

JERZY KONORSKI I GENOWEFA SZWEJKOWSKA

O CHRONICZNYM WYGASZANIU I WZNAWIANIU ODRUCHÓW WARUNKOWYCH

Z Zakładu Neurofizjologii Instytutu Biologii Doświadczalnej
im. M. Nenckiego P. A. N.

Kierownik Zakładu: prof. dr J. Konorski

Opisane w niniejszej pracy doświadczenia są przyczynkiem do badań nad przebiegiem przekształcania się pobudzeniowych odruchów warunkowych na odruchy hamulcowe i odwrotnie.

Jak wiadomo, badania tego rodzaju były przeprowadzane nader często i w najrozmaitszych postaciach. Przede wszystkim posiadamy ogromną ilość danych doświadczalnych dotyczących ostrego wygaszania odruchów warunkowych oraz ich wznawiania, poczynając od klasycznych prac *Babkina* z r. 1904 (por. *Pawłow* 1951, wykład czwarty). Następnie istnieje obfity materiał doświadczalny, dotyczący chronicznego wytwarzania odruchów hamulcowych na bodźce lub zespoły bodźców zbliżone do bodźców warunkowych pobudzeniowych (różnicowanie i hamowanie warunkowe, por. *Pawłow* 1951, wykłady piąty i siódmy). Wreszcie w ostatnich czasach różni autorowie (*Petrowa* 1937, *Jakowlewa* 1938, 1944, *Majorow* 1938, *Timofiejewa* 1945, 1948 i inni), najczęściej w związku z badaniami nad ruchliwością procesów nerwowych, przeprowadzali bądź przekształcenia par odróżnicowanych bodźców w ten sposób, że bodziec warunkowy dodatni przetwarzali na hamulcowy, zaś hamulcowy na dodatni, bądź też przekształcali odruchy warunkowe opóźnione na zwykłe lub na odwrot.

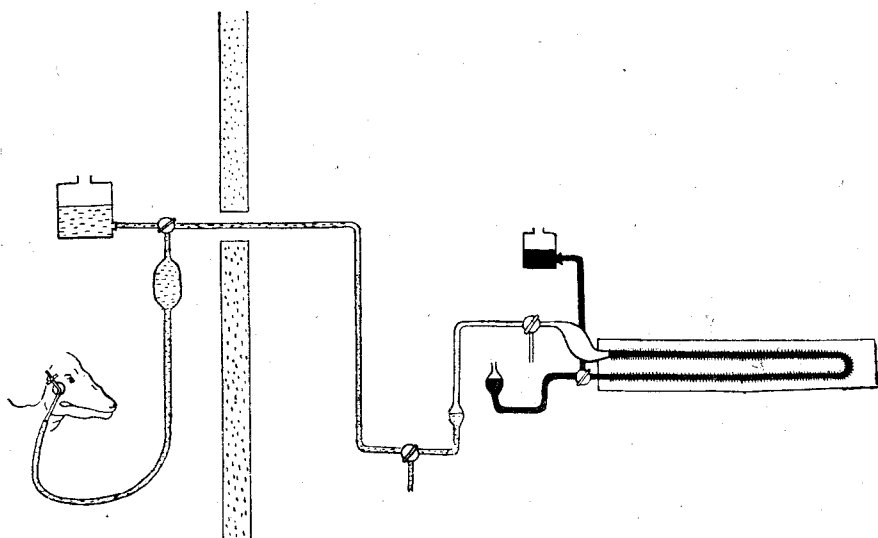
Doświadczenia przedstawione na tym miejscu miały na celu dokładne zbadanie szybkości i przebiegu przekształcania się odruchów warunkowych pobudzeniowych na hamulcowe i *vice versa* w następujących warunkach: 1) przekształcanie odbywało się w sposób chroniczny tak, że bodziec poddany tej procedurze był stosowany raz (lub parę razy) dziennie wśród innych bodźców warunkowych, normalnie wzmacnianych; 2) obrano najprostszy rodzaj przekształcania odruchów warunkowych pobudzeniowych na hamulcowe, jakim jest proste niewzmacnianie (wygaszanie) bodźca warunkowego o znanej sile i utrwaleniu; przy odwrotnym przekształcaniu wytworzony bodziec hamulcowy (znowuż o znanej sile i utrwaleniu) był w zwykły sposób wzmacniany przez bodziec bezwarunkowy.

METODYKA

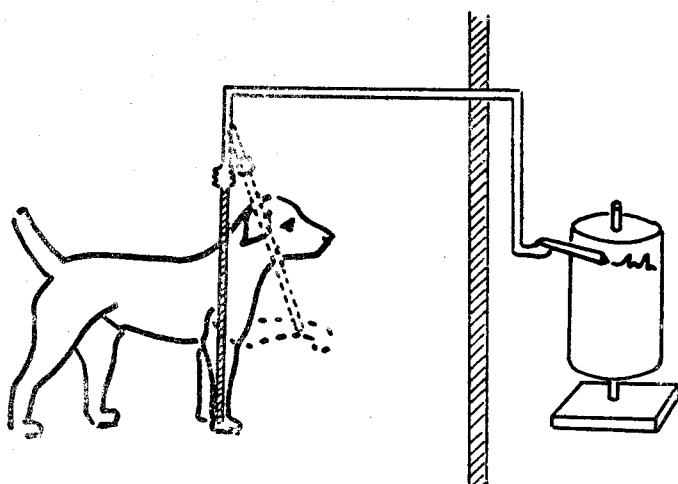
Wszystkie doświadczenia były przeprowadzone w zwykłej kamerze do badań nad odruchami warunkowymi, częściowo akustycznie izolowanej. Bodźcami warunkowymi były bodźce eksteroeptywne z analizatora słuchowego i wzrokowego.

W odruchach pokarmowych bodźcem bezwarunkowym było podawanie proszku sacharowego zwilżonego rosołem w miseczkach przesuwających się w karmiku umieszczonym przed psem (por. *Podkopajew*, 136). Obserwowaną reakcją warunkową było wydzielanie śliny z gruczołu przyusznego, którego przewód był wyprowadzony na zewnątrz. Do rejestracji

wydzielanej śliny służyło urządzenie Ganike-Kupałowa zmodyfikowane w ten sposób, że system wodny tego urządzenia kończył się w przedkammerze, na stole eksperymentatora, a system powietrzny zajmował zaledwie ok. 5 ml. oddzielając system wodny od zabarwionej cieczy manometru (ryc. 1).



Ryc. 1. Schemat urządzenia do rejestracji reakcji ślinowych



Ryc. 2. Schemat do rejestracji reakcji ruchowej w odruchach obronnych

Izolowany okres działania bodźców warunkowych wynosił 20 sek., przerwy między połączeniami wynosiły około 5 minut.

