

PRÓBA FIZJOLOGICZNEGO OBJAŚNIENIA
NABYTEJ DZIAŁALNOŚCI RUCHOWEJ
ZWIERZĄT

EIN VERSUCH DER PHYSIOLOGISCHEN
AUFKLÄRUNG DER ERWORBENEN
MOTORISCHEN TÄTIGKEIT DER TIERE

PRZEGŁĄD FIZJOLOGII RUCHU

WARSZAWA

1933



PRÓBA FIZJOLOGICZNEGO OBJAŚNIENIA NABYTEJ
DZIAŁALNOŚCI RUCHOWEJ ZWIERZĄT ¹⁾.

*Ein Versuch der physiologischen Aufklärung der erworbenen
motorischen Tätigkeit der Tiere.*

Wpłynęło 15.VII 1933.

Die vorliegende Abhandlung hat zum Zweck, die allgemeinen Ergebnisse der von uns seit einigen Jahren geführten Untersuchungen über die physiologische Analyse des motorischen Verhaltens der Tiere darzustellen.

Die Analyse der von den Zoopsychologen und Behavioristen behandelten Phänomene des motorischen Verhaltens von Tieren einerseits, und die Präzisierung des Begriffes des bedingten Reflexes, mit dem sich die Schule P a w ł o w ' s bedient, andererseits führten uns zum Schluss, dass das motorische Verhalten der Tiere lediglich durch die Gesetze, auf denen sich die gewöhnlichen bedingten Reflexe stützen, nicht erklärt werden kann. Das motorische Gebiet der Hirnrinde, welches die höchste Instanz für den motorischen Analysator darstellt, weist bestimmte spezifische Eigenschaften auf, dank welchen die in demselben entstehenden Prozesse in der Tätigkeit anderer Teile der Hirnrinde keine Analogien finden.

Die Eigentümlichkeiten des motorischen Analysators treten dann zutage, wenn irgendeine Bewegung des Tieres (oder — exakter — der derselben entsprechende Komplex der kinesthetischen Reize) als bedingter Reiz ausgebildet, d. h. - z. B. durch

¹⁾ Odczyt wygłoszony na posiedzeniu Towarzystwa Fizjologicznego imienia Siechenowa w Leningradzie w dniu 11 kwietnia 1933 roku.

Nahrung verstärkt wird. Es ergibt sich dann, dass ausser der gewöhnlichen bedingten Reaktion, auch noch ein besonderes Phänomen auftritt, das Tier fängt nämlich an, die betreffende Bewegung ohne die Reize auszuführen, die anfänglich zur Hervorrufung derselben nötig waren. Auf diese Weise entsteht ein motorischer bedingter Reflex, dessen Reiz die Versuchungsanordnung, dessen Effekt die genannte Bewegung und dessen Verstärkungsreiz die Nahrung darstellt. Dieser Reflex ist aufs Engste mit der Verstärkung durch Nahrung verbunden und löscht aus, wenn dieselbe unterbrochen wird.

Es wurde der Einfluss verschiedener exterozeptiven Reize auf den in oben beschriebener Weise ausgebildeten motorischen bedingten Reflex untersucht. U. a. ergab es sich, dass die bedingten Reize der gewöhnlichen bedingten Nahrungsreflexe die ausgebildeten Bewegungen hemmen, die Hemmungsreize hingegen diese Bewegungen noch stärker fördern.

Weiter wurden die Bedingungen der Entstehung der motorischen bedingten Reflexe auf bestimmte „sporadische“ exterozeptive Reize untersucht, wobei es sich ergab, dass die einfache Anwendung der gegebenen Bewegung gleichzeitig mit einem bestimmten Reiz und die Verstärkung dieser Kombination durch Nahrung nicht zum gewünschten Effekt führt. Um diesen zu bekommen, muss man ausser dem aus dem Reize und Bewegung zusammengesetzten Komplex auch den betreffenden Reiz allein anwenden, ohne den letzteren durch Nahrung zu verstärken, d. h. mit anderen Worten diesen Reiz teilweise hemmen. Unsere Versuche ergaben, dass jeder Hemmungsreiz in einem bestimmten Wirkungsstadium (dem Induktionsstadium) ebenfalls die ausgebildete Bewegung hervorruft. Im Zusammenhang damit lässt sich der Mechanismus des besprochenen Reflexes aufklären.

Der beschriebene motorische bedingte Reflex, welcher durch Verstärkung durch Nahrung ausgebildet wurde, stellt die erste Gruppe der von uns untersuchten Reflexen dar, die sich insgesamt in 4 Gruppen einteilen lassen. Die Reflexen der zweiten Gruppe entstehen dann, wenn die Bewegung (bzw. die Bewegung samt dem gegebenen exterozeptiven Reiz) nicht durch Nahrung, sondern durch einen die Verteidigungsreaktion hervorrufenden Reiz (z. B. durch Säure) d. h. mit anderen Worten nicht durch einen *p o s i t i v e n*, sondern durch einen *n e g a*

tiven Reiz verstärkt wird. In diesem Falle führt das Tier die Bewegung nicht aus, sondern geradezu es weist eine aktive Gegenwirkung auf.

Die zwei übrigen Reflexgruppen entstehen dann, wenn die Bewegung als bedingter Hemmungsreiz angewendet wird, d. h. wenn das Auftreten derselben samt dem gegebenen äusseren Reize das Wegbleiben des unbedingten Reizes nach sich zieht.

Die Einführung der oben kürzlich beschriebenen motorischen bedingten Reflexen in die Physiologie erweitert bedeutend das Gebiet der Phänomene des Verhaltens von Tieren, welche dem psychologischen Terrain entrissen vom physiologischen Standpunkt aus aufgeklärt werden können.

I.

Mamy zamiar przedstawić na tem miejscu w najogólniejszych zarysach rezultaty pracy, którą prowadziliśmy, począwszy od r. 1928, w Warszawie²⁾ i którą kontynuujemy obecnie w laboratorium I. P. Pawłowa przy Instytucie Medycyny Doświadczalnej w Leningradzie. Praca ta dotyczy analizy fizjologicznej działalności ruchowej zwierząt. Ze względu na ograniczony czas poruszymy tutaj tylko pewne zagadnienia, które zostały przez nas dokładniej zbadane i nie będziemy opisywali dokładnie przerobionych przez nas doświadczeń.

Zanim przejdziemy do omawiania otrzymanego materiału doświadczalnego, chcielibyśmy poruszyć pewne zagadnienia natury ogólnej, które skłoniły nas do opracowania tej kategorii doświadczeń, która stanowi przedmiot niniejszego odczytu.

Pierwsze zagadnienie dotyczy pojęcia odruchu warunkowego i jego znaczenia dla wyższych czynności układu nerwowego. Dla nas, uczniów I. P. Pawłowa, odruch warunkowy — to zasadnicze i prawie jedyne, jeśli można się tak wyrazić, narzędzie badania działalności kory mózgowej. Wszystkie niemal prace, prowadzone przez naszą szkołę, opierają się na metodzie odru-

²⁾ Por. J. Konorski i S. Miller. Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych. Medycyna Doświadczalna i Społeczna T. XVI Z. 1—4. 1933 r.

chów warunkowych i my wszyscy zgadzamy się z tem, że, o ile podstawowym mechanizmem działalności niższych odcinków ośrodkowego układu nerwowego jest odruch bezwarunkowy, o tyle odruch warunkowy należy uważać za takiż mechanizm działalności kory mózgowej. Uwzględniamy oczywiście to, że zarówno odruch bezwarunkowy, jak i warunkowy, są to pojęcia znacznie uproszczone i w pewnym sensie abstrakcyjne, że układ nerwowy pracuje zawsze jako jednolita całość i że proste i schematyczne łuki odruchowe w rzeczywistości nie istnieją. Wiemy o tem dobrze, lecz wiemy również, że owo uproszczenie należy uważać za słuszne i naukowo usankcjonowane i że właśnie ono pozwala nam zorientować się w niezwykle złożonej działalności układu nerwowego. Kwestja ta była niedawno na tem miejscu obszernie omawiana w związku z referatem prof. Anochina i możemy ją obecnie pominąć. Chcemy natomiast zająć się innem ważnem zagadnieniem, mianowicie, co należy rozumieć pod pojęciem odruchu warunkowego, co ten termin oznacza i jaki jest jego zakres.

Klasyczne określenie odruchu warunkowego, którem posługujemy się w pracach naszej szkoły, jest następujące: jeżeli jakiś bodziec obojętny występuje pewną ilość razy jednocześnie z czynnikiem, wywołującym określoną reakcję ustroju, to powstaje czasowe połączenie, dzięki któremu dany bodziec obojętny zaczyna sam przez się wywoływać powyższą reakcję. Oczywiście, nie poruszamy tutaj kwestji warunków, w jakich połączenie powyższe występuje, kwestji stosunku siły obydwu bodźców (warunkowego i bezwarunkowego) i t. d. Ważną jest dla nas tylko ogólna zasada odruchu warunkowego.

Powyższa definicja odruchu warunkowego obejmuje zarówno pokarmowe i kwasowe odruchy warunkowe, któremi stale operują pracownice Pawłowa, jak i odruchy warunkowe ruchowe typu obronnego, powstające przy wzmacnianiu danego bodźca przez prąd elektryczny oraz wogóle wszelkiego rodzaju odruchy warunkowe, które wytwarzają się przy wzmacnianiu dowolnych bodźców zapomocą jakichkolwiek bądź czynników bezwarunkowych. W ten sposób odruch warunkowy stanowi a s o c j a c j ę między ośrodkiem bodźca warunkowego i ośrodkiem odruchu bezwarunkowego (lub jego „przedstawicielstwem” w korze mózgowej), w której fala pobudzenia przebiega zawsze w jednym kierunku, mianowicie, od pierwszego z wymienionych

ośrodków do drugiego. Dzięki powyższemu mechanizmowi, bodziec warunkowy wywołuje reakcję bodźca bezwarunkowego.

