

jest mniej więcej jednakowa dla wszystkich bodźców i nie zależy od ich siły ani od czasu trwania treningu odruchu hamulcowego.

Jeżeli szybkość wznawiania odruchu traktować jako miarę siły czy utrwalenia odruchu hamulcowego, musimy stwierdzić, że odruch ten jest w naszym przypadku, mimo dość długotrwałego jego treningu, bardzo słaby, skoro tak łatwo zostaje on usunięty i zastąpiony przez odruch warunkowy czynny.

Stwierdzony w niniejszych doświadczeniach fakt asymetrii między procesem wytwarzania odruchu hamulcowego i wznawiania odruchu warunkowego czynnego zasługuje na dużą uwagę, i jesteśmy obecnie zajęci jego analizą doświadczalną. Wyniki tych badań będą przedstawione w następnych doświadczeniach, tutaj jednak chcielibyśmy zaznaczyć, iż przyczyny tego zjawiska nie należy się dopatrywać w tym, że bodziec hamulcowy był w naszych doświadczeniach stale stosowany wśród bodźców pobudzeniowych. Jak wykazały późniejsze doświadczenia G. Szwejkowskiej, nawet wtedy, gdy bodziec hamulcowy stosuje się **w y ł ą c z n i e** w ciągu szeregu doświadczeń (bez bodźców pozytywnych), wznowienie odruchu czynnego następuje równie błyskawicznie (por. wznawianie odruchu na dzwonek w załączonej tabeli).

J. KONORSKI i W. WYRWICKA

HAMOWANIE NASTĘPCZE RUCHOWYCH ODRUCHÓW WARUNKOWYCH

(Z Zakładu Neurofizjologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im. Nenckiego i z Zakładu Fizjologii Układu Nerwowego Uniwersytetu Łódzkiego)

Zagadnienie hamowania następczego odruchów warunkowych, jakie występuje po ostrym gaszeniu określonego bodźca warunkowego, było w szkole Pawłowa wielokrotnie badane (1). Stwierdzono, że hamowanie następcze jest naogół najsilniejsze w stosunku do bodźców podobnych do bodźca gaszonego, lecz, że rozciąga się ono również na bodźce z innych

analizatorów, a nawet na sam wzmacniający bodziec bezwarunkowy. Stopień hamowania następczego zależy w znacznym stopniu od typu psa.

Przedmiotem niniejszej pracy było badanie, jak przedstawia się hamowanie następcze w dziedzinie ruchowych odruchów warunkowych (t.zw. przez nas odruchów warunkowych II typu (2)). W tym celu u trzech psów wytworzyliśmy pokarmowe odruchy warunkowe II typu na różne bodźce. Nauczona reakcja ruchowa polegała na podnoszeniu przez psa przedniej prawej nogi, oraz w niektórych seriach doświadczeń na kładzeniu jej na znajdujący się przed psem karmik. Obok reakcji ruchowej notowano również reakcję ślinową (odruch warunkowy I typu).

Należy zaznaczyć, że w zakresie odruchów warunkowych II typu, podobnie jak w zakresie zwykłych odruchów warunkowych (I typu), obowiązuje t.zw. „prawo siły bodźców“ (3), t.j. zależność wielkości reakcji warunkowej od siły i charakteru bodźca warunkowego przy tym samym bodźcu wzmacniającym. W naszych doświadczeniach różne bodźce warunkowe wywoływały różnej siły reakcję ruchową, w zależności od dwóch czynników: 1^o niektóre bodźce warunkowe były przerobione z bodźców warunkowych I typu na bodźce warunkowe II typu i te bodźce z reguły wywoływały słabszą reakcję ruchową, niż bodźce, które od samego początku stosowania były bodźcami warunkowymi II typu (4); 2^o niektóre bodźce „z natury swej“ wywoływały mniejszą reakcję zarówno ślinową jak i ruchową, niż inne bodźce (np. bodźce dotykowe były z reguły „słabsze“ od słuchowych).