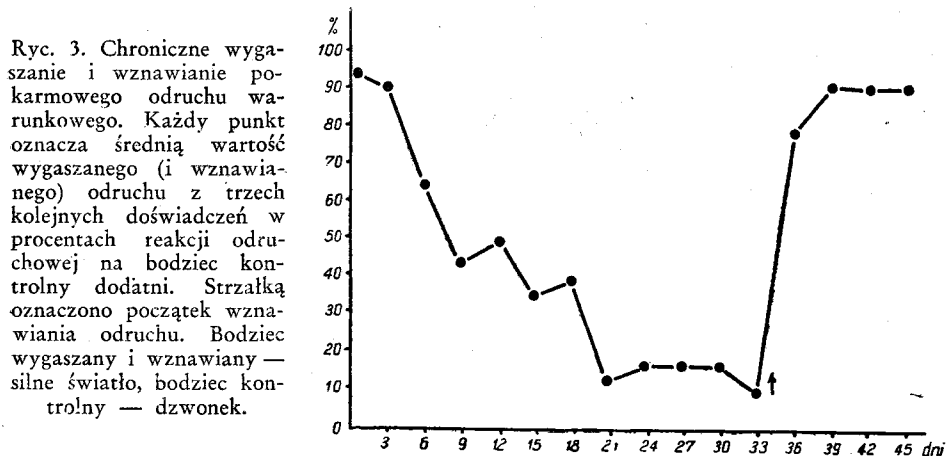
W odruchach obronnych wzmocnieniem było pojedyncze wyładowanie kondensatora o pojemności 2μ F, o napięciu ok. 100 V zastosowane na skórę kończyny psa. Ruchy kończyny rejestrowano przy pomocy urządzenia W. Kozaka, przedstawionego na ryc. 2.

Izolowany okres bodźca warunkowego trwał tutaj 3—5 sek., odstępy między połączeniami wynosiły 2—3 min.

WYNIKI DOŚWIADCZEN

I. Wygaszanie i wznawianie odruchów warunkowych pokarmowych na tle pobudzeniowym

Jeżeli u psów normalnie wytrenowanych w doświadczeniach odruchowo-warunkowych, tj. u takich, u których wytworzono od samego początku szeregu dodatnich odruchów warunkowych na różne bodźce, jeden z tych bodźców poddajemy chronicznemu wygaszaniu, stosując go bez wzmocnienia raz lub dwa razy w ciągu każdego seansu doświadczalnego wśród innych bodźców dodatnich, to obserwujemy, że przebieg wygaszania jest zawsze stopniowy i powolny. Szybkość jego waha się w pewnych granicach w zależności od typu układu nerwowego psa, od siły bodźca warunkowego oraz od jego utrwalenia. Im silniejszy lub bardziej utrwalony jest odruch warunkowy na



dany bodziec, tym *caeteris paribus* powolniejsze jest jego chroniczne wygaszanie.

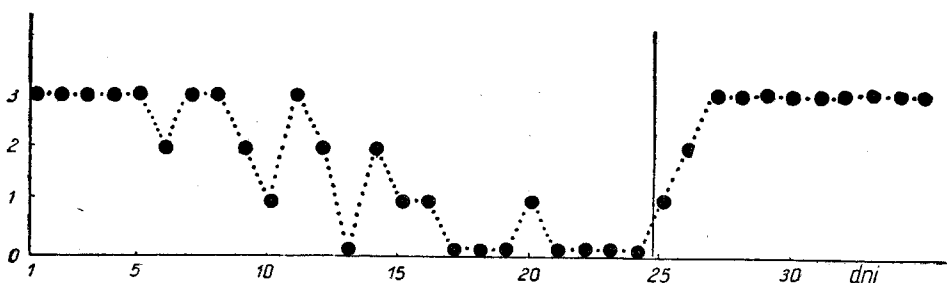
Jeśli następnie, po ok. 30 seansach doświadczalnych, w których dany bodziec był stosowany bez wzmocnienia, zacząć go stosować znowu ze wzmocnieniem, wówczas okazuje się, że już w następnym dniu wielkość odruchu warunkowego na ten bodziec znacznie wzrasta, osiągając zazwyczaj od razu przeszło połowę wartości normalnej. W ciągu następnych kilku dni odruch warunkowy powraca do stanu z przed wygaszania. Dla przykładu przytaczamy krzywą wygaszania i wznawiania odruchu warunkowego na silny i dobrze utrwalony bodziec u jednego z psów (ryc. 3).

Krzywa ta wykazuje wybitną asymetrię między ramieniem zstępującym i wstępującym: podczas gdy ramię zstępujące opada stopniowo, ramię wstępujące wznosi się zupełnie stromo. Powyższa asymetria jest właśnie wyrazem różnicy między szybkością wygaszania i wznawiania odruchu warunkowego.

Podobne wyniki otrzymano na wszystkich trzech użytych do tych doświadczeń psach, w stosunku do wszystkich wygaszanych i wznawianych bodźców warunkowych (Konorski i Szwejkowska 1950).

II. Wygaszanie i wznowianie odruchów warunkowych obronnych na tle pobudzeniowym.

Aby się przekonać, czy powyższa asymetria procesu wygaszania i wznowiania ma miejsce jedynie w stosunku do odruchów pokarmowych, przeprowadziliśmy na dwóch psach podobne doświadczenia na odruchach obronnych. Bodziec wygaszany stosowano tu trzy razy dziennie wśród bodźców



Ryc. 4. Chroniczne wygaszanie i wznowianie odruchu warunkowego obronnego. Bodziec wygaszany i wznowiany jest stosowany trzy razy na każdym doświadczeniu (wśród bodźców wzmacnianych przez prąd). Odpowiednio do tego na trzystopniowej skali osi rzędnych oznaczano ilość reakcji dodatnich na ten bodziec w każdym dniu doświadczenia. Kreską pionową oznaczano początek wznowiania odruchu. Bodźcem wygaszanym i wznowianym jest jednostajny plusk wody, bodźcem warunkowym dodatnim — gwizd.

