej nogi	Wzmocnie- nie	Uwagi
<i>Min. de l'exp-cc</i>	<i>Stimulus conditionné</i>	<i>Durée du sti- mus</i>	<i>Salive sécrtée en 0.01cm³</i>	<i>Mouve- ments de la patte anté- rieure</i>	<i>Mouve- ments de la patte posté- rieure</i>	<i>Renforce- ment</i>	<i>Remarques</i>
1'	Dzwonek <i>Sonnerie</i>	15"	15	3 razy <i>fois</i>	—	Pokarm <i>Nourriture</i>	
5 ¹ / ₂ '	Dzwonek <i>Sonnerie</i>	15"	39	2 razy <i>fois</i>	—	Pokarm <i>Nourriture</i>	
11'	Ton <i>Ton</i>	5"	7	—	2 razy <i>fois</i>	—	
14'	Ton <i>Ton</i>	5"	3	—	2 razy <i>fois</i>	—	
17 ¹ / ₂ '	Bulgotanie <i>Glouglou</i>	5"	0	—	—	Kwas <i>Acide</i>	Na bulg. r. orientacyj- na, na kwas wysokie podn. tylnej nogi <i>Au glouglou — ré- action d'orientation, à l'acide un fort mouve- ment de la patte po- stérieure</i>
							W przerwie kilkakrot- nie podnosi tylną nogę <i>Dans l'intervalle lève la patte postérieure à plu- sieurs reprises</i>
22'	Bulgotanie <i>Glouglou</i>	5"	3	—	1 raz <i>fois</i>	Kwas <i>Acide</i>	Na kwas ruchy tylnej i przedniej nogi <i>A l'acide — mouve- ments des pattes an- térieure et postérieure</i>
							W przerwie ruchy tyl- nej i przedniej nogi <i>Dans l'intervalle — mouvements des pat- tes antérieure et po- stérieure</i>
28 ¹ / ₂ '	Bulgotanie <i>Glouglou</i>	5"	7	1 raz <i>fois</i>	1 raz <i>fois</i>	Kwas <i>Acide</i>	

łapy, tj. ruch obronny. Taki sam ruch pojawił się na zastosowa-
ne po raz drugi bulgotanie. W następnej przerwie występują ru-
chy tylnej oraz przedniej nogi, a trzeci raz zastosowane bulgo-
tanie wywołuje już obok ruchu tylnej ruch przedniej łapy.

Doświadczeń tego rodzaju wykonano ogółem 6 w przerwach
kilku lub kilkunasto-dniowych (w czasie których prowadzono
zwykle doświadczenia); wszystkie one dały ten sam wynik. Pies
zaczynał reagować na bulgotanie wykonywując ruchy tylnej no-

gi, a przy powtórzeniach tego bodźca, oprócz nich pojawiały się także ruchy przedniej nogi. Działo się tak zarówno wtedy, gdy bodźce poprzedzające były pokarmowe jak i wtedy, gdy były one obronne.

A zatem na bodziec warunkowy reakcji obronnej, innej nawet niż ta, która posłużyła do wytworzenia danego ruchu obronnego, przede wszystkim pojawia się ten właśnie ruch (co pozostaje w zgodzie z doświadczeniami opisanymi w rozdziale 2a), a dopiero potem, gdy bodziec jest w dalszym ciągu wzmacniany przez czynnik ujemny, występuje obok niego i ruch pokarmowy.

Należało sprawdzić, czy wynik ten otrzymano dlatego, że bodźcem wzmacniającym bulgotanie było w naszych doświad-

„Rex”, 12.I.37, h. 13⁵⁰. Nr. 288.

Założono: balonik do śliny, przyrząd do dmuchania w ucho, opaski na obie prawe nogi.

L'animal fut muni d'une capsule salivare, de l'appareil pour insuffler l'air dans l'oreille et des jarretières sur les deux pattes droites.

Min. dośw. <i>Min. de l'exp-ct</i>	Bodziec warunkowy <i>Stimulus conditionnel</i>	Czas trwania bodźca <i>Durée du stimulus</i>	Wydzielanie śliny w <i>Salive sécrétée en 0.01cm³</i>	Ruchy przedniej łapy <i>Mouvements de la patte antérieure</i>	Ruchy tylnej łapy <i>Mouvements de la patte postérieure</i>	Wzmocnienie <i>Renforcement</i>	Uwagi <i>Remarques</i>
1'	Dzwonek <i>Sonnerie</i>	15''	17	1 raz <i>fois</i>	—	Pokarm <i>Nourriture</i>	Na grz. r. orientacyjna <i>Réaction d'orientation au grélot</i>
6'	Dzwonek <i>Sonnerie</i>	15''	21	1 raz <i>fois</i>	—	Pokarm <i>Nourriture</i>	
10'	Metronom 120 <i>Métronome</i>	15''	37	—	—	Pokarm <i>Nourriture</i>	
14'	Dzwonek <i>Sonnerie</i>	15''	41	2 razy <i>fois</i>	—	Pokarm <i>Nourriture</i>	
18'	Grzechotka <i>Grélot</i>	15''	6	—	—	Dmuchanie <i>Souffle d'air</i>	
21'	Grzechotka <i>Grélot</i>	15''	— ^{*)}	—	2 razy <i>fois</i>	Dmuchanie <i>Souffle d'air</i>	
24'	Grzechotka <i>Grélot</i>	15''	—	2 razy <i>fois</i>	2 razy <i>fois</i>	Dmuchanie <i>Souffle d'air</i>	
27'	Grzechotka <i>Grélot</i>	15''	—	2 razy <i>fois</i>	3 razy <i>fois</i>	Dmuchanie <i>Souffle d'air</i>	
30'	Grzechotka <i>Grélot</i>	15''	—	3 razy <i>fois</i>	3 razy <i>fois</i>	—	