Z podanej wyżej definicji odruchu warunkowego wynika, że efekt odruchu warunkowego musi być zawsze jakościowo identyczny z bezwarunkową reakcją na bodziec, wzmacniający ów odruch warunkowy. Jeżeli np. reakcją na bodziec bezwarunkowy jest, między innymi, wydzielanie się śliny, to na tem również będzie polegał efekt odruchu warunkowego; jeżeli reakcją bezwarunkową będzie podniesienie nogi na prąd elektryczny — taką również będzie reakcja na bodziec warunkowy. Oczywiście, reakcja warunkowa niezawsze jest całkowitem odtworzeniem reakcji bezwarunkowej i pod względem ilościowym najczęściej jej ustępuje, lecz zasadniczo, w skład odruchu warunkowego wchodzi zawsze tylko te elementy, które są założone w łuku odruchu bezwarunkowego.

Powstaje obecnie bardzo ważne i istotne zagadnienie: czy określony wyżej, jeżeli można się tak wyrazić, „sygnalizacjany” odruch warunkowy jest jedynym mechanizmem całej wyższej czynności układu nerwowego?

I. P. Pawłow w swoich „Wykładach o Pracy Półkul Mózgowych” na str. 32 pisze: „W ten sposób, jednocześnie ze zjawiskiem odruchu warunkowego, ogromna część wyższej czynności układu nerwowego, a możliwe, że i cała ta czynność, przechodzi do rąk fizjologa”. Lecz jak należy tutaj rozumieć pojęcie odruchu warunkowego? W podanem wyżej wąskim znaczeniu, które używane jest stale w pracach szkoły Pawłowa, czy też w jakimś sensie bardziej szerokim?

Z ustnych wyjaśnień I. P. Pawłowa łatwo wywnioskować, że odruch warunkowy *można* rozumieć szerzej i że pod tem pojęciem rozumie on właściwie *każdą* nabytą assocjację, która powstaje dzięki działalności kory mózgowej. Jeżeli stosować pojęcie odruchu warunkowego w takim najszerszem znaczeniu, to nie ulega żadnej wątpliwości, że cała wyższa działalność nerwowa zwierząt może być sprowadzona do warunkowo-odruchowych czynności; bowiem każde nabyte w ciągu życia zachowanie się zwierzęcia zależy przecież od czynności jego kory mózgowej, to jest, od tworzących się w niej czasowych połączeń.

Lecz to bynajmniej nie rozwiązuje postawionego wyżej zagadnienia. Albowiem my, fizjolodzy, uczniowie I. P. Pawłowa, znamy dotychczas tylko jeden typ czasowych połączeń, miano-

wicie połączenie, powstające między ośrodkami odruchów warunkowego i bezwarunkowego, polegające na tem, że fala pobudzenia od ośrodka słabszego podrażnienia dąży do ośrodka pobudzonego silniej. Połączenie powyższe zostało dokładnie zbadane i przedstawia się dla nas mniej lub więcej zrozumiale. Natomiast o innych assocjacjach nie wiemy prawie nic, oprócz tych niejasnych danych, których nam dostarcza o nich psychologja. Tak więc, postawione zagadnienie pozostaje w dalszym ciągu nierozwiązane i sprowadza się do tego, czy połączenie charakterystyczne dla zwykłego „sygnalizacyjnego” odruchu warunkowego wyczerpuje całkowicie działalność kory mózgowej zwierząt, czy też można utworzyć oprócz powyższego i inne połączenia czasowe, oparte na jakichś innych, nieznanych nam bliżej, zasadach?

Jeżeli uwzględnimy jedynie taki odruch warunkowy, jakim stale operujemy, to ogólny schemat wyższej czynności układu nerwowego będziemy musieli wyobrażać sobie mniej więcej w sposób następujący:

Zasadniczą podstawą i fundamentem całej działalności układu nerwowego są stosunkowo nieliczne odruchy bezwarunkowe, t. zn. wrodzone zdolności zwierzęcia od najprostszych do najbardziej złożonych, jakimi są instynkty, emocje i t. d. Nad temi zasadniczymi funkcjami układu nerwowego nadbudowę stanowią funkcje, zależne od kory, t. j. odruchy warunkowe, które polegają na tem, że niezmiernie liczne bodźce obojętne zostają powiązane z czynnościami bezwarunkowymi i sygnalizują ich pojawienie się. I właśnie w tem znaczeniu kora mózgowa przedstawia, według słów Pawłowa, „tablicę sygnalizacyjną”, której rozmaite punkty są związane dodatnio albo ujemnie z różnymi odruchami bezwarunkowymi.

Zasadnicza cecha przedstawionego wyżej schematu działalności kory mózgowej polega na tem, że zmienną, plastyczną i, jeżeli można się tak wyrazić, „twórczą” jest jedynie czynność dośrodkowa centralnego układu nerwowego, podczas gdy jego czynność odśrodkowa pozostaje zawsze nieelastyczną, sztywną i powtarza tylko to, co jest założone w łukach odruchów bezwarunkowych. Prawda, że na zasadzie powyższego schematu i opierając się wyłącznie na prostym odruchu warunkowym, stworzono wspaniałą naukę o wyższych czynnościach układu nerwowego; szkoła Pawłowa, posiłkując się jedynie tym odruchem, potrafiła wyjaśnić nietylko istotę fizjologiczną snu oraz nerwic

doświadczalnych, lecz również w ostatnich czasach rozumiała ona takie zjawiska, jak natręctwa i stereotypje, jak główne objawy hysterji i reakcje ultraparadoksalne w schizofrenji. Ale z drugiej strony, jeżeli z całym bagażem naszych dotychczasowych wiadomości będziemy chcieli podejść do zwykłego, codziennego zachowania się zwierząt, do ich złożonej i bogatej działalności ruchowej, nabytej w ciągu życia indywidualnego, to okaże się, że schemat czynności korowej, który przytoczyliśmy, nie jest wystarczający i że powstaje w naszych wiadomościach luka, która nie da się niczem wypełnić.

W ten sposób, przechodzimy do drugiego ważnego zagadnienia o charakterze ogólnym, które pragniemy dzisiaj poruszyć, mianowicie, do zagadnienia, dotyczącego ruchowej działalności zwierząt.

W swych pracach doświadczalnych szkoła nasza niemal że nie zajmowała się ruchową działalnością zwierząt. Zazwyczaj notujemy jedynie na marginesie te proste reakcje ruchowe, które występują w doświadczeniach, przeważnie zaś zwracamy uwagę na odruch ślinowy, uważając — i to zupełnie słusznie — że przy badaniu czynności analitycznej kory mózgowej może on nam dać znacznie więcej. Jeżeli zaś chodzi wogóle o działalność ruchową zwierząt, to panuje przeświadczenie, że konstrukcja jej jest ta sama, co znanych nam odruchów warunkowych i, jako przykład powyższego twierdzenia, przytacza się zazwyczaj odruch warunkowy typu obronnego, który powstaje przez wzmacnianie bodźca zewnętrznego zapomocą drażnienia stopy psa prądem elektrycznym. Lecz wydaje się rzeczą nader wątpliwą, czy rzeczywiście owa prymitywna reakcja ruchowa, chociaż i warunkowa, jest prototypem całej nabytej działalności ruchowej zwierząt i czy można, opierając się jedynie na niej i na podobnych do niej reakcjach, wyłomaczyć całkowicie zachowanie się organizmów wyższych.

Z drugiej strony, jak wiadomo, posiadamy dość bogaty i różnorodny materiał doświadczalny, dotyczący ruchowego zachowania się zwierząt, zebrany przez zoopsychologów i bihewjorystów. Zajmują się oni właśnie badaniem t. zw. nawyków, t. j. nabytych form i zespołów ruchowej działalności organizmów. Nagromadzone przez nich dane doświadczalne wymagają fizjologicznego opracowania, które dotychczas właściwie nie istniało. Mimo sympatji i szacunku, którym wzajemnie się da-

rzą fizjologów i bihewjoryści, między przedmiotem badań jednych i drugich dotychczas jeszcze istnieje przepaść. Przerzucenie przez nią pomostu winno być jednym z ważniejszych zadań fizjologów.

Były coprawda przedsiębrane próby w tym kierunku, lecz pozostały one bez skutku. Jedną z tych koncepcyj, ignorując różnice, zachodzące między ruchowymi nawykami, któremi operują bihewjoryści, a zwykłymi odruchami warunkowymi, całkowicie utożsamia obydwie te grupy zjawisk. Przypuszczenie takie jest zgruntu fałszywe. W dalszym ciągu wykażemy, jakie cechy specyficzne posiadają ruchowe nawyki i czym różnią się one od zwykłych odruchów warunkowych.

Druga próba usunięcia owej przepaści między fizjologią odruchów warunkowych i bihewjoryzmem polega na przypuszczeniu, że nabyta działalność ruchowa zwierząt jest identyczna z odruchami warunkowymi *wyższych rzędów*. Koncepcja ta była już w swoim czasie dostatecznie zdyskredytowana, to też obecnie możemy ją całkowicie pominąć i, uważając ją za obaloną, nie zajmować się jej krytyką.