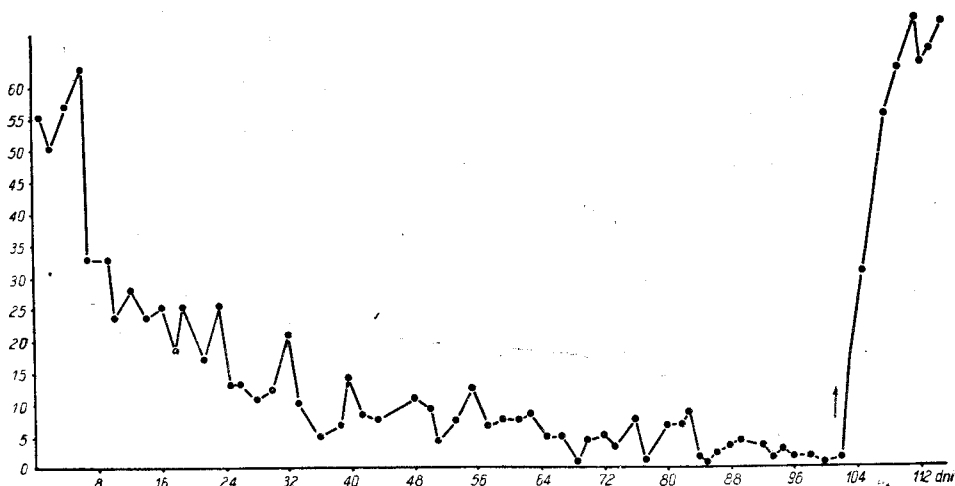
warunkowych wzmacnianych przez drażnienie prądem. Po 30 w przybliżeniu seansach doświadczalnych bodziec wygaszany znów wzmacniano przez prąd elektryczny.

⁄ Krzywa takiego wygaszania i wznowiania zobrazowana jest na ryc. 4

Jak widać z tego rysunku, asymetria obydwóch ramion tej krzywej występuje tu w całej pełni, podobnie jak to miało miejsce przy odruchach pokarmowych.

III. Wygaszanie i wznowianie odruchów warunkowych pokarmowych na tle hamulcowym.

Powstało przypuszczenie, że przyczyną powyższej asymetrii mogło być to, że bodziec poddawany gaszeniu był stosowany wśród bodźców warunkowych dodatnich, co stwarzało znaczną przewagę procesów pobudzenia nad hamowaniem. Ażeby wykluczyć tę przewagę, u dwóch psów przeprowadzono wygaszenie bodźca warunkowego w ten sposób, że bodziec ten stosowano bez wzmocnienia dwukrotnie na każdym seansie doświadczalnym i poza tym żadnych bodźców dodatnich nie dawano. Jak łatwo zrozumieć, odruch warunkowy wygasł w tych warunkach prędzej i w stopniu znaczniejszym, niż wówczas, gdy bodziec poddawany gaszeniu był stosowany wśród bodźców dodatnich. Kiedy jednak po takiej serii doświadczeń zaczęto na nowo wzmacniać dany bodziec przez pokarm, okazało się, że przebieg wznowiania odruchu warunkowego nie różnił się od przebiegu zaobserwowanego w poprzednich doświadczeniach — ryc. 5 — (Szwejkowska 1950).



Ryc. 5. Chroniczne wygaszanie odruchu warunkowego na „tło hamulcowym” i jego wznawianie. Każdy punkt oznacza średnią wartość wygaszanego i wznawianego odruchu warunkowego (w podziałkach wydzielonej śliny) w danym dniu doświadczalnym. Doświadczenia, w których stosowano wyłącznie wygaszany bodziec warunkowy, były przeplatane normalnymi doświadczeniami, w których stosowano bodźce dodatnie; doświadczeń tych na rysunku nie uwidocz-niono. Strzałką oznaczono początek wznawiania odruchu. Wygaszany bodziec — dzwonek.

Pies ten sam, co na ryc. 3.

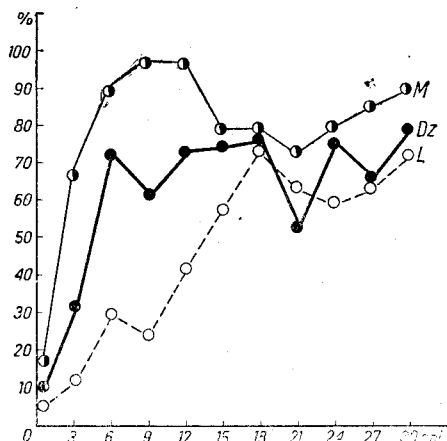
IV. Zależność procesu wygaszania i wznawiania odruchu warunkowego od przeszłości bodźca.

We wszystkich dotychczasowych seriach doświadczeń trening odruchowo-warunkowy psów polegał na tym, że najpierw wytwarzano dodatnie odruchy warunkowe na różne bodźce, następnie odruchy te mniej lub więcej utrwalano, po czym przystępowano do chronicznego wygaszania jednego z nich. W obecnej serii doświadczeń, przeprowadzonej na nowej grupie psów, zmieniono tryb wstępnego postępowania w sposób następujący. Zaczynano doświadczenia od wytwarzania odruchu warunkowego pokarmowego na jakiś bodziec, a po pewnym czasie wprowadzano do doświadczeń inny bodziec (z tego samego lub innego analizatora), którego nie wzmocniano przez pokarm od początku jego stosowania.

Należy zaznaczyć, że podobnie, jak to miało miejsce w doświadczeniach *Kostenieckiej* (1949, p. niżej), bodziec tego rodzaju wywołuje z początku mniejszą lub większą reakcję ślinową, która następnie szybko maleje, a prócz tego powoduje on znaczne nieraz hamowanie następce w stosunku do zastosowanych po nim bodźców dodatnich, co świadczy, że bodziec ten nabiera charakteru hamulcowego. Bodziec taki będziemy w dalszym ciągu nazywali bodźcem pierwotnie hamulcowym, w przeciwieństwie do bodźców, którymi operowaliśmy w poprzednich seriach doświadczeń i które będziemy nazywali pierwotnie pobudzeniowymi. Mając obecnie do dyspozycji obie te kategorie bodźców zajęliśmy się, przy pomocy przekształceń, jakie opisano poprzednio, porównaniem ich własności.

Przedewszystkiem stwierdziliśmy, że gdy bodźce pierwotnie hamulcowe zostają przekształcone na pobudzeniowe, przekształcenie to odbywa się zupełnie

inaczej, niż odnawianie odruchów warunkowych na bodźce pierwotnie pobudzeniowe, które były poddane chronicznemu wygaszeniu, a także inaczej, niż wytwarzanie odruchów warunkowych na nowe bodźce, które dotychczas w ogóle nie były stosowane. Co się tyczy odnawiania odruchu warunkowego na bodziec, który był poddany gaszeniu, to, jak mówiliśmy wyżej, odbywa się ono z „piorunującą” szybkością. Nieco może powolniej, aczkolwiek również bardzo szybko, wytwarza się w zasadzie (p. niżej) odruch warunkowy na nowy bodziec, nie wywołujący zbyt silnej reakcji orientacyjnej lub obronnej. Natomiast wytwarzanie się odruchu warunkowego na bodziec pierwotnie hamulcowy przebiega bardzo powoli i opornie; odruch taki, nawet po długim nieraz treningu, pozostaje „karłowaty”, tj. nie osiąga tej wielkości, którą winienby (stosownie do siły bodźca) osiągnąć.