*) Na skutek gwałtownych ruchów otrząsania na dmuchanie, balonik do śliny odkleił się. — *La capsule salivare s'est decollée parce que le chien secouait violemment la tête à la suite du souffle dans l'oreille.*

czeniuach wlewanie kwasu (a więc bodziec działający podobnie jak pokarm na jamę ustną), i czy w przypadku wzmacniania przez inny bodziec ujemny zachowanie psa będzie podobne. Wybrano zatem nowy bodziec — dźwięk grzechotki — i zaczęto go wzmacniać przez dmuchanie w ucho.

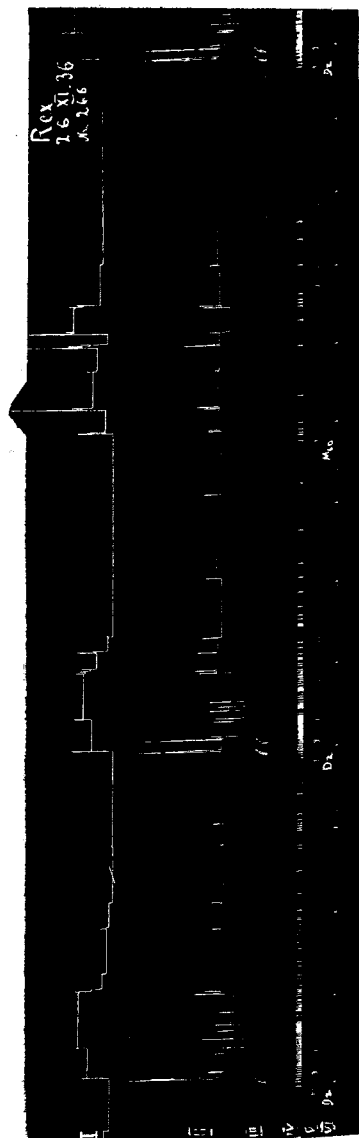
Protokół odpowiedniego doświadczenia przytoczony jest na str. 38.

Jak widzimy, doświadczenie to nie różni się w niczym istotnym od opisanych wyżej doświadczeń z bulgotaniem. I tu również pierwszą reakcją na grzechotkę jest ruch tylnej nogi, przy następnych próbach tego bodźca pies nie ogranicza się do tego ruchu i wykonywa również ruch przedniej nogi. Przy tym, rzecz charakterystyczna, że o ile przy dzwonku uderzenia przednią nogą o deseczkę są szybkie i mocne, zarówno na bulgotanie jak i na grzechotkę pies podnosił przednią nogę powoli i leciutko, jakby ostrożnie, dotykał nią deseczki. Szczegóły tego nie umiemy wyjaśnić.

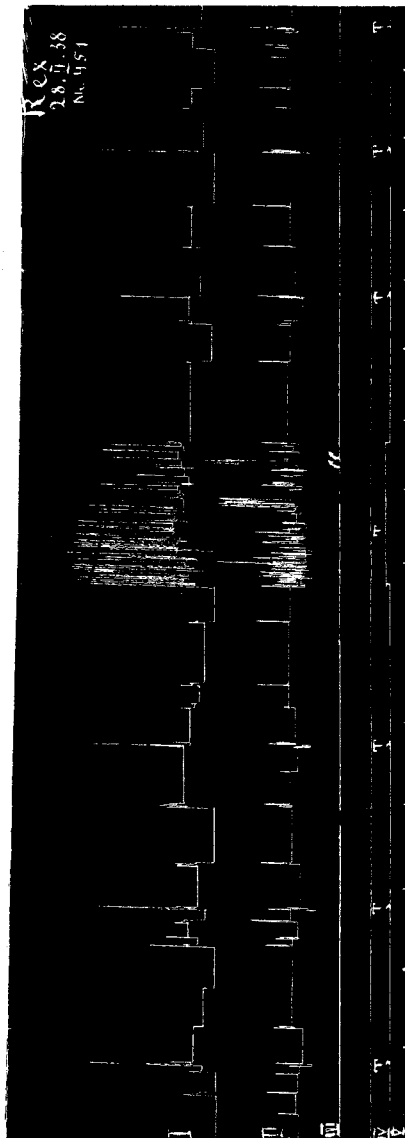
Podobne próby z grzechotką zostały wykonane również na tle czysto obronnym z tym samym wynikiem.

Po pewnym czasie, gdy na grzechotkę wytworzył się stały obronny odruch warunkowy, zauważono, że wystarczy zastosować ten bodziec kilkakrotnie po 15 sekund nawet bez wzmocnienia, aby pojawiły się nań ruchy przedniej nogi obok ruchów tylnej. Sprawę tę należy krótko wyjaśnić.