Jeśli weźmiemy pod uwagę doświadczenia zoopsychologów i bihewjorystów, lub też fakty, znane nam ze zwykłej tresury, to z łatwością spostrzeżemy, że większość tych faktów opiera się na jednych i tych samych, dość prostych zasadach ogólnych. Schemat owych doświadczeń jest następujący: zwierzę powinno wypełnić określone „zadanie” — przejść przez labirynt, otworzyć skrzynkę doświadczalną, podnieść łapę i t. d., czyli inaczej, wykonać jakiś szereg ruchów. Jeżeli wypełni zadanie powyższe — zostaje nagrodzone, to jest, otrzymuje pokarm. Jak wiadomo, po kilku takich próbach „uczy się” ono wykonywać odpowiednią czynność, np. przechodzi bez błędu przez labirynt, od razu otwiera skrzynkę, podnosi na rozkaz łapę i t. d. W innych wypadkach, po danej czynności następuje jakiś bodziec „nieprzyjemny”, np. uderzenie, i wówczas zwierzę „uczy się” powstrzymywać od jej wykonania.

Przetłumaczmy fakty te na nasz ścisły język fizjologiczny.

Zwierzę wykonywa jakiś prosty lub złożony ruch dzięki temu, że bądź my je do wykonania tego ruchu zmuszamy (np. podnosimy mu łapę, drażnimy ją prądem i t. d.), bądź też zostaje on spełniony „przypadkowo”, t. j. pod wpływem nieznanym nam impulsów. Ruch ten za każdym razem jest wzmacnia-

ny przez pokarm. Na zasadzie ogólnych praw tworzenia się połączeń czasowych, w szczególności zaś, na zasadzie doświadczeń Krasnogorskiego, dotyczących analizatora ruchowego, możemy z łatwością przewidzieć, że dany ruch, jako bodziec proprioceptywny, stanie się pokarmowym bodźcem warunkowym i będzie wywoływał sam przez się reakcję pokarmową. Lecz prócz tego, wystąpi tutaj i inne zjawisko, które na podstawie ogólnych praw odruchów warunkowych nie daje się przewidzieć: zwierzę zacznie wykonywać dany ruch samodzielnie, czynnie, t. j. bez potrzeby zastosowania tych bodźców, które były przedtem konieczne do jego powstania. Ruch ten będzie się pojawiał jedynie dlatego, że po nim następuje wzmocnienie przez pokarm.

Weźmy drugi wypadek, gdy danemu ruchowi towarzyszy bodziec bezwarunkowy, ujemny dla zwierzęcia. I tutaj ruch staje się bodźcem warunkowym, lecz prócz tego zwierzę zaczyna po pewnym czasie unikać tego ruchu lub też, przy działaniu czynników, które go normalnie wywołują, aktywnie mu się przeciwstawia.

Tak więc, okazuje się, że występujące w obu tych przypadkach zjawisko składa się z dwóch elementów: z jednej strony, na zasadzie znanych nam ogólnych praw, wytwarza się na dany ruch, jako na bodziec proprioceptywny, pokarmowy lub też obronny odruch warunkowy, i z drugiej strony, występuje tu również zjawisko dodatkowe, oparte na specjalnych właściwościach analizatora ruchowego: zwierzę zaczyna bądź wykonywać czynnie dany ruch, bądź też czynnie mu się przeciwstawiać.

Jedna strona opisanego przez nas zjawiska, t. j. fakt, że bodźce proprioceptywne ruchów, podobnie do wszelkich innych *bodźców*, mogą zostać powiązane z jakąś czynnością zwierzęcia i stać się jej sygnałami, jest już w dostatecznej mierze zbadaną i opracowaną. Znamy prawa powstawania takiego odruchu warunkowego, prawa jego istnienia i hamowania. Lecz druga strona opisanego zjawiska, polegająca na tem, że zwierzę bierze *czynny* udział w danej sytuacji, wykonywując ruch, który jest środkiem dla otrzymania pożywienia, lub unikając ruchu, który jest sygnałem czynników szkodliwych, nie była dotychczas poddana ścisłej analizie fizjologicznej. A właśnie fakt powyższy stanowi podstawowe zjawisko nabytej ruchowej działalności zwierząt.

Postawiliśmy sobie za zadanie przenieść powyższą dziedzi-

nę zjawisk na płaszczyznę badań fizjologicznych i rozpocząć systematyczne jej opracowanie, wychodząc z zasad ogólnych, które nas nauczył I. P. Pawłow i posługując się metodami, które dał on nam do ręki. W ten sposób przechodzimy do drugiej części referatu, w którym chcielibyśmy przedstawić pewne wyniki, otrzymane przez nas na tej drodze.

II.

To, co powiedzieliśmy wyżej, wskazuje nam, jak należy skonstruować najprostsze doświadczenia, któreby ilustrowały elementarne zjawiska ruchowej działalności zwierząt. Należy zmuszać psa do wykonywania jakiegokolwiek ruchu, wzmacniać ten ruch przez pokarm lub przez bodziec, wywołujący reakcję obronną, i następnie badać nie tylko zwykły odruch warunkowy, który wówczas powstaje, lecz również i losy samego ruchu. Na zasadzie przytoczonych wyżej danych, powinniśmy oczekiwać, że zwierzę bądź nauczy się samodzielnie ruch powyższy wykonywać, bądź też zacznie mu się czynnie przeciwstawiać.

Z początku należało rozstrzygnąć szereg zagadnień natury technicznej:

1) Jaki wybrać ruch?

Wypróbowaliśmy ruchy rozmaite: szczekanie, ruch wstawiania, podnoszenie łap i t. d. Najlepszy okazał się ten ostatni ruch, ponieważ jest prosty, z łatwością daje się wywoływać i można go ściśle zapisywać na kimografjonie.

2) W jaki sposób wywoływać dany ruch?

Z początku używaliśmy w tym celu słabego prądu elektrycznego, lecz wówczas niepożądaną komplikację stanowiła pojawiająca się bezwarunkowa reakcja obronna. Z tego też powodu, w dalszych naszych doświadczeniach wywoływaliśmy pożądaną ruch nogi, podnosząc ją biernie przy pomocy specjalnie skonstruowanego przyrządu.

3) Wreszcie, kwestja wzmacniającego bodźca bezwarunkowego.

W jednych doświadczeniach stosowane było wzmacnianie przez pokarm, w tych zaś, gdzie należało użyć bodźca, wywołującego reakcję obronną, stosowaliśmy wdmuchiwanie psu do ucha strumienia powietrza lub też wlewanie do pyska kwasu.

W niniejszym referacie zatrzymamy się przeważnie na tej

grupie badanych przez nas zjawisk, w których jako bodziec wzmacniający występuje pokarm.

Najprostsze doświadczenie przedstawia się w zasadzie (jeżeli pominąć szczegóły i modyfikacje), jak następuje.

Przy pomocy specjalnego urządzenia, co parę minut, podnosimy psu łapę i każde podniesienie wzmacniamy przez pokarm. Po pewnej ilości takich skojarzeń (ilość ta zależy od tego, jaką podnosimy nogę, z jakim psem mamy do czynienia i t. d.), można zauważyć, że pies zaczyna podnosić łapę samodzielnie, czynnie, bez naszej pomocy. Otrzymane w ten sposób, czynne ruchy psa wzmacniamy przez pokarm, podobnie, jak to czyniliśmy dotychczas z ruchami biernymi, dzięki czemu utrwalają się one coraz bardziej. Wkońcu podnoszenie łapy przez eksperymentatora staje się zbyteczne, ponieważ pies zaczyna sam wykonywać ów ruch, skoro tylko znajdzie się na stojaku. Po każdym ruchu następuje podanie pokarmu, pies zjada podsunętą mu porcję, poczem, natychmiast, znowu podnosi nogę i t. d.

W ten sposób otrzymaliśmy wynik, który stanowi jedną z podstawowych zasad ruchowego zachowania się zwierząt; wynik ten możemy sformułować, jak następuje: jeżeli jakimkolwiek bądź sposobem (odruchowo, przy pomocy ruchów biernych, lub korzystając z ruchów „przypadkowych” i t. d.) wywoływać u zwierzęcia jakiś ruch i wzmacniać go przez pokarm, to, po pewnej ilości takich skojarzeń, zwierzę zaczyna wykonywać ów ruch czynnie, bez pomocy tych bodźców, które go przedtem wywoływały. Zadanie nasze powinno się obecnie sprowadzić do tego, ażeby ten podstawowy fakt zanalizować, zbadać jego właściwości, a co ważniejsze, jego mechanizm korowy.

Przedewszystkiem należy określić, czem są wytworzone przez nas czynne ruchy?

Oczywiście my, fizjologzy, nie wątpimy, że ich samodzielność jest tylko pozorną i że są one ściśle uzależnione od zewnętrznych oraz wewnętrznych warunków organizmu, innemi słowy, że ruchy te są efektem działalności odruchowej. Wynika stąd, że muszą istnieć bodźce, które je wywołują. Aby odszukać te bodźce, musimy wziąć pod uwagę to, że pies, u którego wytworzono czynne ruchy, niczem tych ruchów nie zdradza w warunkach poza doświadczeniem (t. j. gdy znajduje się w psiarni, na podłodze kamery i t. d.), lecz wystarczy tylko po-

stawić go na stojaku, nałożyć mu rzemienie i przyrząd do podnoszenia łapy, t. j. stworzyć warunki, w których wyrabialiśmy u niego czynne ruchy, i natychmiast zaczynają się one pojawiać. Pies podnosi nogę dopóty, dopóki zachowane są warunki doświadczenia i przerywa tę czynność, gdy się go zdejmie ze stojaka. To nam dowodzi, że bodźcem, wywołującym czynne ruchy, są *okoliczności trwałe doświadczenia*, w których zostały one wyrobione. Musimy więc uznać, że otrzymane przez nas ruchy stanowią efekt ruchowego odruchu warunkowego, którego bodźcem są okoliczności trwałe doświadczenia, zaś czynnikiem wzmacniającym — pokarm.