Ryc. 6. Porównanie przebiegu wytwarzania się odruchu warunkowego na nowy bodziec (dzwonek, kółka pełne), wytwarzania się odruchu warunkowego na bodziec pierwotnie hamulcowy (lampa rytmiczna, kółka puste), oraz odnawiania się odruchu warunkowego na bodziec poddany chronicznemu wygaszeniu (metronom, kółka półpełne). Każdy punkt oznacza średnią z trzech kolejnych doświadczeń w procentach efektu dodatniego bodźca kontrolnego stosowanego w danym okresie.

Jako ilustrację tego stanu rzeczy przytaczamy ryc. 6. Na rysunku tym przedstawiono porównawczo u tego samego psa przebieg wytwarzania odruchu warunkowego na nowy bodziec, dotychczas nie stosowany (był to drugi z kolei wytworzony u tego psa bodziec warunkowy), odnawianie odruchu na bodziec pierwotnie pobudzeniowy, który był uprzednio poddany chronicznemu ugaszeniu, oraz wytwarzanie odruchu na bodziec pierwotnie hamulcowy, który był do tego czasu zastosowany bez wzmocnienia 180 razy. Każdy z tych bodźców był stosowany w odpowiedniej serii doświadczeń raz dziennie, wśród bodźców warunkowych dodatnich. Z rysunku widać, że podczas gdy krzywe wytwarzania się odruchów na pierwsze dwa bodźce od razu w sposób ostry idą w górę, trzecia krzywa podnosi się stopniowo i dopiero po 18 doświadczeniach osiąga poziom równy dwóm poprzednim.

Na innym psie porównano wytwarzanie się odruchu warunkowego na bodziec dotychczas nie stosowany oraz na bodziec pierwotnie hamulcowy (zastosowany dotąd bez wzmocnienia 96 razy), przeprowadzone w sposób „ostry”. Każdy z tych bodźców był w odpowiedniej serii doświadczeń stosowany nie raz dziennie wśród innych bodźców (jak czyniono dotychczas), lecz szereg razy pod rząd. Zestawienie wyników przedstawiono w tab. I

TABELA I
WYTWARZANIE ODRUCHÓW WARUNKOWYCH

Wytwarzanie odruchu warunkowego na nowy bodziec (Bulgotanie)

Nr dośw. Nr połączenia	168	169	170	171	172	189	190	
1	37*	35	43	34	39	43	43	
2	8	45	51	36	37	34	44	
3	33	46	54	40	38	36	40	
4	28	54	46	48	37	28	38	
5	32	54	48	39	37	41	35	
6	35	35	45	40	37	37	28	
Suma z 6-ciu połączeń	153	279	287	237	216	219	228	1619

Wytwarzanie odruchu warunkowego na bodziec pierwotnie hamulcowy (Dzwonek)

Nr dośw. Nr połączenia	178	179	180	181	182	192	193	
1	31*	15	32	25	22	23	30	
2	4	23	36	35	41	38	34	
3	24	23	34	30	38	31	34	
4	30	26	36	33	30	29	24	
5	32	21	27	24	26	30	33	
6	20	22	31	26	26	27	36	
Suma z 6-ciu połączeń	141	130	196	173	183	178	191	1192

* Bodziec warunkowy kontrolny (Metronom)

Jak widać z tej tablicy, odruch warunkowy na nowy bodziec wytwarza się prędzej, niż na bodziec pierwotnie hamulcowy.

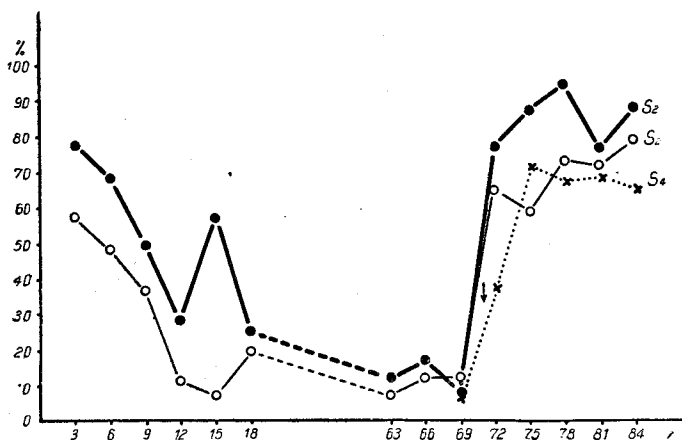
Powstaje ważne pytanie, do jakiej kategorii bodźców należy odnieść bodziec, który został odróżnicowany od bodźca warunkowego dodatniego; czy należy taki bodziec uważać za pierwotnie pobudzeniowy, czy pierwotnie hamulcowy? Z jednej strony bowiem bodziec tego rodzaju, ze względu na generalizację z bodźcem warunkowym dodatnim, posiada własności pierwotnie pobudzeniowe; z drugiej jednak strony bodziec ten od początku stosowania nie jest wzmacniany i jako taki podlega tej samej procedurze, co bodźce pierwotnie hamulcowe.

Aby odpowiedzieć na to pytanie, u jednego psa przeprowadzono równoległe dwa różnicowania: od dzwonka będącego bodźcem warunkowym dodatnim (S_1), odróżnicowano jednocześnie drugi dzwonek, podobny do poprzedniego (S_2), oraz znacznie mniej podobny brzęczyk (S_3). Wszystkie trzy dźwięki miały to samo natężenie.

Stwierdzono, że, jak to było do przewidzenia, pierwotna generalizacja w stosunku do dzwonka (S_2) była znacznie silniej wyrażona, niż w stosunku do brzęczyka (S_3), oraz że różnicowanie tego ostatniego odbyło się prędzej. Kiedy następnie oba te bodźce zaczęto wzmacniać przez pokarm, okazało się, że krzywa wytwarzania się odruchu na dzwonek przebiega bardziej stromo, niż odpowiednia krzywa dotycząca brzęczyka. Ta ostatnia

znowu przebiegała nieco bardziej stromo, niż krzywa wytwarzania się odruchu warunkowego na bodziec pierwotnie hamulcowy, całkowicie odmienny od bodźców warunkowych dodatnich (bulgotanie, S_4). Wyniki te są uwiidocznione na ryc. 7.