Normalnie, operując odruchem warunkowym obronnym II typu i chcąc mieć ten odruch możliwie dobrze zachowany, najlepiej jest postępować w ten sposób, żeby stosować dany bodziec bardzo krótko, zaledwie parę sekund i przerywać go natychmiast po jednym, dwóch podniesieniach łapy. Jest to zupełnie zrozumiałe, gdyż, jak wiemy, odruch ten polega na tym, że podniesienie nogi jest dla psa sygnałem, iż wzmocnienie przez bodziec ujemny nie nastąpi. Przedłużanie bodźca poza zwykły czas jego trwania powoduje, że niepokój zwierzęcia narasta, pojawia się specyficzna reakcja obronna w postaci otrząsania, jednym słowem pojawia się ten sam zespół reakcyj, co na samo dmuchanie. W tym okresie właśnie pojawiają się też ruchy niewłaściwej nogi. Mówiąc swobodnie, ponieważ ruchy nogi obronnej nie skutkują, tj. nie powodują przerywania bodźca warunkowego i groźba bodźca ujemnego w dalszym ciągu wisi nad zwierzęciem, puszcza ono w ruch i inne znane sobie mechanizmy ruchowe.



Rys. 7.



Rys. 8.

Rys. 7. Hamulec różnicowy (pokarmowy) wywołuje ruchy obronne przy przedłużeniu jego trwania.

- I — podniesienia tylnej prawej nogi (ruchy obronne),
 - II — podniesienia przedniej prawej nogi,
 - III — uderzenia przednią nogą o deseczkę (ruchy pokarmowe),
 - IV — wydzielanie śliny, w kroplach,
 - V — bodźce warunkowe (chwila wzmocnienia oznaczona jest kreską pionową),
 - VI — czas w minutach.
- Dzwonek (Dz) — pokarmowy bodziec warunkowy II typu; metronom 60 uderzeń na minutę (M_{60}) — pokarmowy hamulec różnicowy.
- Przedłużenie działania metronomu do dwóch minut wywołało ruchy tylnej nogi.

Fig. 7. Inhibiteur différentiel alimentaire déclanche les réactions de défense lorsque sa durée est allongée.

- I — mouvements de la patte postérieure droite (mouvements de défense),
- II — mouvements de la patte antérieure droite,
- III — pressions sur la planchette (mouvements alimentaires),
- IV — la salive sécrétée, en gouttes,
- V — stimuli conditionnels (le moment de renforcement est indiqué par une encoche),
- VI — temps en minutes.

Dz — sonnerie — stimulus conditionnel alimentaire de II type. M_{60} — métronome battant 60 coups à la minute — inhibiteur différentiel alimentaire.

La prolongation du son du métronome jusqu'à deux minutes a déterminé l'apparition des mouvements de la patte postérieure.

Rys. 8. Przedłużenie działania bodźca warunkowego obronnego wywołuje pojawienie się ruchów pokarmowych.

- I — podniesienia tylnej prawej nogi (ruchy obronne),
- II — podniesienia przedniej prawej nogi,
- III — uderzenia przednią nogą o deseczkę (ruchy pokarmowe),
- IV — bodźce warunkowe,
- V — czas w minutach.

Ton (T) — bodziec warunkowy obronny wywołujący normalnie podniesienia tylnej nogi. Przedłużenie jego działania do dwóch minut spowodowało wystąpienie ruchów przedniej nogi.

Nieznaczne wzniesienia na krzywych I i II są spowodowane przebieganiem nogami, współruchami przy podnoszeniu innej nogi itp. Tylko wysokie wzniesienia reprezentują podniesienia nogi.

Fig. 8. L'application prolongée du stimulus conditionnel de défense détermine l'apparition des mouvements alimentaires.

- I — mouvements de la patte postérieure droite (mouvements de défense),
- II — mouvements de la patte antérieure droite,
- III — pressions sur la planchette (mouvements alimentaires),
- IV — stimuli conditionnels,
- V — temps en minutes.

T — ton musical — stimulus conditionnel de défense qui détermine dans les conditions ordinaires les mouvements de la patte postérieure. Lorsqu'on a prolongé la durée de son application jusqu'à deux minutes les mouvements de la patte antérieure ont apparu.

Les encoches rectangulaires et les petites excursions pointues sur les courbes I et II correspondent aux déplacements du chien sur le plancher du support, les grandes excursions pointues indiquent les élévations des pattes.

Przy takim stanie rzeczy należało przewidywać, że przedłużenie zwykle stosowanego bodźca warunkowego reakcji obronnej — tonu, który normalnie wywoływał jedynie ruchy tylnej nogi, powinno również spowodować wystąpienie ruchów przedniej nogi. Przypuszczenie to sprawdziło się. Przytaczamy narys odpowiedniego doświadczenia na rys. 8. Pierwsze trzy razy działanie tonu trwało, jak zazwyczaj, jedną sekundę. Wystarczało to całkowicie aby pies zdążył podnieść tylną nogę, po ruchu tym ton przerywano. Za czwartym razem przedłużono działanie tonu do dwóch minut. Jaki widzimy, pies z początku podnosi raz za razem tylną nogę, zdradzając przy tym coraz większy niepokój. Następnie otrząsa się kilkakrotnie i zaczyna podnosić przednią nogę z początku po prostu, a potem z uderzaniem w deseczkę. Następne zastosowania tonu trwają znów sekundę i wszystko powraca do normy; pies uspakaja się i podnosi na ton tylko nogę tylną.