Następne zagadnienie, jakim zajęliśmy się, było następujące:

Na zasadzie ogólnych praw wytwarzania się odruchów warunkowych, a w szczególności na zasadzie doświadczeń Krasnogorskiego wiemy, że, jeżeli jakikolwiek ruch bierny wzmacniamy przez pokarm, to na ruch ów, a ściślej na sumę bodźców kinestetycznych, powstających przy jego wykonaniu, wytwarza się pokarmowy odruch warunkowy, którego efektem jest m. i. wydzielanie się śliny, zwrócenie się psa w kierunku pokarmu i t. d. Z drugiej strony, dopiero co przekonaliśmy się, że przy wzmacnianiu biernych ruchów przez pokarm przekształcają się one w ruchy czynne. Otóż powstaje pytanie, jaka jest zależność między dwoma powyższymi efektami? Czy zachodzi między nimi jakiś związek, a jeżeli tak, to jaki?

Wykonaliśmy szereg doświadczeń, mających na celu rozstrzygnięcie tej kwestji. Przytaczać ich tu nie będziemy. Zaznaczymy tylko, że doświadczenia te wykazały nam istnienie ścisłej zależności pomiędzy powstawaniem ruchów czynnych i wytwarzaniem się ślinowego odruchu warunkowego. Polega ona na jednoczesności powstawania obu reakcyj: ruch pojawia się w formie czynnej, gdy tylko wytworzy się ślinowy odruch warunkowy na kompleks bodźców kinestetycznych, powstających przy tym ruchu.

Wyrażając się obrazowo, moglibyśmy powiedzieć, że, gdy tylko dany ruch stał się sygnałem dla pokarmu, zwierzę przez wykonywanie tego ruchu zaczyna jakgdyby samo sobie ów sygnał stosować.

Widzimy więc, że przy wzmacnianiu przez pokarm proprioceptywnych bodźców, powstających przy danym ruchu,

z jednej strony powstaje odruch warunkowy, polegający na tem, że stosowany ruch wywołuje wydzielanie się śliny (i inne składniki reakcji pokarmowej), z drugiej zaś strony pojawia się *ru-chowy* odruch warunkowy, w którym okoliczności danego doświadczenia wywołują ruch.

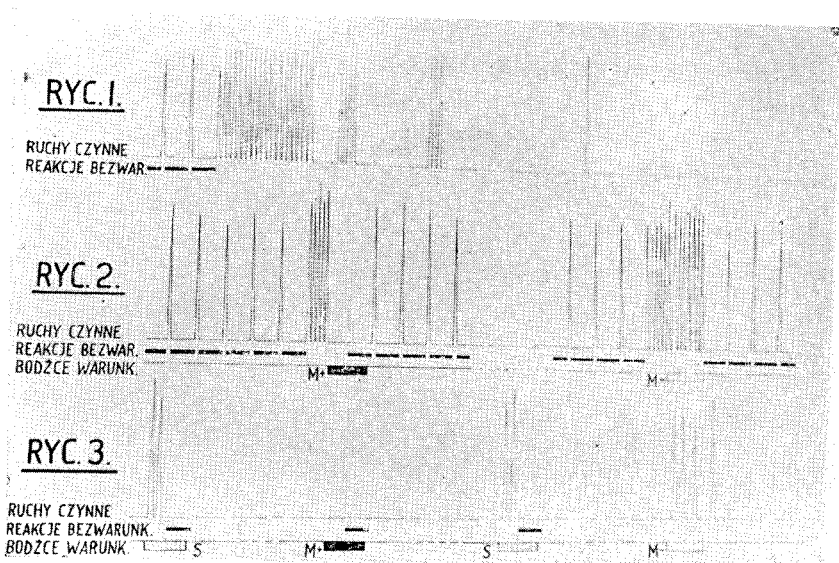
Pierwszy z dwóch wymienionych odruchów powstaje na zasadzie ogólnych praw tworzenia się czasowych połączeń; efekt jego jest identyczny z efektem odruchu wzmacniającego. Drugi odruch, polegający na tem, że zwierzę w danych okolicznościach czynnie wykonywa ruch, będący pokarmowym bodźcem warunkowym, nie podpada pod opisany wyżej, ogólny schemat i stanowi specjalną właściwość analizatora ruchowego. Cecha charakterystyczna, różniąca go od zwykłych odruchów warunkowych, polega na tem, że efektem jego jest nowa reakcja, nie wchodząca w skład reakcji bezwarunkowej na bodziec wzmacniający.

Przekonaliśmy się, że pojawienie się czynnych podniesień łapy jest ściśle uzależnione od wzmacniania przez pokarm. Łatwo przewidzieć, że i dalsze losy tych ruchów zależą od pokarmu, t. j., jeżeli zacząć gasić odruch warunkowy na kinestetyczne bodźce ruchu podnoszenia łapy, to i czynne ruchy wówczas wygasną. Na rys. 1 tabl. I przedstawiony jest schematyczny wykres przebiegu wygasania. Widzimy, że natychmiast po zaprzestaniu podawania pokarmu, podniesienia nogi stają się bardzo częste i pojawiają się bezpośrednio jedno za drugim. Tłumaczy się to tem, że bodziec bezwarunkowy, t. j. akt jedzenia, hamuje czynne podniesienia łapy (p. n.), a więc, jeżeli czynnik ten usuniemy, ruchy te będą się pojawiać z maksymalną częstością. Lecz z drugiej strony, skutek niewzmacniania przez pokarm, muszą one koniec końcem wygasnąć, co, jak widzimy na rysunku, rzeczywiście zachodzi. Co się tyczy reakcji ślinowej, to, jak wynika z doświadczeń, które wykonaliśmy, wygasa ona wcześniej, niż czynne ruchy (możliwe, że zależy to od typu psa, warunków doświadczenia i t. d., zagadnienie to należałoby zbadać specjalnie).

Następnie zajęliśmy się zagadnieniem, jaki wpływ na wytworzone przez nas czynne ruchy wywierają różne bodźce eksteroceptywne: bezwarunkowe, obojętne, warunkowe i t. d.

Co się tyczy bodźca bezwarunkowego, jakim jest pokarm, to, jak wyżej wspomnieliśmy, hamuje on całkowicie czynne ru-

chy: podczas jedzenia pies nigdy łapy nie podnosi i wykonywa ten ruch dopiero wówczas, gdy miska z pokarmem jest pusta. Jeżeli porcje pokarmu powiększyć, czas trwania jedzenia jest dłuższy i pies rzadziej podnosi nogę; naodwrot, gdy przez kilka sekund pokarmu nie podawać, częstość podniesień zwiększa się ad maximum.



Wpływ pokarmu na czynne ruchy objaśnia się tem, że podczas działania bodźca bezwarunkowego proces pobudzenia jest, jak wiadomo, silnie skoncentrowany i wywołuje indukcję ujemną w pozostałych częściach kory.

Podobne działanie, jak pokarm, na podnoszenie nogi wywierają silne bodźce zewnętrzne, wywołujące reakcję orientacyjną. Np. mocny dzwonek, umieszczony tuż nad uchem psa, zastosowany poraz pierwszy, wywołał całkowite zahamowanie czynnych ruchów. Gdy bodziec ten zastosowano jeszcze parę razy, reakcja orientacyjna wygasła i jednocześnie ustał wpływ tego bodźca na omawiane ruchy.

Najważniejsze zadanie polegało na zbadaniu, jakie działanie wywierają na czynne ruchy: pokarmowy bodziec warunkowy i hamulec wewnętrzny, a to z tego względu, że doświadcze-

nie to rozwiązuje bezpośrednio zagadnienie stanu koncentracji wzgl. promieniowania procesu pobudzenia i hamowania podczas działania odpowiedniego bodźca. Dlatego też, zarówno dawniej, w roku 1929 w Warszawie, jak i obecnie, wykonaliśmy szereg doświadczeń w celu dokładnego zbadania powyższej kwestji. Ponieważ we wszystkich tych doświadczeniach rezultaty otrzymane były jednoznaczne, przytoczymy dla przykładu jedno z nich.

Doświadczenie wykonano na psie „Żurka”, u którego m. i. wytworzone były: pokarmowy odruch warunkowy na metronom 120 uderzeń na 1', oraz hamulec różniczkowy na metronom 60 uderzeń na 1'. Następnie, u psa tego wytworzono ruchowy odruch warunkowy, polegający na tem, że pies w okolicznościach doświadczenia podnosił prawą tylną kończynę i po każdym takim ruchu otrzymywał pokarm.

Celem naszym było zbadanie wpływu obydwu metronomów na występujące w ciągu całego doświadczenia czynne ruchy.

Powstała tutaj jednak pewna trudność techniczna. W jakiej chwili zastosować powyższe bodźce eksteroceptywne? Podczas jedzenia stosować ich nie można, gdyż kora znajduje się wówczas w stanie zahamowania i nie moglibyśmy otrzymać żadnego rezultatu. Gdy tylko pies kończy jedzenie, to natychmiast podnosi łapę i znowu otrzymuje pokarm. Dlatego też, ażeby otrzymać wyraźny rezultat, postępowaliśmy w ten sposób, że przez parę sekund pokarmu nie dawaliśmy i, gdy pies podnosił łapę raz za razem, stosowaliśmy metronom dodatni, lub też ujemny. Wyniki były następujące: bodziec warunkowy wywoływał zwykłą swoją reakcję pokarmową zarówno ślinową, jak i ruchową (pies zwracał się w kierunku miski) i jednocześnie hamował całkowicie czynne ruchy podnoszenia nogi. Natomiast hamulec różniczkowy, powodując hamowanie wydzielania się śliny, bądź nie wpływał zupełnie na wykonywane z maksymalną częstością ruchy, bądź też je nawet przyśpieszał i potęgował.