Na zasadzie tych doświadczeń wnosimy, że im bardziej bodziec odróżniowany jest podobny (w sensie generalizacji i trudności różnicowania) do bodźca warunkowego dodatniego, tym bardziej jego własności są zbliżone



Ryc. 7. Porównanie wytwarzania się różnicowania na bodziec bardziej zbliżony (S_2 , kółka pełne) i mniej zbliżony (S_3 , kółka puste) do bodźca warunkowego pierwotnego (S_1), oraz porównanie wytwarzania się na te bodźce dodatniego odruchu warunkowego z wytwarzaniem się odruchu warunkowego na bodziec, który był do tego czasu stosowany w charakterze hamulca warunkowego (S_4 , krzyżyki). Każdy punkt oznacza średnią z trzech kolejnych doświadczeń w procentach z efektu dodatniego bodźca kontrolnego. S_1 — dzwonek, S_2 — dzwonek o innym dźwięku, S_3 — brzęczyk, S_4 — bulgotanie.

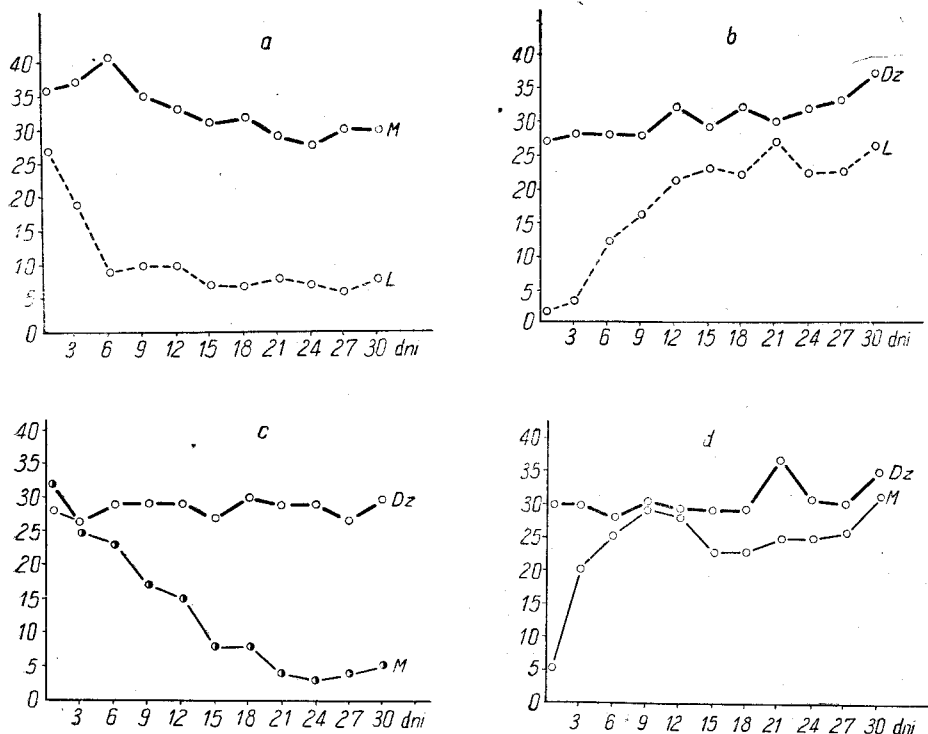
do własności bodźców pierwotnie pobudzeniowych, i odwrotnie, im to podobieństwo jest słabsze, tym dany bodziec bardziej się zbliża do bodźca pierwotnie hamulcowego.

Bodziec pierwotnie hamulcowy nie traci jednak bynajmniej swoich specyficznych własności nawet wtedy, gdy został on przekształcony na bodziec pobudzeniowy. Aczkolwiek reakcja warunkowa na taki bodziec może nawet dorównywać reakcji na inne bodźce warunkowe (pierwotnie pobudzeniowe), to jednak przy próbie chronicznego wygaszenia jego „pierwotnie hamulcowa natura” natychmiast zostaje ujawniona. O ile, jak mówiliśmy poprzednio, wygaszanie chroniczne bodźca pierwotnie pobudzeniowego jest procesem powolnym i stopniowym, to tyle w tym przypadku wygaszanie zachodzi znacznie szybciej.

Analiza porównawcza własności obydwóch kategorii bodźców, przeprowadzona w czterech seriach doświadczeń na jednym psie została przedstawiona na ryc. 8.

U psa tego były wytworzone dwa bodźce warunkowe pierwotnie pobudzeniowe (metronom i dzwonek) oraz bodziec pierwotnie hamulcowy (lampka rytmiczna), który był następnie przekształcony na bodziec pobudzeniowy (por. ryc. 6). Na ryc. 8a i 8b przedstawiono przebieg chronicznego wyga-

sania i wznawiania odruchu na lampkę rytmiczną, na ryc. 8c i 8d analogiczne procesy w stosunku do metronomu. O ile wygaszanie i wznawianie metronomu odbywa się podobnie, jak analogiczne procesy opisane w części I tej pracy (por. ryc. 3), tj. wygaszanie zachodzi powoli, a wznawianie szybko, o tyle przebieg tych procesów w stosunku do lampki rytmicznej jest wprost przeciwny: tutaj wygaszanie zachodzi szybko, zaś proces wznawiania bardzo powoli. W rezultacie krzywa wygaszania na ryc. 8a stanowi



Ryc. 8 Porównanie przebiegu chronicznego wygaszania i wznawiania odruchu warunkowego na bodziec pierwotnie hamulcowy, który został przekształcony na bodziec pobudzeniowy (lampa rytmiczna), z przebiegiem wygaszania i wznawiania odruchu na bodziec pierwotnie pobudzeniowy (metronom). Bodziec warunkowy kontrolny metronom w *a*, dzwonek w *b*, *c* i *d*.

- a* — wygaszanie odruchu na lampkę rytmiczną,
- b* — wznawianie odruchu na lampkę rytmiczną,
- c* — wygaszanie odruchu na metronom,
- d* — wznawianie odruchu na metronom.

Każdy punkt wyraża średnią wartość odruchu z trzech kolejnych doświadczeń w podziałkach wydzielonej śliny. Ten sam pies, co na ryc. 6.

lustrzane niemal odbicie krzywej wznawiania na ryc 8d, zaś krzywa wygaszania na ryc. 8c także odbicie krzywej na ryc. 8b. Stosunki te najlepiej świadczą o tym, jak dalece wprost przeciwnie i niejako „symetryczne” są własności bodźców pierwotnie pobudzeniowych i pierwotnie hamulcowych przy ich przekształceniach.

Kończąc opis powyższych doświadczeń należy jeszcze zwrócić uwagę na następujące zauważone przez nas fakty, które dopełniają powyższego obrazu.