Streszczając wyniki całej tej serii doświadczeń stwierdzamy, że aby zmusić psa do wykonywania w sytuacji obronnej ruchów pokarmowych obok obronnych, należy po prostu wzmoczyć pobudzenie obronne zwierzęcia. Można to osiągnąć bądź przez wzmacnianie danego bodźca przez jakikolwiek bodziec bezwarunkowy ujemny (nie licząc się z tym, czy pies wykonywa ruch obronny), bądź jeżeli dany bodziec warunkowy jest dostatecznie wyrobiony, przez przedłużenie jego trwania. Oczywiście, obydwa te środki mogą mieć jedynie charakter przejściowy. Wzmacnianie bowiem przez czas dłuższy danego bodźca przez czynnik ujemny, mimo pojawiania się na ten bodziec ruchów obronnych, doprowadzi w końcu do zniszczenia tych ruchów na zasadzie praw ogólnych odruchów warunkowych II typu. Z drugiej strony wielokrotne przedłużanie danego bodźca bez wzmacniania zmniejszy w końcu jego siłę wzbudzającą i bodziec ten przestanie wywoływać reakcję obronną.

III. DYSKUSJA I WNIOSKI.

Wszystkie fakty opisane w niniejszej pracy, zarówno te, które zostały otrzymane w doświadczeniach własnych, jak i te, które są znane z prac innych autorów doprowadzają do wniosku, że ruchowe reakcje korowe są wyznaczane przez czynniki dwójakiego rodzaju: z jednej strony, przez czynniki *określające*,

które stwarzają w układzie nerwowym *gotowość* do pojawienia się danego ruchu aczkolwiek same ruchów nie wywołują, oraz z drugiej strony, przez czynniki *wzbudzające*, których własnością jest wyzwalanie ruchów wyznaczonych przez czynniki określające. Znaczenia tego stanu rzeczy bynajmniej nie umniejsza fakt, że z czystymi czynnikami określającymi lub wzbudzającymi mamy do czynienia względnie rzadko i że najczęściej poszczególne bodźce reprezentują mieszaninę obydwóch kategorii czynników z przewagą jednych, lub drugich.

Zestawiając dane otrzymane w doświadczeniach ostrych, w których stosowano podniety bezpośrednio na korę mózgową, z analogicznymi danymi otrzymanymi w doświadczeniach chronicznych — odruchowo-warunkowych, oraz uwzględniając wszystkie ogniwa pośrednie między obydwoma tymi skrajnymi grupami doświadczeń łatwo zrozumieć znaczenie fizjologiczne obu wymienionych kategorii czynników. Rola czynników określających sprowadza się do stwarzania stanu wzmożonej pobudliwości w określonych ruchowych ośrodkach korowych, rola zaś czynników wzbudzających polega na wywoływaniu stanu pobudzenia w sferze ruchowej kory, które wyładowuje się w punktach, znajdujących się w danej chwili w stanie owej wzmożonej pobudliwości. Warto przy tym zauważyć, że stan ten, który w doświadczeniach ostrych, przy drażnieniu bezpośrednim kory powstaje przejściowo, jako krótkotrwałe następstwo silnego pobudzenia, w warunkach doświadczalnych chronicznych może być osiągnięty na drodze „asocjacyjnej” przez działanie odpowiednich bodźców.

Z przedstawionego tu ujęcia wynika bezpośrednio fakt, że im silniejsze jest wzmożenie pobudliwości danego ośrodka ruchowego, tym słabsze podniety wystarczą, aby wywołać w nim stan pobudzenia i odwrotnie, im wzmożenie pobudliwości danego ośrodka jest mniejsze, tym silniejszych podnięt trzeba, aby wyzwoić jego działanie. Jak za chwilę zobaczymy, wiele faktów opisanych w niniejszej pracy daje się wyjaśnić z tego punktu widzenia.

Przedmiotem tej pracy jest zbadanie, pod wpływem jakich czynników powstają w ośrodkach ruchowych kory mózgowej stany wzmożonej pobudliwości oraz, jakie czynniki mają własność wyzwalania określonych w ten sposób ruchów w warunkach fizjologicznych, tj. przy działaniu bodźców na receptory

zwierzęcia, znajdującego się w stanie czuwania; innymi słowy, chodzi w tej pracy o zbadanie w stopniu, w jakim to jest obecnie możliwe, całokształtu czynników warunkujących pojawianie się ruchowych reakcyj korowych.

Z przypadkiem najprostszym mamy do czynienia wówczas, gdy rozpatrujemy działalność ruchową opartą na jednym tylko odruchu bezwarunkowym, np. pokarmowym. Fakt zasadniczy polega tutaj na tym, iż wzmacnianie danego ruchu (prowokowanego jakimkolwiek sposobem) przez pokarm prowadzi do wzmocnienia pobudliwości w ośrodkach tego ruchu. Ciekawe prace *Fultona* i *Jakobsena* (1935) pouczają nas dokładnie o lokalizacji wchodzących tu w grę ośrodków korowych. Autorzy ci uczyli małpy przy pomocy wzmacniania pokarmowego wykonywać pewne ruchy, a następnie wycinali im różne części kory mózgowej. Okazało się, że wycięcie sfery ruchowej (sfera 4 Vogtów) powoduje upośledzenie precyzji ruchów, usunięcie sfery przedruchowej (sfera 6a α i 6a β Vogtów) sprawia, że uszczerbku doznaje ogólny plan, „organizacja” tych ruchów. Tak więc prawidłowe wykonanie wyuczonych ruchów wymaga współdziałania obu wymienionych pól korowych.