Tak więc okazuje się, że warunkowy bodziec pokarmowy działa w ten sam sposób, co i bodziec bezwarunkowy, t. j. podczas swego działania wywołuje w korze mózgowej koncentrację pobudzenia i ujemną indukcję w pozostałych jej częściach. Naodwrot, hamulec wewnętrzny wywołuje podczas swego działania

koncentrację hamowania, co pociąga za sobą indukcję dodatnią w pozostałych częściach kory, a w szczególności w analizatorze ruchowym.

Na tem zakończymy pierwszą część niniejszego referatu, w której mówiliśmy o ruchowym odruchu warunkowym, wytworzonym na okoliczności trwale doświadczenia. Chcielibyśmy podkreślić dwa zasadnicze, otrzymane przez nas, prawa, któremi w dalszym ciągu będziemy się posługiwali.

Prawo I polega na tem, że, jeżeli w okolicznościach doświadczenia dany ruch jest wzmacniany przez pokarm, to zwierzę zaczyna wykonywać ów ruch czynnie (t. j. wytwarza się na okoliczności doświadczenia ruchowy odruch warunkowy) i następnie, że odruch ten wygasa, gdy przestajemy go wzmacniać.

Prawo II polega na tem, że bodźce warunkowe hamują czynne ruchy, zaś hamulce wewnętrzne jeszcze bardziej je potęgują.

III.

Obecnie przechodzimy do następnej grupy doświadczeń, w których ruchowy odruch warunkowy był wytwarzany nie tak, jak poprzednio, na okoliczności trwale doświadczenia, ale na bodźce w wąskim znaczeniu tego słowa — sporadyczne, takie, jakie stosuje się w zwykłych doświadczeniach z odruchami warunkowymi.

Oczywiście najprostszy sposób wytworzenia takiego odruchu polega na tem, że wytwarzamy najpierw odruch na okoliczności trwale, a następnie różnicujemy go do okresu działania danego bodźca zewnętrznego, mianowicie, wzmacniamy przez pokarm te ruchy czynne, które występują podczas tego bodźca i pozostawiamy bez wzmocnienia ruchy, pojawiające się w przerwach. Jak wynika z odpowiednich doświadczeń, w ten sposób bardzo łatwo udaje się wytworzyć ruchowy odruch warunkowy na dany bodziec, stosowany sporadycznie.

Lecz jest rzeczą ważną, aby doprowadzić do wytworzenia się omawianego odruchu warunkowego na innej drodze, mianowicie, przez stosowanie od samego początku danego bodźca zewnętrznego jednocześnie z określonym biernym ruchem i przez wzmacnianie za każdym razem tego zespołu przy pomocy pokarmu.

Na pierwszy rzut oka wydaje się, że w wypadku tym ruchowy odruch warunkowy powinien się wytworzyć od razu na zastosowany bodziec zewnętrzny, t. j., że, gdy zespół, złożony z tego bodźca i biernego ruchu, stanie się pokarmowym bodźcem warunkowym, wówczas oba elementy tego zespołu jakoś się ze sobą powiążą, wskutek czego, dany bodziec zacznie samodzielnie wywoływać wymieniony ruch. Napozór przecież, w ten właśnie sposób przebiega owo popularne „doświadczenie” uczenia psa podawania łapy, w którym na dźwięk słów „daj łapę” podnosimy psu przednią kończynę i następnie dajemy mu pokarm.

Jednak wyniki, otrzymane w ścisłych doświadczeniach, przeczą tym intuicyjnym przypuszczeniom i wykazują, że powyższe zjawisko powstaje zupełnie inaczej, niż można było oczekiwać i, że nie mamy tutaj do czynienia ze zwykłym powiązaniem ze sobą poszczególnych elementów zespołu. Ze względu na to, że omawiane zagadnienie jest ważne i posiada duże znaczenie dla zrozumienia mechanizmu ruchowych odruchów warunkowych, musimy poświęcić mu nieco uwagi i rozpatrzeć je bardziej szczegółowo.

Weźmy pod uwagę serję doświadczeń, wykonaną przez nas w początku 1932 r. na psie „Czarny”. Jako bodziec zewnętrzny, zastosowany był dźwięk bulgotania, którego izolowane działanie trwało 15”; w 10-ej sekundzie działania tego bodźca podnoszono psu, przy pomocy specjalnego urządzenia, prawą przednią łapę, w 15-ej sek. łapę opuszczano i podawano psu pokarm. Powyższe skojarzenia stosowano co 5 minut.

Jak było do przewidzenia, już po kilku skojarzeniach, na bodziec zespołowy, jakim jest bulgotanie wraz z biernym podniesieniem łapy, zaczął wytwarzać się pokarmowy odruch warunkowy. Po pewnym czasie można było zauważyć, że pies, który dotychczas stał spokojnie na stojaku, w przerwach między stosowanymi bodźcami zaczyna samodzielnie podnosić łapę. W ciągu dni następnych podniesienia te występują coraz częściej i niekiedy zdarza się, że pies w ciągu całej przerwy raz za razem wykonywa ten ruch. Jednocześnie utrwała się ślinowy odruch warunkowy na bulgotanie. Lecz mimo to, nietylko nie otrzymujemy oczekiwanego wyniku, polegającego na tem, że pies na dźwięk bulgotania ma wykonywać ruch podnoszenia łapy.

py, ale wręcz przeciwnie: pies, który niekiedy podczas całej przerwy między stosowanymi bodźcami wciąż podnosi łapę, gdy tylko rozlega się dźwięk bodźca, natychmiast uspakaja się i przybiera pozycję wyczekującą, wyciągając łeb w kierunku miski.

Powyższy przebieg doświadczenia był dla nas z początku zupełnie nieoczekiwany i, rzeczywiście, na pierwsze wejście wydaje się on paradoksalny: stosujemy bulgotanie wraz z biernymi podniesieniami łapy i wzmacniamy ten zespół przez pokarm; oczekujemy, że, gdy tylko oba składniki zespołu zostaną powiązane z pokarmem, zwiążą się one również ze sobą. Istotnie, zarówno bulgotanie, jak i bierne podniesienia łapy stają się wkrótce pokarmowymi bodźcami warunkowymi; natomiast druga część oczekiwanego rezultatu nie sprawdza się, bowiem nie można zauważyć nawet najmniejszej tendencji do powiązania się bulgotania ze stosowanym ruchem.

Dzisiaj wynik powyższy jest zupełnie dla nas zrozumiały: jest on po prostu następstwem tych praw, które wyprowadziliśmy powyżej.

Musimy rozpatrywać całe zjawisko w ten sposób, jakgdyby każdy ze składników zespołu występował samodzielnie, niezależnie jeden od drugiego. Wówczas łatwo zorientujemy się, że z jednej strony, ponieważ bierne podniesienie nogi staje się bodźcem warunkowym, przeto, na zasadzie prawa I, wytwarza się ruchowy odruch warunkowy na okoliczności trwałe doświadczenia; z drugiej jednak strony, bulgotanie również staje się pokarmowym bodźcem warunkowym, wywołującym reakcję ślinową, dzięki czemu, jak to wynika z prawa II, hamuje ono czynne ruchy, wytworzone na okoliczności doświadczenia.

W ciągu następnych dni położenie w zasadzie nie zmienia się, jedynie pojawiające się w przerwach ruchy czynne stają się mniej częste. Fakt ten tłumaczy się tem, że ruchy te, nie będąc wzmacniane przez pokarm, odróżnicowują się od ruchów biernych, które, stosowane zawsze z bulgotaniem, ulegają stale wzmocnieniu. Oczywiście, pogarsza to jeszcze bardziej sytuację i zmniejsza nadzieję na wytworzenie się w końcu wyrabianego odruchu.

Na szósty dzień doświadczeń zmieniamy stosowaną dotychczas taktykę, mianowicie, wychodząc z przesłanek, o których mowa niżej, zaczynamy stosować od czasu do czasu samo

bulgotanie *bez* podniesienia nogi i *bez* wzmacniania; innemi słowy, przeciwstawiamy, jakgdyby, wzmacnianym przez pokarm zespołom, składającym się z bulgotania i ruchu, samo bulgotanie. Sposób ten nader szybko doprowadza nas do pożądanego celu. Już w pierwszym doświadczeniu, w którem został on zastosowany, pies zaczyna samodzielnie podnosić łapę *na bulgotanie*. Stopniowo znikają ruchy czynne w przerwach i po paru dniach zwierzę wykonywa czynny ruch podnoszenia nogi wyłącznie w trakcie bulgotania, w przerwach zaś stoi zupełnie spokojnie. Odruch należy uważać za wytworzony.

Zatrzymajmy się chwilę na otrzymanych rezultatach.

Z przytoczonego doświadczenia (jak również i z innych analogicznych) wynika, że, stosując bodziec zewnętrzny wraz z biernym ruchem i wzmacniając zespół ten przez pokarm, nie można w żaden sposób osiągnąć tego, aby pies zaczął stosowany ruch wykonywać czynnie pod wpływem danego bodźca. Żeby otrzymać wymieniony rezultat, należy, prócz wzmacnianego przez pokarm zespołu, składającego się z bodźca zewnętrznego i ruchu, zacząć stosować sam ów bodziec bez wzmocnienia, innemi słowy, należy go zacząć *gasić*.