Wśród naszych psów doświadczalnych, 2 miały stosunkowo niewielkie ślinowe odruchy warunkowe i po ostrym wygaszaniu występowało u nich silne hamowanie następcze; trzeci pies naodwrot odruchy ślinowe miał bardzo obfite i trudno poddające się hamowaniu.

Zacniemy od opisu doświadczeń nad psem, u którego hamowanie następcze było zaznaczone najsilniej. Oto wyciąg protokołu doświadczenia, w którym gaszony był odruch na bodziec dotykowy, zaś sprawdzano odruch na silny bodziec słuchowy, gwizd:

Nr połączenia	Minuta doświadczenia	Bodziec warunkowy	Izolowany okres bodźca warunk.	Reakcja war. ślin. (w 0,01 ccm)	Reakcja war. ruchowa (okres utaj. w sek.)	Wzmocnienie
2	6'	Gwizd	10''	17	1''	+
3	10'	Bodziec dotykowy	10''	15	5''	—
14	33'	Bodziec dotykowy	10''	0	— (15'')	—
15	35'	Gwizd	10''	1	2,5''	+

Z protokołu tego widzimy, że po ostrym wygaszeniu odruchu warunkowego na dotyk, zastosowany następnie gwizd wywołał prawie normalną reakcję ruchową (latencja 2,5''), natomiast reakcja ślinowa uległa zupełnemu niemal zahamowaniu. Mamy tu więc do czynienia z całkowitym rozszczepieniem reakcji ślinowej i ruchowej: pierwsza jest zahamowana, druga natomiast występuje w pełni.

Weźmy obecnie inne doświadczenie, w którym wygaszono silny odruch ruchowy na bulgotanie, natomiast sprawdzano, jak zachowują się odruchy na metronom i dzwonek — oba bodźce przerobione z bodźców warunkowych I typu i wywołujące z reguły słabszą reakcję ruchową:

Nr połączenia	Minuta doświadczenia	Bodziec warunkowy	Izolow. dział. bodźca	Reakcja war. ślinowa (w 0,01 ccm)	Reakcja war. ruchowa (okres utaj. w sek.)	Wzmocnienie
1	2'	Metronom 120	10''	15	3''	+
2	6'	Dzwonek	10''	19	6''	+
3	10'	Bulgotanie	10''	19	2''	—
10	24'	Bulgotanie	10''	0	—	—
11	26'	Metronom 120	10''	0	—	+
12	30'	Dzwonek	10''	11	—	+
13	34'	Bulgotanie	10''	5	3,5''	+

Jak widać, obraz tego doświadczenia jest zupełnie inny, niż w poprzednim przypadku. Po ugaszeniu odruchu na bulgotanie — bodziec wywołujący normalnie silną reakcję ruchową — zastosowany następnie metronom ma zahamowaną, pod-

bnie jak w poprzednim doświadczeniu, reakcję ślinową, lecz ma również całkowicie zahamowaną reakcję ruchową. Aby nie zakłócać biegu doświadczenia, bodziec ten, mimo braku reakcji ruchowej, wzmocniono. Następny bodziec, dzwonek, dał już pokąźną reakcję ślinową (hamowanie następce tej reakcji po uprzednim podaniu pokarmu częściowo ustąpiło), lecz ruchu w dalszym ciągu nie było. Wreszcie bulgotanie — bodziec dopiero co wygaszony — wywołało reakcję ślinową nieznaczną (efekt wygaszenia), natomiast reakcja ruchowa pojawiła się i to już w 3 sekundzie.

Jak widzimy z przytoczonych dwóch doświadczeń, ugaszenie bodźca, wywołującego słaby odruch ruchowy, nieznacznie tylko wpływa na silny odruch ruchowy, natomiast wygaszenie silnego odruchu ruchowego pociąga za sobą zahamowanie słabych odruchów i, co więcej, przy „regeneracji“ odruchów na skutek wzmocnienia pokarmowego najprędzej powraca do życia odruch ruchowy silny. Co się zaś tyczy reakcji ślinowej, to zachowuje się ona w obydwu przypadkach jednakowo, mianowicie po ostrym wygaszeniu mamy do czynienia z silnym zahamowaniem następczym, które znika po pierwszym wzmocnieniu.