Aczkolwiek mechanizm fizjologiczny powstawania stałego stanu wzmoczonej pobudliwości w ośrodku ruchu wzmacnianego przez pokarm nie jest znany, to jednak sam fakt owej wzmoczonej pobudliwości jest całkowicie uchwytany, a warunki jego powstawania, narastania i zaniku mogą być dokładnie zbadane. A więc po pierwsze, wiemy, że im bardziej dany ruch jest utrwalony, tj. im częściej był *powtarzany i wzmacniany przez pokarm*, tym bardziej gotowość do jego pojawiania się wzrasta, tj. tym słabsze czynniki wzbudzające wystarczą dla jego wywołania. Odwrotnie, gdy ruch jest wywoływany i niewzmacniany, a zwłaszcza gdy jest on wzmacniany przez bodziec ujemny, gotowość do jego pojawiania się maleje i może nawet zaniknąć zupełnie, tj. żadnymi środkami nie uda się więcej ruchu tego wywołać. Po drugie, im dokładniej jest odtworzona sytuacja doświadczalna, w której dany ruch był wytwarzany, tym większa istnieje gotowość do wykonania tego ruchu i tym łatwiej *caeteris paribus* go wywołać. Dobry przykład stanowi tu pierwsze doświadczenie opisane w cz. II, r. 1. Pies, którego bezpośrednią reakcją na metronom było szczekanie, postawiony w inne warunki doświadczalne, wykonał na ten bodziec całkiem inny ruch, związany

z tymi warunkami, i dopiero dalsze trwanie bodźca, powodujące narastanie pobudzenia, wyzwoliło ruch pierwotny, sprawiło, że pies zaszczeakał.

Wiedząc, że czynnikami wzbudzającymi ruchy pokarmowe są hamulce wewnętrzne w pewnym znanym stadium działania, możemy zarówno przewidzieć dość dokładnie — w znanych warunkach — zachowanie zwierzęcia na różne bodźce pokarmowe, jak i zachowanie to wytłumaczyć.

Podobnie rzecz się dzieje w przypadku, gdy mamy do czynienia z działalnością wyłącznie obronną zwierzęcia. Tutaj wiadomo, że stan gotowości do wykonywania danego ruchu (tj. stworzenie w odpowiednim ośrodku stanu wzmożonej pobudliwości) powstaje wówczas, gdy ruch ten pojawiający się przy danym bodźcu nie jest wzmacniany przez bodziec ujemny, podczas gdy sam ten bodziec jest wzmacniany, tj. gdy ruch jest sygnałem nienastąpienia (względnie zaprzestania działania) bodźca ujemnego. I tu także stopień wzmożenia pobudliwości ośrodków danego ruchu zależy z jednej strony od stopnia wyrobienia tego ruchu, z drugiej od istnienia okoliczności, w których ruch ten został wytworzony. Bodźcami wzbudzającymi są tu bodźce warunkowe, względnie bodźce bezwarunkowe obronne.

Sprawa się komplikuje, gdy przystępujemy do badania stosunków, istniejących między odruchami ruchowymi różnorodnymi, w szczególności pokarmowymi i obronnymi. Przede wszystkim stwierdzamy wówczas fakt, który uprzednio uchodził naszej uwadze, że *tło bezwarunkowe*, tj. mówiąc psychologicznie nastawienie zwierzęcia, pokarmowe czy obronne, a mówiąc fizjologicznie stan pobudliwości odpowiednich ośrodków podkorowych jest niezwykle ważnym czynnikiem określającym, jaki ruch ma się w danej chwili pojawić. Nastawienie pokarmowe wzmacnia pobudliwość ośrodków ruchów pokarmowych, nastawienie obronne czyni to samo z ośrodkami ruchów obronnych. Wynika stąd, że każdy bodziec, pokarmowy czy obronny, ma dwojaki aspekt. Z jednej strony, może on być wzbudzającym, lub nie, tj. powodować (lub nie) w sferze ruchowej kory stany pobudzenia zdolne do „wyłapywania” miejsc o wzmożonej pobudliwości. Z drugiej strony wywołując określoną reakcję, pokarmową albo obronną, powoduje on pobudzenie takich czy innych ośrodków podkorowych i w ten sposób staje się czynnikiem określającym, decydując, jaka kategoria ruchów się pojawi —

ruchy pokarmowe czy obronne. Na tej zasadzie rozumiemy zjawiska, z którymi ustawicznie spotykaliśmy się, że bodźce wzbudzające pokarmowe wywołują przede wszystkim ruchy pokarmowe, a bodźce wzbudzające obronne przede wszystkim ruchy obronne. Drugi fakt znany dobrze w fizjologii (por. np. *Pawłow 1932*), to stosunkowo duża inercja niektórych czynności podkorowych, która sprawia, że wzmożenie pobudliwości danego ośrodka podkorowego trwa jeszcze długo po zadziałaniu podniety, wywołującej w tym ośrodku pobudzenie. Z faktu tego wynikają zjawiska pozornie sprzeczne z tamtymi, obserwowane na niektórych psach, a polegające na tym, że bodziec wzbudzający pokarmowy zastosowany bezpośrednio po bodźcach obronnych, a więc na tle obronnym, daje przede wszystkim ruch obronny i na odwrót. Ruch korowy pojawia się bowiem wcześniej, zanim zdążyło się przekształcić nastawienie podkorowe zwierzęcia. Dopiero przemiana tła podkorowego, następująca w trakcie dalszego trwania bodźca, powoduje wystąpienie właściwych ruchów (cz. II, rozdział 2b).