Gdy w roku 1929 w Warszawie uzyskaliśmy poraz pierwszy wyżej opisany wynik, byliśmy nim nieco zaskoczeni i dopiero analiza szeregu następnych doświadczeń doprowadziła nas do jego wyjaśnienia. Należy jednak zaznaczyć, że, patrząc na ten wynik z punktu widzenia biologicznego, musimy go uważać za zupełnie zrozumiały. Bodziec warunkowy (jakim jest w pierwszym okresie doświadczeń bulgotanie) jest przecież sygnałem, który zwiastuje o podaniu pokarmu, reakcja nań powinna więc być wyłącznie pokarmowa (wydzielanie śliny, zwrócenie się psa w kierunku miski i t. d.). Wszelkie inne ruchy (jak np. podniesienie łapy) są wówczas zbyteczne; mogą one jedynie szkodzić, odciągając niepotrzebnie energję, skupioną w odpowiednich ośrodkach. Lecz w wypadku, gdy sam bodziec zewnętrzny nie jest wzmacniany, a wzmacnianiu ulega on jedynie w zespole z podniesieniem łapy, wówczas ruch ten nabiera istotnego znaczenia i staje się warunkiem, koniecznym dla otrzymania pokarmu. Nic więc dziwnego, że dopiero wówczas zaczyna się on pojawiać pod wpływem owego bodźca.

Lecz nas interesuje na tem miejscu nie sens biologiczny otrzymanych wyników i celowość odpowiedniego zachowania

się zwierzęcia, lecz przede wszystkim mechanizm fizjologiczny tego zachowania się i nad nim właśnie musimy się obecnie za-
stanowić.

Jeżeli weźmiemy pod uwagę obydwie składniki zespołu: bulgotanie i podnoszenie łapy, to zobaczymy, że siła obu tych bodźców bynajmniej nie jest jednakowa. Bulgotanie, stosowane oddzielnie, daje w przeciągu 15" swego izolowanego działania około 40 podziałek śliny (=8 kropel) podczas, gdy samo bierne podniesienie nogi w ciągu tegoż czasu daje zaledwie połowę tej ilości. Tak więc, możemy przypuścić, że bulgotanie wskutek parokrotnego niewzmacniania słabnie, dzięki czemu, siła jego staje się równą sile drugiego składnika zespołu, t. j. bodźca proprioceptywnego ruchu. W ten sposób połączenie pomiędzy obydwoma składnikami, które przedtem nie mogło się być ujawnić (gdyż dźwięk bulgotania maskował słabszy od niego bodziec, jakim jest podniesienie łapy), teraz dopiero ma możliwość wykazania swego istnienia.

Ażeby sprawdzić powyższe przypuszczenie, wykonaliśmy na drugim psie („Fingał”) serję doświadczeń, analogiczną do poprzedniej, z tą jedynie różnicą, że zamiast silnego bodźca — bulgotania, użyliśmy bodźca niezmiernie słabego, w postaci bardzo cichego szumu.

Doświadczenia były prowadzone zupełnie w ten sam sposób, co w poprzedniej serji, i wkrótce mogliśmy się przekonać, że tym razem, bodziec zewnętrzny (szum) jest znacznie słabszy od bodźca proprioceptywnego, jakim jest podniesienie łapy. To ostatnie, podczas 15" wywoływało wydzielenie 25 podziałek śliny, podczas gdy szum dawał w ciągu tego samego czasu zaledwie 15 podziałek. I pomimo to przebieg doświadczeń był identyczny z poprzednim: ruchowy odruch warunkowy, polegający na podnoszeniu łapy na szum, nie wytwarzał się tak długo, dopóki stosowaliśmy wyłącznie zespół szumu wraz z ruchem, wzmacniając go pokarmem; wystarczyło zaś wprowadzić omówioną wyżej modyfikację (zacząć stosować sam szum), aby odruch powyższy zaraz się wytworzył.

Tak więc przypuszczenie, które wyżej podaliśmy, nie było słuszne, albowiem szum od samego początku był słabszym bodźcem od podniesienia łapy, nie mógł więc jego maskować. Prawda, tym razem można było pomyśleć, że był on *zbyt* słaby i został sam zamaskowany przez bodźce kinestetyczne ruchu, jed-

nak byłoby to zupełnie nieprawdopodobne, gdyż pożądaný rezultat osiągnęliśmy tu przecież nie przez spotęgowanie szumu, a wprost przeciwnie, przez jego gaszenie, co może się równać jedynie osłabieniu.

Ażeby wyjaśnić mechanizm omawianego przez nas odruchu, przytoczymy doświadczenia, wykonane przez nas jeszcze w Warszawie i następnie wielokrotnie sprawdzane.

U psa wytworzono pokarmowy odruch warunkowy, powiedzmy, na metronom 120 uderzeń na 1' oraz hamulec różniczkowy na metronom 60 uderzeń na 1'. Gdy zarówno bodziec, jak i hamulec, były już ustalone, wytworzono ruchowy odruch warunkowy w postaci podniesienia prawej przedniej łapy na okoliczności trwałe, i następnie zróżnicowano ten odruch do okresu działania lampki elektrycznej, zapalanej co kilka minut. W ten sposób osiągnęliśmy to, że pies przy zapalanej lampce podnosił stale nogę, gdyż tylko wówczas otrzymywał pokarm, natomiast w przerwach stał zupełnie spokojnie. Gdy i ten odruch był w zupełności wykształcony, przystąpiono do głównej części doświadczenia, mianowicie, w przerwach, gdy pies stał spokojnie, stosowano od czasu do czasu metronom dodatni lub ujemny. Doświadczenie dało zupełnie wyraźne i stałe rezultaty: metronom dodatni wywoływał w ciągu 15" swego izolowanego działania zwykłą reakcję ślinową i nigdy nie powodował podniesień nogi, natomiast podniesienia te pojawiały się regularnie pod wpływem metronomu ujemnego, który okazywał się wówczas niekiedy rozhamowanym (tabl. I ryc. 3). Oczywiście, zbyteczne jest dodawać, że metronom jednocześnie z ruchem nigdy przedtem nie występował.

Następnie stosowano metronom dodatni, przedłużając izolowany okres jego działania ponad przepisowe 15 sekund oraz gaszono ten bodziec, nie wzmacniając go przez pokarm. I w jednym i w drugim wypadku bodziec ten wywoływał podniesienia łapy.

W doświadczeniach powyższych występuje wyraźnie fakt następujący:

Wszystkie czynniki, działające jako bodźce bezwarunkowe (pokarm) lub warunkowe, wywołują zwykłą swą, ściśle określoną, reakcję i nigdy nie prowokują podniesień łapy. Natomiast bodźce, będące hamulcami wewnętrznymi reakcji pokarmowej,

stale wywołują podniesienia łapy, chociaż nie były one nigdy dotychczas stosowane jednocześnie z tym ruchem.

Od czasu, gdy po raz pierwszy otrzymaliśmy powyższe fakty, były one przez nas wielokrotnie sprawdzane i nie budzą obecnie żadnych wątpliwości: gdy tylko w korze mózgowej pojawia się proces hamowania, natychmiast zjawiają się wytworzone czynne ruchy zwierzęcia. Zjawisko to zachodzi tak regularnie, że nieraz, naodwrot, z nieoczekiwanego wystąpienia czynnych ruchów możemy wnosić o pojawieniu się w korze mózgowej procesu hamowania.

Biorąc pod uwagę wyniki opisanych ostatnio doświadczeń, nie trudno nam będzie rozstrzygnąć postawione wyżej zagadnienie, dlaczego ruchowy odruch warunkowy, w którym bulgotanie wywołuje ruch podniesienia nogi, wytwarza się dopiero wówczas, gdy prócz wzmacnianego przez pokarm zespołu stosuje się również samo bulgotanie bez pokarmu. Dopóki w doświadczeniach stosujemy jedynie wzmacniany przez pokarm zespół, złożony z bulgotania i biernego ruchu, dopóty bulgotanie jest bodźcem warunkowym i, jako taki, hamuje ono wytworzone na okoliczności trwale czynne ruchy. Dopiero, gdy zaczynamy stosować samo bulgotanie bez wzmocnienia, t. j., gdy zaczynamy częściowo je gasić, przetwarzamy bodziec ten stopniowo w hamulec, dzięki czemu ruchy czynne zaczynają się nań pojawiać.

Tak więc widzimy, że wewnętrzny mechanizm omawianego wyżej ruchowego odruchu warunkowego przedstawia się w rzeczywistości zupełnie inaczej, niż mogliśmy się na początku spodziewać. Pies na dźwięk bulgotania zaczyna czynnie podnosić łapę, bynajmniej nie dlatego, że ruch ten związał się w jakiś bliżej nie określony sposób z tym bodźcem, wskutek wielokrotnych powtórzeń tego połączenia, lecz dzięki temu, że bulgotanie stało się **h a m u l c e m** w stosunku do reakcji pokarmowej. I każdy inny hamulec może wywoływać ten ruch narówni z bodźcem, na który dany ruchowy odruch warunkowy został wytworzony.

Należy zaznaczyć, że wyżej podane zasady, które należy uważać za podstawowe, nie zawsze występują tak wyraźnie, jak to przed chwilą opisaliśmy.

I. Mogliśmy często przekonać się, że, gdy hamulec różniczkowy jest bardzo utrwalony i stary, lub też, gdy bodziec warunkowy, który gasimy, został zahamowany zbyt silnie, wówczas czynne ruchy, które powinny się były pojawić, nie występują.

Najwidoczniej, ażeby dany hamulec mógł wywołać wytworzone ruchy, musi on znajdować się w odpowiednim stadjum i jeżeli stadjum to minie i hamulec zostanie nazbyt pogłębiony, wówczas traci on wymienioną własność.