Przed wszystkim stwierdzono, że jeśli porównać dwie kategorie psów z którymi prowadziliśmy doświadczenia, tj. takie u których początkowy trening był czysto pobudzeniowy, i inne u których niemal na samym początku doświadczeń wprowadzono bodźce pierwotnie hamulcowe, to okazuje się, że działalność odruchowo-warunkowa obydwóch tych grup zwierząt (aczkolwiek typy ich układu nerwowego były dobrane mniej więcej jednakowo) niewątpliwie była różna. Wytwarzanie odruchów warunkowych na nowe bodźce odbywało się u psów drugiej grupy powolniej niż u pierwszych; również odnawianie wygasłego odruchu warunkowego (na bodziec pierwotnie pobudzeniowy) zachodziło u nich jak gdyby cokolwiek wolniej niż u psów pierwszej grupy. U jednego psa, u którego na samym początku treningu doświadczałnego wytworzono wyłącznie bodźce pierwotnie hamulcowe, tj. stosowano szereg bodźców „obojętnych“ jedynie w przerwach między podawaniem pokarmu, odruchy warunkowe wytwarzały się następnie na wszystkie bodźce bardzo powoli, były one z reguły niewysokie, wygaszanie ich odbywało się łatwo, a wznowianie — z trudnością. Wszystko to wskazywało na to, że wprowadzenie do doświadczeń bodźców pierwotnie hamulcowych nakłada swe piętno nie tylko na te bodźce, ale i na całą działalność odruchowo-warunkową zwierzęcia i to w tym większym stopniu, im bodźców tych jest więcej i im dłużej są trenowane (por. pracę *Kostenieckiej*, 1949, omówioną poniżej).

Następnie zauważono, że o ile wznowianie wygaszonych chronicznie odruchów warunkowych na bodźce pierwotnie pobudzeniowe zachodziło zawsze nie tylko szybko ale i gładko, tj. nie wywoływało żadnych zakłóceń działalności odruchowo-warunkowej, lecz przeciwnie, odruchy warunkowe wzrastały i stawały się bardziej regularne, inaczej rzecz się miała przy przekształcaniu bodźców pierwotnie hamulcowych na bodźce dodatnie. Tutaj większe lub mniejsze zakłócenia tej działalności były na porządku dziennym: u dwóch psów doszło do stanów nerwicowych tak znacznego stopnia, że byliśmy zmuszeni przerwać w ogóle tego rodzaju doświadczenia; w innych przypadkach, chociaż nie dochodziło do zupełnego załamania, ogólny poziom odruchów warunkowych obniżał się i stawały się one nieregularne. Mielśmy tu więc do czynienia z niewątpliwym zderzeniem dobrze utrwalonego procesu hamowania z pobudzeniem, ze zderzeniem, które nigdy nie było całkowicie „nieszkodliwe“ dla wyższych czynności nerwowych psa.

OMÓWIENIE WYNIKÓW

Fakty przytoczone w niniejszej pracy potwierdzają, w postaci nowych wariantów doświadczeń, liczne dane doświadczałne, otrzymane przez innych autorów.

Najstarsze bodaj ze znanych nam faktów, należących do tej kategorii, były otrzymane przez *Frotowa* (por. *Pawłow* 1951, str. 193 i nast.). Autor ten wytworzył i bardzo mocno utrwalił śladowy odruch warunkowy kwasowy na ton organów, wzmacniany dopiero w 30 sek. po jego przerwaniu. Kiedy następnie bodziec ten zaczęto wzmacniać przez kwas w zwykły sposób, tj. podczas jego działania, odruch warunkowy na ten bodziec nie wytwarzał się, mimo zastosowania bardzo wielu połączeń. Co więcej, ów nadzwyczaj trwały i niemożliwy do przełamania charakter hamulcowy aktualnego działania tonu był zgeneralizowany i na inne bodźce dźwiękowe. Podobnie, gdy u innego psa z działania tonu wytworzył autor bardzo mocno

utrwalony hamulec warunkowy, przekształcenie tego hamulca na dodatni bodziec warunkowy okazało się niemal nieosiągalne. I tutaj generalizacja rozciągała się na inne bodźce podobne do tonu.

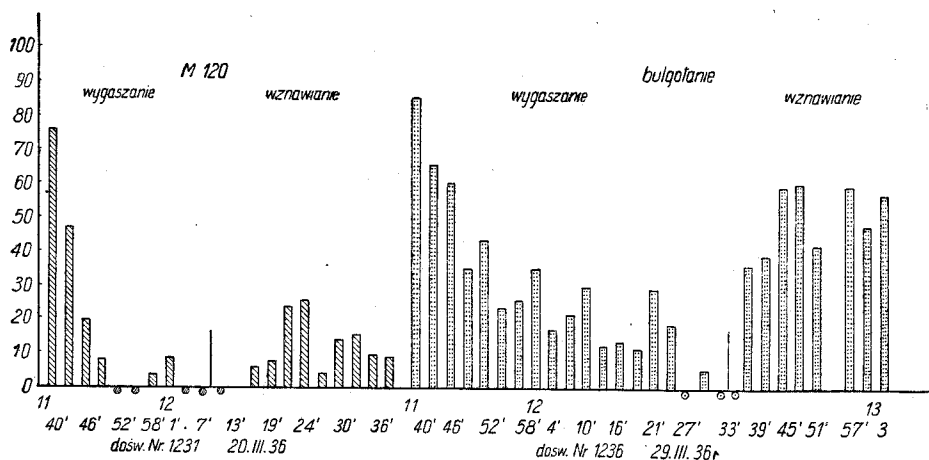
Również w znanych doświadczeniach *Rikmana* (por. *Pawłow* 1951, str. 254 i nast.) mamy do czynienia z niezwykle stabilnością bodźca hamulcowego. Bodźcem tym był metronom o 60 uderzeniach na minutę, odróżnicowany od metronomu dodatniego o 120 uderzeniach na minutę. Działanie hamulcowe odróżnicowanego metronomu, który był zastosowany 266 razy, odznaczało się dużą stałością. Próba przekształcenia tego bodźca na bodziec pobudzeniowy nie tylko okazała się nieskuteczna, ale doprowadziła do ciężkiej nerwicy, która mogła być uleczona jedynie przez usunięcie metronomu z pośród stosowanych u tego psa bodźców.

Petrowa (1937) przeprowadziła przeróbki par odróżnicowanych metronomów u szeregu psów-kastratów w ten sposób, że metronom dodatni przedstawiał być wzmacniany przez pokarm, a metronom ujemny wzmacnianio. W tych warunkach autorka otrzymała następujące wyniki: podczas gdy u psa o silnym typie układu nerwowego przeróbka ta odbyła się bez trudu, u słabych typów (nie koniecznie kastratów) obserwowano zaburzenia wyższych czynności nerwowych związane z tą przeróbką, oraz stabilność odpowiednich procesów: bodziec pobudzeniowy mimo wielokrotnego niewzmacniania nie mógł stać się hamulcowym, zaś bodziec hamulcowy nie ulegał niemal zupełnie przekształceniu w pobudzeniowy. W pewnych przypadkach wystąpiła nawet patologiczna inercja procesu pobudzenia.