Powstało zatem pytanie, czy wytworzone u zwierzęcia ruchy związane są w sposób specyficzny i bezwzględny z odpowiednim nastawieniem podkorowym, czy też związek taki nie istnieje. Na pytanie to otrzymaliśmy odpowiedź przeczącą. Okazało się, że głębokie hamowanie bodźca pokarmowego (gaszenie lub różnicowanie) powoduje pojawienie się na ten bodziec ruchów obronnych (cz. II, r. 2c), a wzmożenie intensywności bodźca warunkowego obronnego przez wzmocnienie go bodźcem bezwarunkowym ujemnym lub przez przedłużenie czasu jego trwania wyzwała obok ruchów obronnych ruchy pokarmowe (cz. II, r. 2d).

Wyjaśnienie tych faktów nie wydaje się łatwe, podany tutaj materiał doświadczalny upoważnia jednak do następującej ich interpretacji.

Zakładamy, że własność wzbudzająca bodźca pokarmowego hamowanego wzrasta stopniowo w miarę pogłębiania się hamowania i w momencie, kiedy hamowanie to jest zupełne, tj. pies przestaje wykazywać reakcję pokarmową, osiąga stopień najwyższy. Jak mówiliśmy, na tle pobudzenia pokarmowego wzmożenie pobudliwości ośrodków ruchów pokarmowych jest wysokie, ośrodków ruchów obronnych — niskie. Na początku hamowania zatem, gdy siła wzbudzająca bodźca jest jeszcze niewielka, może on wyzwolić jedynie ruchy znajdujące się w stanie dużej goto-

wości, tj. ruchy pokarmowe. Jak wiemy, tak się właśnie dzieje. Gdyby ruchy te były wówczas wzmacniane przez pokarm, pojawiałyby się one trwale tak, jak to ma miejsce w normalnym pokarmowym odruchu warunkowym II typu. Ponieważ jednak ruchy te wzmacniane nie są, pobudliwość ich ośrodka maleje i zaczynają się one pojawiać coraz rzadziej. Nie znikają jednak zupełnie, a nawet mogą się stać znów częstsze (jak to widzieliśmy w doświadczeniach z „Rexem”, cz. II, r. 2c), gdyż jednocześnie wzrasta własność wzbudzająca hamowanego bodźca. Ona to sprawia, że w odpowiednim momencie powstają warunki pojawiania się i tych ruchów, których gotowość była niewielka, mianowicie ruchów obronnych. Podobnie dzieje się w przypadku, gdy na bodźce obronne pojawiają się ruchy pokarmowe. I tutaj mamy do czynienia z dwoma rodzajami ruchów: obronnymi, które na tle obronnym posiadają dużą gotowość do pojawiania się i pokarmowymi o małej gotowości. Przede wszystkim i normalnie pojawiają się zatem pierwsze. Jeżeli jednak skutek wzmacniania danego bodźca przez bodziec bezwarunkowy ujemny lub skutek przedłużenia jego trwania, własność wzbudzająca tego bodźca wzrośnie, powstaną wówczas warunki dla pojawienia się i tych ruchów, których gotowość była stosunkowo mała, tj. ruchów pokarmowych. Tak więc, pojawianie się określonych ruchów byłoby w opisanych tu warunkach doświadczalnych całkowicie wytłumaczalne na podstawie stosunków między stanami pobudliwości rozmaitych ośrodków z jednej strony i siłą wzbudzającą działających bodźców z drugiej.

Czy objaśnienie powyższe jest we wszystkich szczegółach trafne i czy wyczerpuje ono całą sprawę, trudno w tej chwili rozstrzygnąć. Przede wszystkim nasuwa się kwestia, od czego zależy owo narastanie siły wzbudzającej hamowanego bodźca pokarmowego. Czy istotnym czynnikiem jest tutaj pogłębianie się hamowania, jak to założyliśmy w podanym objaśnieniu, czy też jedynie powtarzanie hamowanego bodźca wiele razy pod rząd, w krótkich odstępach czasu; powtarzanie takie może wywoływać po prostu sumację (wzgl. torowanie) pobudzenia sfery ruchowej, podobnie jak to się dzieje w wielu innych znanych przypadkach torowania, zachodzących w innych warunkach (por. np. torowanie pierwotne *Graham Browna*, 1927, str. 439 i nast.). Wyniki doświadczeń z „Czarnym” przemawiałyby raczej za pierwszą z tych alternatyw, gdyż tam po wielu dniach stosowa-