Przypatrzmy się obecnie doświadczeniom z innym psem, u którego odruchy ślinowe były bardzo wysokie i hamowanie następce reakcji ślinowych było nieznaczne.

Oto przebieg doświadczenia, w którym wygasza się słaby odruch ruchowy (na bodziec przerobiony z bodźca I typu), zaś sprawdza się odruch na bodziec wywołujący silną reakcję ruchową:

Nr połączenia	Minuta doświadczenia	Bodziec warunkowy	Izolow. okres dział. bodźca	Reakcja warunk. ślinowa (w 0,01 ccm)	Reakcja warunk. ruchowa (okres utaj. w sek.)	Wzmocnienie
2	5'	Bulgotanie	10''	27	1''	+
3	9'	Metronom 120	10''	33	8''	—
15	34'	Metronom 120	10''	10	—	—
16	36'	Bulgotanie	10''	21	3,5''	+
17	39'	Bulgotanie	10''	26	2''	+

Z protokołu tego widać, że reakcja ślinowa na metronom, mimo intensywnego gaszenia nie zniknęła zupełnie i że na zastosowane natychmiast po procesie gaszenia bulgotanie reakcja ślinowa jest nieznacznie tylko zahamowana. Reakcja ruchowa, podobnie jak w analogicznym doświadczeniu z poprzednim psem, pojawia się na bulgotanie już w 3-ej sekundzie. Tutaj więc zarówno reakcja ślinowa, jak i ruchowa na bulgotanie pod wpływem uprzedniego gaszenia metronomu nie doznały niemal wcale upośledzenia i obie te reakcje zachowywały się zgodnie.

A teraz weźmy doświadczenie (wykonane z tym samym psem), w którym gaszono odruch na bulgotanie, wywołujące silną reakcję ruchową, a sprawdzano metronom i dzwonek, wywołujące normalnie słabszą reakcję ruchową.

Nr połączenia	Minuta doświadczenia	Bodziec warunkowy	Izolow. dział. bodźca	Reakcja warunk. ślinowa (w 0,01 ccm)	Reakcja warunk. ruchowa (okres utaj. w sek.)	Wzmocnienie
3	9'	Metronom 120	10''	32	2,5''	+
4	13'	Bulgotanie	10''	25	1''	—
15	35'	Bulgotanie	10''	0	—	—
16	37'	Metronom 120	10''	11	—	+
17	41'	Dzwonek	10''	26	—	+
18	45'	Bulgotanie	10''	23	2,5''	+

Jak widać z tego protokołu, po wygaszeniu odruchu warunkowego na bulgotanie, reakcja ruchowa na metronom i dzwonek jest całkowicie zahamowana, natomiast bulgotanie, zastosowane po tych bodźcach, wywołuje reakcję ruchową, mimo iż ten właśnie bodziec był poddany gaszeniu. Co się zaś tyczy reakcji ślinowych, hamowanie ich jest nieznaczne, skutkiem tego przy dzwonku mamy do czynienia z całkowitym rozszczepieniem reakcji ślinowej i ruchowej, odwrotnym jednak, niż w doświadczeniu pierwszym z poprzednim psem: reakcja ślinowa jest niemal normalna, a reakcji ruchowej brak. Tak więc u tego psa przebieg doświadczeń w zakresie reakcji ruchowych był niemal identyczny z doświadczeniami, wykonanymi na poprzednim psie, natomiast zachowanie się reakcji ślino-

wych było inne z tego powodu, że mieliśmy do czynienia z innym typem psa.

Wszystkie wykonane przez nas w tej serii doświadczenia dały wyniki zupełnie podobne i w zależności od typu psa oraz charakteru gaśzonego bodźca, można było je odnieść do jednego z czterech podanych tu wariantów.