Przypomnijmy sobie, że zupełnie analogicznie przedstawia się sytuacja w doświadczeniach Kałmykowa, dotyczących zjawiska indukcji dodatniej. Jak wiadomo, indukcja dodatnia również nie jest własnością stałą procesu hamowania, lecz występuje jedynie w pewnym określonym stadjum, mianowicie, gdy hamulec nie jest zbyt utrwalony i posiada jeszcze dostateczne napięcie. Analogja między faktem, otrzymanym przez Kałmykowa i zjawiskiem, opisanem przed chwilą, nie jest przypadkowa, gdyż pojawienie się czynnych ruchów pod wpływem hamulców nie jest przecież niczem innym, jak indukcją dodatnią, powstającą w analizatorze ruchowym pod wpływem procesu hamowania.

II. Nie możemy również przemilczeć faktu, że, gdy ruchowy odruch warunkowy jest już silnie utrwalony, wówczas w odpowiednich warunkach zdarza się, że nie tylko hamulec, jak to opisaliśmy wyżej, ale i bodziec warunkowy może wywoływać wytworzone ruchy, co pozornie przeczy wyłożonym wyżej zasadom. Ponieważ zjawisko to jest dosyć zawile i analiza jego zaprowadziłaby nas zbyt daleko, przeto jesteśmy zmuszeni narazie kwestję tę pominąć.

Dotychczas omawialiśmy warunki, jakie musi spełniać bodziec, aby mógł wywoływać wytworzone ruchy i wykazaliśmy, że własność tę posiada on wówczas, gdy jest hamulcem, znajdującym się w stadjum indukcyjnem.

Obecnie chcielibyśmy jeszcze pokrótce poruszyć kwestję, jakim warunkom musi odpowiadać ruch, aby mógł się stać efektem ruchowego odruchu warunkowego. Nie będziemy na tem miejscu przytaczali dokładnie odpowiednich doświadczeń, a jedynie krótko podamy ich wyniki.

Przypuśćmy, że wytworzyliśmy następujące ruchowe odruchy warunkowe: na lampkę pies podnosi przednią łapę, na ton — tylną, na metronom szczeka. Wszystkie te odruchy wzmacniane są przez pokarm. Okazuje się, że każdy z tych ruchów bynajmniej nie jest związany specyficznie z bodźcem, na który został wytworzony, lecz w odpowiednich warunkach mogą powstawać reakcje zastępcze, np. metronom może wywoływać

podniesienie przedniej lub tylnej łapy, lampka — szczekanie itd.; dowolny zaś hamulec, niezwiązany z żadną z tych reakcyj ruchowych, może sprowokować każdą z nich. Istotną cechą wszystkich tych doświadczeń jest jednak to, że pod wpływem każdego z wymienionych bodźców (lub też jakiegoś hamulca), może wystąpić tylko taki ruch, który został już *wytworzony*, t. j. który jest już efektem jakiegoś ruchowego odruchu warunkowego. Łatwo wykazać, że ośrodek takiego ruchu znajduje się w okolicznościach doświadczenia w stanie wzmożonej pobudliwości, nie więc dziwnego, że ruch ten pojawia się pod wpływem fali indukcji dodatniej, którą wywołuje hamulec.

Widzimy obecnie, jak daleko musieliśmy odstąpić od naszych pierwotnych przypuszczeń, które polegały na tem, że dlatego dany bodziec wywołuje określony ruch, iż utworzyło się między nimi połączenie, wskutek jednoczesnego ich stosowania. Widzimy, że w naszych obecnych rozważaniach nie może być nawet mowy o jakichkolwiek „połączeniach” — pojęcie to nie może nas w tym wypadku zadowolić, gdyż z jednej strony dany ruch może być wywołany przez bodźce, które dotychczas nie miały z nim nic wspólnego, z drugiej zaś strony, dany bodziec może prócz ruchu, który był z nim skojarzony, wywoływać zaścępczo i inne ruchy.

Pozostaje jeszcze odpowiedzieć na pytanie: czy jeżeli wytworzyliśmy już ruchowy odruch warunkowy i ćwiczymy go bardzo długo, czy wówczas, utworzy się wreszcie bezpośrednie połączenie między obydwoma odpowiedniami ośrodkami?

Prawdę powiedziawszy, na pytanie to trudno dać jakąś określoną odpowiedź, albowiem nie mamy w gruncie rzeczy żadnego kryterjum, któreby nam istnienie tego połączenia potwierdzało. Jeżeli np. mówimy, że między ośrodkami bodźców: warunkowego i bezwarunkowego powstało czasowe połączenie, to wnioskujemy o tem stąd, że, na skutek jednoczesnego stosowania, bodziec warunkowy daje nam reakcję bodźca bezwarunkowego. Lecz ruchowy odruch warunkowy powstaje, jak widzieliśmy, na zupełnie innej drodze i nie zależy on od jednoczesnego występowania obu elementów odruchu, lecz od wzmacniania ich przez pokarm. Dlatego też należy być w tym wypadku bardzo ostrożnym w stosowaniu szablonowego objaśnienia, które może jedynie zaciemnić to i tak trudne, a ważne zagadnienie.

IV.

Obecnie chcielibyśmy jeszcze zwrócić uwagę na pozostałe grupy badanych przez nas ruchowych odruchów warunkowych.

Zaznaczyliśmy na początku, że ruchowy odruch warunkowy, powstający przy wzmacnianiu danego ruchu przez pokarm, przedstawia jedną z odmian różnych nabytych reakcyj organizmów. Powtórzmy raz jeszcze, na czem on polega.

Jeżeli zespół, składający się z danego bodźca zewnętrznego i określonego ruchu, jest wzmacniany przez pokarm, zaś każdy ze składników tego zespołu oddzielnie wzmacniany nie jest, wówczas, po pewnym czasie, dany bodziec zaczyna wywoływać wymieniony ruch.

Jeżeli skonstruujemy doświadczenie w zupełnie analogiczny sposób, z tą tylko różnicą, że jako bezwarunkowy bodziec wzmacniający będzie stosowany nie pokarm, lecz bodziec, wywołujący reakcję obronną (np. wdmuchiwanie strumienia powietrza do ucha psa, wlewanie do pyska kwasu i t. d.) to zobaczymy, że otrzymamy reakcję odwrotną do tej, jaką otrzymaliśmy przy stosowaniu pokarmu. Dany bodziec zewnętrzny nie tylko nie będzie wywoływał ruchu, który z nim razem występował, lecz przeciwnie, zacznie wywoływać ruch antagonistyczny, t. j. zwierzę będzie się broniło przed wykonaniem danego ruchu.

Jest rzeczą jasną, że, jeżeli weźmiemy pod uwagę inne bodźce bezwarunkowe, to dadzą się one zaliczyć zawsze do jednej z dwóch grup: jedne, jak pokarm, stosowane, jako czynniki wzmacniające dla danego ruchu, będą powodowały powstawanie tego ruchu, drugie, jak kwas, użyte w tej samej roli, będą prowadziły do pojawienia się ruchu antagonistycznego. Pierwsze z wymienionych bodźców nazwiemy *dodatnimi*, drugie — *ujemnymi*. Łatwo spostrzec, że bodźcom dodatnim odpowiadają w psychologii bodźce przyjemne, ujemnym — przykre. W ten sposób uzyskujemy obiektywną fizjologiczną definicję bodźców przyjemnych i przykrych.

Oprócz wyżej opisanych dwóch odmian badanych przez nas ruchowych odruchów warunkowych, wyodrębniliśmy jeszcze dwie odmiany, które obecnie przedstawiamy.

W pierwszych dwóch odmianach wzmacnialiśmy (bądź przez pokarm, bądź przez bodziec ujemny) zespół złożony z bodźca zewnętrznego i ruchu, pozostawialiśmy zaś bez wzmocnienia

poszczególne składniki tego zespołu; innemi słowy, ruch był tu dopełnieniem do zespołowego bodźca warunkowego. W następnych dwóch odmianach, które obecnie omówimy, naodwrot, zespół złożony z danego bodźca i ruchu nie jest wzmacniany, natomiast wzmacnianiu ulega sam bodziec zewnętrzny; innemi słowy, ruch występuje tu w roli hamulca warunkowego.

Tak więc, w wypadku, gdy bodźcem wzmacniającym jest pokarm, konstrukcja doświadczenia będzie następująca: sam bodziec zewnętrzny jest wzmacniany przez pokarm, zaś zespół złożony z tego bodźca i danego ruchu wzmacniany nie jest; nie trudno przewidzieć, że wówczas dany bodziec zacznie wywoływać ruch antagonistyczny do stosowanego, t. j. zwierzę będzie się broniło przed wykonaniem tego ruchu. W wypadku, gdy bodźcem wzmacniającym będzie bodziec ujemny, wynik będzie przeciwny: zwierzę na dany bodziec zewnętrzny będzie stale wykonywało dany ruch.

Wszystkie cztery przytoczone przez nas odmiany ruchowych odruchów warunkowych zebrane są na tablicy II.

TABLICA II.

Odmiana	Zespół bodźca ekster. i ruchu	Bodziec eksteroeceptywny	Ruch	Bodziec wzmacniający	Reakcja odruchu war.
I	wzmacniany	nie wzmacniany	nie wzmacniany	dodatni	ruch zastosowany
II	wzmacniany	nie wzmacniany	nie wzmacniany	ujemny	ruch antagonistyczny
III	nie wzmacniany	wzmacniany	nie wzmacniany	dodatni	ruch antagonistyczny
IV	nie wzmacniany	wzmacniany	nie wzmacniany	ujemny	ruch zastosowany

Nie będziemy obecnie zajmowali się dokładnym opisem trzech wyliczonych ostatnio odmian, ani też ich analizą. Doświadczenia, mające na celu wyjaśnienie ich istotnego mechanizmu, nie są w tej chwili jeszcze zakończone.