nia niewzmacnianego przez pokarm metronomu w końcu pojawiły się na ten bodziec ruchy obronne. Wyniki doświadczeń z „Rexem” natomiast bardziej odpowiadałyby drugiej alternatywie, gdyż jak to widać wyraźnie z protokołów doświadczeń (rys. 5) (szczególnie ostatnich), wielokrotne powtarzanie raz za razem metronomu powoduje narastające pobudzenie zwierzęcia. Być może zresztą, że *oba* wymienione przypuszczenia są słuszne, tj. zwiększanie siły wzbudzającej bodźca następuje zarówno pod wpływem pogłębiania hamowania tego bodźca, jak i dzięki wielokrotnemu jego powtarzaniu w krótkich odstępach czasu. Dalej, pozostaje kwestią nierozstrzygniętą, jak stan wzmożenia pobudliwości pokarmowej oddziałuje na pobudliwość ośrodków ruchów obronnych. Jeżeli przyjąć, że wskutek mechanizmu indukcji ujemnej (tak często występującego przy jednoczesnych konkurujących ze sobą czynnościach mózgowych) pobudliwość ośrodków ruchów obronnych na tle pokarmowym jest szczególnie zmniejszona, nie dziwnego, że wystąpią one, gdy dzięki głębokiemu zahamowaniu pobudzenie pokarmowe zniknie. Wówczas przypuszczenie, że siła wzbudzająca hamowanego bodźca wzrasta, byłoby zbyt proste, gdyż pojawienie się ruchów obronnych tłumaczyłoby się po prostu usunięciem czynnika, który je dotychczas hamował, mianowicie pobudzenia pokarmowego. Wtedy jednak trudno byłoby wytłumaczyć, dlaczego wraz z ruchami obronnymi pojawia się „powrotna fala” ruchów pokarmowych, jak to widzieliśmy w doświadczeniach z „Rexem”. Wreszcie wchodzi też w rachubę takie objaśnienie, że głęboko zahamowany bodziec pokarmowy ma znamiona bodźca ujemnego (pies przy działaniu takiego bodźca odwraca się często od karmika, próbuje zeskoczyć ze stojaka, itp.); w takim przypadku występowanie pod jego wpływem ruchów obronnych byłoby zrozumiałe, jeśli zważywszy że ruchy te pojawiają się nie tylko w sytuacji związanej z *tym* bodźcem bezwarunkowym, przy pomocy którego zostały wytworzone, ale i we wszelkich innych sytuacjach obronnych. Pies zatem broniłby się przed niewzmacnianym metronomem tak samo, jak broni się przed sygnałem jakiegoś bodźca ujemnego. Tłumaczenie takie może się wydawać niepozbawionym słuszności, główna jednak trudność polegałaby wówczas na tym, że przy przyjęciu tego tłumaczenia symetryczny przypadek, gdy pies pod wpływem bardzo silnego pobudzenia obronnego wykonywa ruch pokarmowy, stałby się całkowicie niezr-

zumiały. Wydaje nam się przeto, że wyjaśnieniem, najbardziej zgodnym z podanymi tutaj faktami jest to, które podano na początku; nie zupełnie wyjaśniona byłaby jednak kwestia, dotycząca dokładnych przyczyn narastania siły wzbudzającej hamowanego bodźca pokarmowego.

Z innych zjawisk opisanych w tej pracy zasługuje jeszcze na uwagę fakt, że bodziec warunkowy reakcji obronnej innej niż ta, przy pomocy której został wytworzony dany ruch obronny, wywołuje przede wszystkim ów ruch obronny, a nie ruch pokarmowy (cz. II, r. 2d). Nie znamy, niestety, dotychczas zupełnie urządzenia czynnościowego ośrodków podkorowych, doświadczenia o których mowa wskazują jednak na to, że różne pobudzenia podkorowe „jednego znaku” (tj. w tym wypadku ujemne), jak spowodowane dmuchaniem w ucho i wlewaniem do pyska kwasu, znajdują się w stosunku do siebie w bliższym związku niż pobudzenia „różnych znaków”. Albowiem, mimo iż reakcje bezwarunkowe (i co za tym idzie reakcje warunkowe I typu) związane z tymi bodźcami wyraźnie różnią się od siebie, bodźce te wywołują tę samą korową reakcję ruchową II typu.

Pracę niniejszą rozpoczęliśmy od podkreślenia faktu, że schemat czynnościowy ośrodkowego układu nerwowego nie może być przedstawiany w postaci sumy oddzielnych łuków odruchowych, lecz należy go sobie wyobrażać pod postacią jakiejś centrali przełączeniowej, gdzie kierunek pobudzenia zależy od nastawienia w danej chwili punktów zwrotnych, tj. synaps komórek nerwowych. Wyniki badań nad czynnością ruchową zależną od kory mózgowej całkowicie potwierdzają to ujęcie. Podobnie jak w fizjologii niższych ośrodków błędnym byłoby mniemanie, iż przebiegający w jakiś sposób odruch jest wyznaczony przez *złożony* na stałe tor łuku odruchowego, tak tutaj również niestuszną byłaby koncepcja, iż ruchowy odruch warunkowy jest *zdeteminowany* przez *wytworzony* tor, którym byłaby prosta asocjacja między ośrodkiem bodźca a ośrodkiem ruchu. W toku niniejszej pracy przedstawiliśmy wiele faktów, wskazujących na to, że asocjacja taka nie istnieje i że reakcja na dany bodziec jest określona jedynie dynamicznym układem stosunków między ośrodkami kory mózgowej.

B I B L I O G R A F I A.