Jakowlewa (1938) przekształcała dobrze utrwalony hamulec różnicowy (którym był M_{60} odróżnicowany od M_{120} i zastosowany 674 razy) na bodziec warunkowy dodatni i stwierdziła wielkie trudności przy przekształcaniu się odruchu hamulcowego na pobudzeniowy. Odruch warunkowy na M_{60} pozostawał długi czas „karłowaty“ i dopiero natychmiastowe wzmacnianie go przez pokarm doprowadziło do znormalizowania jego efektu. Gdy po rocznym prawie treningu o charakterze dodatnim, w czasie którego bodziec ten zastosowano 281 razy ze wzmocnieniem, zaczęto go na nowo stosować bez wzmocnienia, bardzo szybko (bo już po 17 zastosowaniach) otrzymano reakcję zerową, która później co prawda ulegała rozhamowaniu. W dalszym ciągu autorka (*Jakowlewa* 1944) jeszcze raz przeprowadziła przeróbkę metronomu ujemnego na dodatni i jednocześnie przeróbkę metronomu dodatniego na ujemny, aby potem znów przywrócić im dawne ich znaczenie. Z doświadczeń tych zasługują na uwagę następujące fakty: Stwierdzono, że nawet wówczas, gdy M_{60} osiągnął normalną wartość z łatwością można było wykryć jego hamulcową przeszłość; mianowicie ostre wygaszanie tego bodźca zachodziło znacznie szybciej, a wznawianie znacznie oporniej, niż normalnego bodźca warunkowego o charakterze pierwotnie pobudzeniowym. Ze względu na ważność tego wyniku przytaczamy z pracy tej autorki odpowiedni protokół (ryc. 9). Poza tym, gdy bodziec ten stosowano w ciągu doświadczenia szereg razy (ze wzmocnieniem) bardzo prędko efekt jego się zmniejszał, podczas gdy efekt bodźca warunkowego normalnego pozostawał ten sam (ryc. 10). Gdy następnie M_{120} znów zaczęto wzmacniać przez pokarm odnowienie się nań odruchu warunkowego odbyło się „błyskawicznie“, podobnie jak w naszych doświadczeniach.

W doświadczeniach *Majorowa* (1938) przekształcanie pierwotnie hamulcowych bodźców warunkowych (odróżnicowane metronomy) na pobudzeniowe również okazało się bardzo trudne.

Timofiejewa (1945, 1948) w szeregu prac zbadała bardzo dokładnie własności odruchów warunkowych opóźnionych przy ich przekształceniach na odruchy warunkowe zwykłe i na odwrót. Wyniki doświadczeń tej autorki można streścić w następujących punktach: 1) o wiele łatwiej jest wytworzyć odruch warunkowy opóźniony (wzmocnienie po 3 min.) na nowy bodziec, niż przekształcić odruch warunkowy zwykły (wzmocnienie po 20 sek.) na odruch opóźniony; 2) przekształcanie odruchu warunkowego opóźnionego na odruch warunkowy zwykły na bodziec, który był od początku bodźcem odruchu opóźnionego, zachodzi z wielką trudnością i może doprowadzić do ciężkiej nerwicy, natomiast przekształcanie w ten



Ryc. 9. Porównanie ostrego wygaszania i wznawiania odruchu warunkowego na bodziec przerobiony z bodźca hamulcowego (metronom) oraz na bodziec pierwotnie pobudzeniowy (bulgotanie). Z pracy W. W. Jakowlewaj (1944).

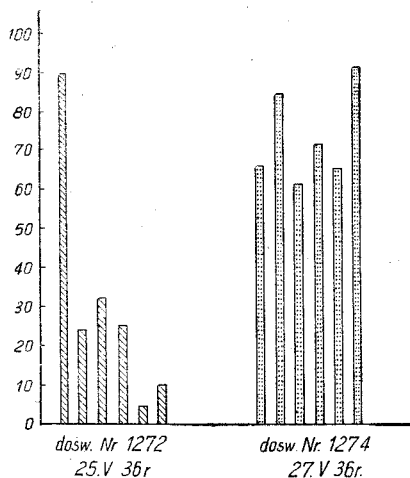
sam sposób odruchu na bodziec, który uprzednio (od początku jego treningu) był bodźcem odruchu warunkowego zwykłego zachodzi szybko i żadnych zakłóceń działaności odruchowo-warunkowej nie wywołuje; 3) jeśli od stereotypu składającego się tylko z bodźców opóźnionych wprowadzić bodziec warunkowy zwykły, (wzmocniany po 20 sek.), odruchy opóźnione mogą ulec zakłóceniu przy czym rozhamowanie fazy nieczynnej dotyczy w znacznie większym stopniu bodźca, który był przerobiony ze zwykłego bodźca warunkowego, niż bodźca, wzmocnianego od samego początku po 3 minutach.

Wreszcie *Kostenieckaja* (1949) przeprowadziła doświadczenia, w których początkowy trening odruchowo-warunkowy psów polegał na tym, iż stosowano szereg bodźców obojętnych bez wzmocnienia, natomiast pokarm podawano wyłącznie w przerwach między bodźcami. Autorka zaobserwowała przede wszystkim, że w warunkach tych bodźce obojętne, aczkolwiek nie są wzmocniane przez pokarm, wywołują na początku slinową (a nawet ruchową) reakcję pokarmową, która następnie, przy niewzmocnianiu tych bodźców, stopniowo maleje, a bodźce te nabierają silnych własności hamulcowych. Prócz tego autorka stwierdziła, że u psów, poddanych tego rodzaju początkowemu hamulcowemu treningowi, wytwarzanie odruchów warunkowych (nawet na inne bodźce) przebiega następnie z dużą trudnością i że

w ogóle trening ten w znacznym stopniu wpływa na późniejszą działalność odruchowo-warunkową zwierząt.

Wszystkie przytoczone tu dane z literatury w zestawieniu z wynikami naszych doświadczeń, które się częściowo z nimi pokrywają i uzupełniają, świadczą ponad wszelką wątpliwość o dwóch kardynalnych własnościach wytwarzania się połączeń czasowych. Pierwsza własność polega na tym, że przy przekształceniu odruchu warunkowego pobudzeniowego na hamulcowy, połączenia hamulcowe bynajmniej nie usuwają pobudzeniowych, lecz jak gdyby „nawarstwiają się“ na nie, czego dowodzi fakt, że pod wpływem odpowiednich czynników owe dawne połączenia zawsze mogą być ujawnione.