Jedynie pozwolimy sobie powiedzieć kilka słów o ostatniej z wyliczonych odmian, ponieważ wyniki doświadczeń, które jej dotyczą, są, jak się nam wydaje, dość ciekawe.

Doświadczenia te prowadzono w sposób następujący (doświadczenia z „Żurką”, „Fingalem” i „Nordem”):

Z początku, przez wzmacnianie jakiegoś bodźca zewnętrznego (np. dzwonka) przy pomocy wlewania psu do pyska kwasu wytwarzano zwykły kwasowy odruch warunkowy. Po należytem wykształceniu tego odruchu, od czasu do czasu, podczas działania dzwonka podnosimy psu łapę (powiedzmy przednią prawą) i wówczas kwasu nie wlewamy. Bardzo szybko daje się zauważyć, że z podniesienia łapy tworzy się hamulec warunkowy, t. j. na kompleks złożony z dzwonka i tego ruchu reakcja ślinowa zmniejsza się. Jednocześnie, pies zaczyna na dzwonek podnosić samodzielnie prawą przednią łapę, t. j., jakgdyby sam sobie stosuje ów hamulec warunkowy. Oczywiście w tym wypadku również nie dajemy kwasu. Wkrótce powyższy odruch ruchowy utrwala się i pies za każdym razem podnosi łapę na dzwonek; odruch ślinowy szybko obniża się do zera, ponieważ dzwonka nigdy odtąd nie wzmacniamy.

Po całkowitem wytworzeniu się odruchu, doświadczenie przebiega zazwyczaj w sposób następujący: stawiamy psa na stojaku, naklejamy mu balonik do śliny i t. d. i następnie co parę minut stosujemy dzwonek. Przy każdym dzwonku pies wielokrotnie podnosi przednią prawą nogę, wobec czego wzmocnienia przez kwas oczywiście nie stosujemy. Mija w ten sposób szereg dni, a nawet tygodni, podczas których pies stale na dzwonek podnosi łapę i nie mamy wcale okazji do zastosowania kwasu. Raz w ciągu szeregu doświadczeń zdarza się, że dzwonek nie wywoła podniesienia łapy, natychmiast wtedy dajemy wzmocnienie zapomocą kwasu i tem jakgdyby odświeżamy na długi czas odruch przez nas wytworzony. Nie bacząc na to, że pies stoi około pół godziny na stojaku i nie otrzymuje żadnego bodźca bezwarunkowego, nie wykazuje on najmniejszych oznak senności. Jeżeli weźmiemy jakiś inny bodziec zewnętrzny i zaczniemy go wzmacniać przez kwas, to zauważymy, że, gdy tylko bodziec ten stanie się bodźcem warunkowym, natychmiast pies zacznie nań wykonywać ruchy podnoszenia łapy.

Należy dodać, że odruch, o którym mówimy, jest ciekawy również z tego względu, że jest on, jeśli można się tak wyrazić, niedostępny dla jakichkolwiek wpływów. Nie daje się on, praktycznie biorąc, ani wygasić, ani zróżnicować. Albowiem, kiedy dzwonek zaczyna wywoływać ruch podnoszenia łapy, to na za-

sadzie prawa generalizacji wszystkie podobne dźwięki, jak trzaski, terkotanie i t. d. również nabywają tej samej własności. Ponieważ zaś, wytworzony w ten sposób odruch warunkowy, istnieje niezwykle długo bez żadnego wzmacniania, przeto o różniczkowaniu nie może być mowy. Odróżnicować od siebie dwa bodźce możemy jedynie *przed* wprowadzeniem ruchu. Tak np., jeżeli z dzwonka uczyniliśmy kwasowy bodziec warunkowy i odróżnicowaliśmy odeń terkotanie, wówczas, po wytworzeniu się opisanego wyżej ruchowego odruchu warunkowego, okaże się, że terkotanie nadal występuje w roli hamulca różniczkowego i nie wywołuje już ruchu podnoszenia kończyny.

V.

Na zakończenie tego referatu zreasumujemy w krótkości główne myśli i zagadnienia, które były jego przedmiotem.

Przedewszystkiem, chcieliśmy zwrócić uwagę na to, że odruchy warunkowe pokarmowe, obronne i t. d. te, któremi stale szkółka nasza operuje, są wyrazem pewnych *praw ogólnych* działalności kory mózgowej, dotyczących wszystkich jej analizatorów, lecz, że oprócz nich istnieją jeszcze inne reakcje warunkowo-odruchowe, których powstawanie jest zależne od *specjalnych właściwości analizatora ruchowego*. Tak więc, analizator ruchowy oprócz własności, przysługujących i innym analizatorom, posiada jeszcze dodatkową własność, związaną z jego specjalną budową i będącą odbiciem tej specjalnej roli, jaką w życiu zwierząt odgrywa działalność ruchowa.

Odruchy specyficzne dla analizatora ruchowego, t. j. opracowane przez nas ruchowe odruchy warunkowe, różnią się w swej strukturze od zwykłych typowych odruchów warunkowych.

Po pierwsze, jak o tem była już mowa, efekt ruchowego odruchu warunkowego nie wchodzi w skład wzmacniającego go odruchu bezwarunkowego i stanowi zupełnie nową, nabytą reakcję zwierzęcia. Po drugie, efekt ten zależy nie od składu samej reakcji bezwarunkowej (jak w zwykłych odruchach warunkowych), lecz od jakości czynnika wzmacniającego, od tego, czy czynnik ten należy do grupy bodców dodatnich, czy ujemnych.

Póki operowaliśmy jedynie w dziedzinie typowych odru-

chów warunkowych, mogliśmy z pełnem prawem i czystem sumieniem mówić o tem, że zmienną i plastyczną jest tylko odbiorcza czynność ośrodkowego układu nerwowego, natomiast jego czynność wykonawcza pozostaje stałą i nie może ulegać zmianom w indywidualnem życiu osobnika pod wpływem warunków otoczenia. Lecz obecnie, gdy otrzymujemy reakcje, które nie są identyczne z reakcjami bezwarunkowymi, gdy widzimy, że efekt ruchowego odruchu warunkowego możemy, zależnie od warunków doświadczenia, kształcić i modyfikować — pojawia się ważne zagadnienie: od czego uzależnione są powyższe przemiany, czy powstają one dzięki nabytym czasowym połączeniom dośrodkowych odcinków układu nerwowego, czy też pod wpływem zmian funkcjonalnych, zachodzących w wykonawczej jego części. Zasób naszych wiadomości obecnych nie pozwala nam jeszcze odpowiedzieć na to pytanie.

W ścisłym związku z opisaniami wyżej właściwościami ruchowych odruchów warunkowych pozostaje specyficzna forma doświadczeń, dotyczących tych odruchów.

W doświadczeniach ze zwykłymi odruchami warunkowymi zwierzę odpowiada jedynie zapomocą wrodzonych reakcyj na stosowane przez nas sygnały warunkowe. Czynność jego jest tu ściśle zdeterminowana przez rodzaj bodźców bezwarunkowych, które podajemy. W doświadczeniach z ruchowymi odruchami warunkowymi zwierzę przyjmuje c z y n n y udział w eksperymencie, gdyż zachowaniem swoim może ono wpływać na jego przebieg: przez wykonanie lub niewykonanie odpowiedniego ruchu osiąga ono bodziec dodatni lub unika ujemnego. Innemi słowy zwierzę nie tylko o d p o w i a d a na sygnały bodźców bezwarunkowych, lecz częściowo i samo pojawieniem się tych sygnałów k i e r u j e. Musimy jednak pamiętać, że owo kierowanie nie jest czemś niezdeterminowanym i „dowolnem”, lecz jest ono ściśle podporządkowane określonym prawom i samo stanowi część warunkowo-odruchowych czynności zwierzęcia.

Cztery odmiany ruchowych odruchów warunkowych, które wyżej przedstawiliśmy (wraz z pewnemi ich modyfikacjami), wyczerpują, jak nam się zdaje, te zjawiska zachowania się zwierząt, które bihewjoryści nazywają „nawykami”. Innemi słowy, wszystkie „nawyki” mogą być, naszym zdaniem, badane fizjologicznie i analizowane z punktu widzenia opisanych wyżej schematów. W ten sposób rozszerza się znacznie ten zakres

zjawisk zachowania się zwierząt, które mogą być poddane badaniu fizjologicznemu.

Pozostaje jeszcze jedna kwestja.

Opierając się na otrzymanym materiale faktycznym, przedstawiliśmy tutaj przypuszczalny mechanizm pierwszej odmiany ruchowych odruchów warunkowych, która była przez nas najlepiej zbadana. Istotne w naszym objaśnieniu jest to, że ruchowy odruch warunkowy nie powstaje dzięki prostemu połączeniu między dwoma odpowiedniami ośrodkami i że, jak nam się zdaje, wogóle nie mamy dostatecznej racji, aby twierdzić, że połączenie takie w danym wypadku się wytwarza. Należy jednak zaznaczyć, że cała ta dziedzina jest jeszcze stosunkowo mało zbadana, niewszystkie fakty są zupełnie zrozumiałe i, że, choć objaśnienie, które podajemy, dziś nas zadawalnia, to jednak nie traktujemy go, jako ostateczne. Niewątpliwie w przyszłości będzie musiało ono ulec znacznym ulepszeniom i modyfikacjom.