- Amantea G.*: 1912. Chemische Reizung der Hirnrinde des Hundes. Znttbl. f. Physiologie, 26, 229.
- Anochin P. K.*: 1932. Izuczenje dinamiki wysszej nierwnoj diejatielnosti I. Klin. i Eksp. Medicina (ros.).
- Anochin P. K. i Strež E.*: 1933. Izuczenje dinamiki wysszej nierwnoj diejatielnosti III. Fizjoł. Żurn. SSSR, 16, 281 (ros.).
- Beritow I. S.*: 1932. Individualno-priobretiennaja diejatielnost' centralnoj nierwnoj sistiemy. Tiflis (ros.).
- Fullon J. F. i Jacobsen C. F.*: 1935. The functions of the frontal lobes, a comparative study in monkeys, chimpanzees and man. Journ. of Physiol. of USSR, 19, 113.
- Gergens E.*: 1877. Ueber gekreuzte Reflexe. Arch. f. d. ges. Physiol. 14, 340.
- Graham Brown T.*: 1914. Motor activation of the postcentral gyrus. Journ. of Physiol. 48, XXX.
- Graham Brown T.*: 1927. Die Grosshirnhemisphären. Handb. der norm. und path. Physiol. 10, 418, Berlin.
- Graham Brown T. i Sherrington C. S.*: 1912. On the instability of a cortical point. Proc. of the Roy. Soc. of London, Ser. B, 85, 250.
- Konorski J. i Miller S.*: 1933a. Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych. Med. Dośw. i Społ. 16.
- Konorski J. i Miller S.*: 1933b. Próba fizjologicznego objaśnienia nabytej działalności ruchowej zwierząt. Przegląd Fizjoł. Ruchu, 5.
- Konorski J. i Miller S.*: 1936. Usłownyje refleksy dwigatielnogo analizatora. Trudy Fizjoł. Łabor. Ak. I. P. Pawłowa, 6, 119 (ros.).
- Konradi G. P.*: 1932. Differencjowka i wzajemodziejstwie aktywnych usłownych refleksow swiazannyh s razlicznymi bezusłownymi refleksami. Trudy Fizjoł. Łabor. Ak. I. P. Pawłowa, 4-1/2, 60 (ros.).
- Kupałow P. S.*: 1929. K metodikie registracji sliuootdielenja. Trudy Fizjoł. Łabor. Ak. I. P. Pawłowa, 3-2/3, 151 (ros.).
- Lapicque L.*: 1928. Suppl. II à la notice sur les titres et travaux scientifiques. Paris.
- Magnus R.*: 1924. Körperstellung. Berlin.
- Majorow F. P.*: 1933. Najboliejie słożnyje fakty iz fizjologii wysszej nierwnoj diejatielnosti. Trudy Fizjoł. Łabor. Ak. I. P. Pawłowa, 5, 255 (ros.).
- Mazurkiewicz J.*: 1932. Les integrations nerveuses. Première partie. Position du problème. Bull. Intern. de l'Acad. Polon. Classe de Médecine, 95.
- Mazurkiewicz J.*: 1933. Les integrations nerveuses. IV-e partie. Les integrations souscorticales. Bull. Intern. de l'Acad. Polon. Classe de Médecine, 111.
- Mazurkiewicz J.*: 1937. Mnemizm i teoria odruchowości warunkowej. Roczn. Psychiatr. 29/30, 67.
- Miller S. i Konorski J.*: 1928a. Sur une forme particulière des reflexes conditionnels. C. R. Soc. Biol. 99, 1155.
- Miller S. i Konorski J.*: 1928b. Le phénomène de la généralisation motrice. C. R. Soc. Biol. 99, 1158.

- Mora' J. i M. Doyon:* 1902. *Traité de Physiologie*, t. IV. Paris.
- Pawłow I. P.:* 1932. Kratkij oczerk wysszej nierwnoj diejatielnosti. Dwadcatiletnij opyt objektivnogo izuczenja wysszej nierwnoj diejatielnosti žiwotnych, 419. Leningrad (ros.).
- Pawłow I. P.:* 1935. Poslednije soobszczenja po fizjołogji i patołogji wysszej nierwnoj diejatielnosti III. Obszczije typy wysszej nierwnoj diejatielnosti žiwotnych i czelowicka. Moskwa—Leningrad (ros.).
- Podkopajew N. A.:* 1926. Metodika izuczenja usłownych refleksow. Moskwa—Leningrad (ros.).
- Sherrington C. S.:* 1933. *The brain and its mechanism*. Cambridge.
- Uchtomski A.:* 1911. O zawisimosti kortikalnych dwigatielnych effektow ot pobocznych centralnych wlijanij. Diss. Juriew. Cyt. wg *Winogradow M. I.* 1925. Dominanta i reflektornyje izwraszczenja. Nowoje w refleksołogji i fizjołogji nierwnoj sistiemy, 1, 67 (ros.).
- Uchtomski A.:* 1923. Dominanta kak raboczij princip nierwnych centrow. Rus. Fizjoł. Żurn., 6, 33 (ros.).
- Uchtomski A.:* 1925. Princip dominanty. Nowoje w refleksołogji i fizjołogji nierwnoj sistiemy, 1, 60 (ros.).
- Winogradow M. I.:* 1923. K usłowijam obrazowanja dominantnych spinno-mozgowych refleksow. Rus. Fizjoł. Żurn. 6, 46 (ros.).
- Zalmanzon A. N.:* 1929. Usłownyje oboronitielnyje refleksy pri lokalnom otrawlenii dwigatielnych centrow kory gołownogo mozga strichninom i kokainom. Wysszaja nierwnaja Diejatielnost', 1, 191 (ros.).
-