Ryc. 10. Przebieg doświadczenia, w którym stosowano 6 razy pod rząd ze wzmocnieniem bodziec warunkowy przerobiony z bodźca hamulcowego (metronom, słupki zakresowane), oraz bodziec warunkowy zwykły (bulgotanie, słupki zakropkowane). Z pracy W. W. Jakowlewskiej (1944).



Podobnie rzecz się dzieje, gdy odruch hamulcowy ulega przekształceniu na pobudzeniowy. Własność tę Pawłow nazwał „zasadą nawarstwiania“ nowych połączeń na stare (por. Srody Pawłowowskie) i przytoczył szereg dowodów potwierdzających jej istnienie nie tylko przy przekształcaniu odruchów warunkowych pobudzeniowych na hamulcowe lub odwrotnie, ale również przy przekształcaniu odruchów warunkowych na odruchy różnorodne. Druga własność polega na tym, że pierwsze połączenie warunkowe, jakie dany bodziec „obojętny“ wytworzył z bodźcem bezwarunkowym, są najsilniejsze i najtrwalsze i one w znacznym stopniu określają późniejsze własności tego bodźca przy przekształcaniach jego znaczenia fizjologicznego, a nawet własności danego psa doświadczalnego, poddanego na początku określonego rodzaju treningowi. O wielkim znaczeniu powyższych zasad dla psychologii, pedagogiki i pokrewnych nauk była mowa gdzie indziej (Konorski i Szwejkowska 1952).

Omówione na tym miejscu zasady i własności przekształcania się odruchów warunkowych pozostają w całkowitej sprzeczności z poglądami, które były wysunięte poprzednio przez jednego z autorów (Konorski 1948). Omówieniu błędności poprzednich koncepcji będzie poświęcona oddzielna praca.

Ю. Конорски и Г. Швейковска

О ХРОНИЧЕСКОМ УГАСАНИИ И ВОЗОБНОВЛЕНИИ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Содержание

Настоящая работа имеет целью изучить скорость переработки положительных условных рефлексов в отрицательные, и наоборот, в зависимости от «истории» данного раздражителя. Прежде всего было доказано, что если раздражитель, который с самого начала опытов применяется с подкреплением, подвергается затем хроническому угашению и восстановлению, ход этих обоих переработок совершенно различен: хроническое угашение протекает очень медленно и постепенно, в то время как возобновление условного рефлекса происходит стремительно (рис. 3, 4, 5, 6 кривая М, 8с и 8d). Но зато, если раздражитель, который в начале опытов применялся долгое время без подкрепления, превращается затем в положительный условный раздражитель, его превращение протекает медленно (рис. 6 кривая L) и он приобретает свойства как раз противоположные предыдущим: его хроническое угашение протекает быстро, а зато восстановление происходит медленно (рис. 8а и 8в). Что касается дифференцированных тормозных раздражителей, они сходны по своим свойствам либо с первой, либо со второй группой раздражителей смотря по тому, является ли данная дифференцировка более или менее тонкой или грубой (рис. 7). Полученные нами результаты сопоставлены с аналогичными данными других авторов (Костенецкая, Петрова, Тимофеева, Фролов, Яковлева и др.) и они объяснены с точки зрения павловского «принципа наложения» и особенного значения первых временных связей для определения дальнейших свойств данного раздражителя.

J. Konorski, G. Szejewska

ON THE CHRONIC EXTINCTION AND RESTORATION OF CONDITIONED REFLEXES

Summary

The present paper is concerned with the study of the rate of transformations of excitatory conditioned reflexes into the inhibitory ones, and *vice versa*, in regard to the „history“ of the stimulus submitted to these procedures. First, it was established that, if a stimulus, from the very beginning of its application, is trained as an excitatory conditioned stimulus, and then it is submitted to the above transformations, the following facts are observed: the process of the transformation of such a stimulus into an inhibitory stimulus (i. e. its chronic extinction) occurs always slowly and gradually, while its transformation back into an excitatory stimulus (i. e. its restoration) occurs extremely rapidly (fig. 3, 4, 5, 6, curve M, 8c and 8d). On the other hand, if a stimulus is from the very beginning applied without reinforcement, it acquires strong inhibitory properties, which are manifested by its very difficult and slow transformation into an excitatory conditioned stimulus (fig. 6, curve L). If such a stimulus is then chronically extinguished and afterwards again transformed into an excitatory stimulus, the first process is rather rapid, while the second is rather slow (fig. 8a and 8b). In other words this stimulus displays properties which are just opposite to those found in the first category of stimuli.

As far as differentiated inhibitory stimuli are concerned, they are more akin to the first or the second category of stimuli according to, whether they are more, or less, similar to the primary conditioned stimulus from which they are differentiated (fig. 7). According to these data, as well as those obtained in other papers (*Jakowlewa, Kosteneckaja, Petrova, Timofeewa* and others), the overwhelming significance of the first training of a given stimulus in respect to its subsequent transformations is emphasized.

PIŚMIENNICTWO

1. *Jakowlewa W. W.*: 1938. Trudy Fiziol. Łab. akad. I. P. Pawłowa. VIII, 32. —
2. *Jakowlewa W. W.*: 1944. Trudy Fiziol. Łab. akad. I. P. Pawłowa. XI, 31. — 3. *Konorski J.*: 1948. Conditioned Reflexes and Neuron Organization. Cambridge. — 4. *Konorski J. i Szwejkowska G.*: 1950. Acta Biol. Exper. XV, 155. — 5. *Konorski J. i Szwejkowska G.*: 1952. Acta Physiol. Pol. I, 25. — 6. *Kosteneckaja N. A.*: 1949. Trudy Fiziol. Łab. akad. I. P. Pawłowa XV, 124. — 7. *Majorow F. P.*: 1938. Trudy Fiziol. Łab. I. P. Pawłowa, VIII, 1939. — 8. *Podkopajew N. A.*: 1936. Metodika izuczenija usłownych refleksow. Moskwa. Izdat. Akad. Nauk ZSSR. Pawłowskiye Sredy. 1949. Moskwa. — 9. *Pawłow I. P.*: 1951, Wykłady o czynności mózgu. Warszawa. — 10. *Petrova M. K.*: 1937. Trudy Fiziol. Łab. akad. I. P. Pawłowa. VII, 379. — 11. *Szwejkowska G.*: 1950. Acta Biol. Exper. XV., 171. — 12. *Timofiejewa T. A.*: 1945. Trudy Fiziol. Łab. akad. I. P. Pawłowa. XII/2, 77. — 13. *Timofiejewa T. A.*: Trudy Fiziol. Łab. akad. I. P. Pawłowa XIV, 154.