Streszczając powyższe wyniki, możemy stwierdzić, że w warunkach hamowania następczego reakcja ruchowa zachowuje się całkowicie niezależnie od reakcji ślinowej i występowanie jej podlega swoistym prawom. Są one następujące: jeśli gasimy bodziec wywołujący słabą reakcję ruchową, wówczas zastosowany po wygaszeniu bodziec, wywołujący zwykle silną reakcję ruchową, daje swój normalny (lub prawie normalny) efekt ruchowy. Natomiast jeśli gasimy bodziec wywołujący silną reakcję ruchową, wtedy reakcje na bodziec o słabym efekcie ruchowym są całkowicie lub w znacznym stopniu zahamowane, i co więcej, najprędzej i najlepiej regeneruje reakcja na bodziec o silnej reakcji ruchowej. Powstaje wówczas paradoksalna sytuacja, kiedy pies nie wykonuje ruchu podniesienia nogi na bodźce, które nie były wcale poddane gaszeniu, natomiast reakcja ta właśnie się pojawia na bodziec, wywołujący normalnie silną reakcję, nawet jeśli ten bodziec był przed chwilą poddany gaszeniu. Świadczyłoby to o tym, iż przy gaszeniu ruchowego odruchu warunkowego następuje czasowe obniżenie pobudliwości w s a m y m o ś r o d k u r u c h o w y m i, że proces ten nie dotyczy połączeń między ośrodkiem bodźca warunkowego i ośrodkiem ruchowym. Dzięki temu bodźce o słabym efekcie ruchowym stają się podprogowe, a bodźce o silnym efekcie ruchowym wywołują reakcję i, mimo że były poddane gaszeniu, z łatwością regenerują.

Co się tyczy reakcji ślinowej, to zachowuje się ona zupełnie niezależnie od ruchowej, według zasad podanych poprzednio. Stąd zdarzające się całkowite rozszczepienie obu reakcji, kiedy reakcja ślinowa może być nieobecna przy niemal całkowitym zachowaniu reakcji ruchowej (protokół pierwszy), lub na odwrót, reakcja ślinowa jest mało zahamowana, a reakcja ruchowa nie występuje (protokół czwarty).

PIŚMIENNICTWO

1. P a w ł o w, I. P., 1938. Wykłady o czynności mózgu. Przekład z jęz. ros. St. Millera. Warszawa. Rozdział V.
2. K o n o r s k i J. i M i l l e r, S., 1933. Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych. Ruchowe odruchy warunkowe. Warszawa.
3. P a w ł o w, I. P., 1938. Dwaćcałietnij opyt obiektywnogo izuczienia wysszej nerwnoj dejatelnosti żywotnych. Moskwa — Leningrad. Rozdział LIII.
4. K o n o r s k i J. i W y r w i c k a, W., 1950. Przeróbka odruchów warunkowych I typu na odruchy warunkowe II typu. (Praca przygotowana do druku).

W. WYRWICKA

WPŁYW OBNIŻONEJ POBUDLIWOŚCI POKARMOWEJ NA ODRUCHY WARUNKOWE.

(Z Zakładu Fizjologii Układu Nerwowego Uniwersytetu Łódzkiego)

Oдноśne doświadczenia wykonano na 3 psach, z których każdy miał dobrze wyrobione pokarmowe ruchowe odruchy warunkowe na różne bodźce. Z każdym psem przeprowadzano codziennie zwykłe doświadczenie, w czasie którego stosowano kolejno, co kilka minut, różne bodźce. Po zadziałaniu bodźca pies wykonywał wyuczony poprzednio ruch, mianowicie podniesienie prawej przedniej nogi; jednocześnie wydzielał ślinę. Po upływie 10 sekund, przy wciąż działającym bodźcu, podawano pokarm. Reakcja ruchowa, stanowiąca odruch warunkowy II typu, tak jak i reakcja ślinowa, będąca odruchem warunkowym I typu, były rejestrowane przy pomocy kimografu. Niezależnie od mechanicznego zapisu, prowadzono bezpośrednie obserwacje zachowania się psa i wydzielania śliny.

Doświadczenia codzienne stanowiły tło dla doświadczeń specjalnych, mianowicie doświadczeń przy obniżonej pobudli-