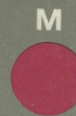


R G B WH GR BL

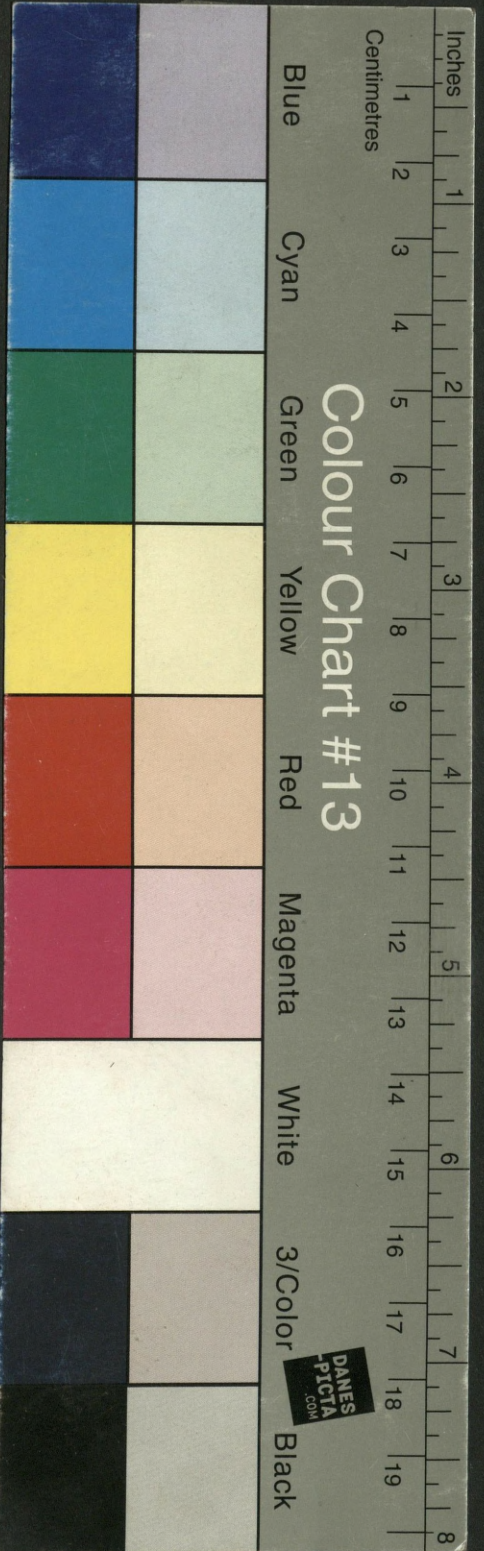
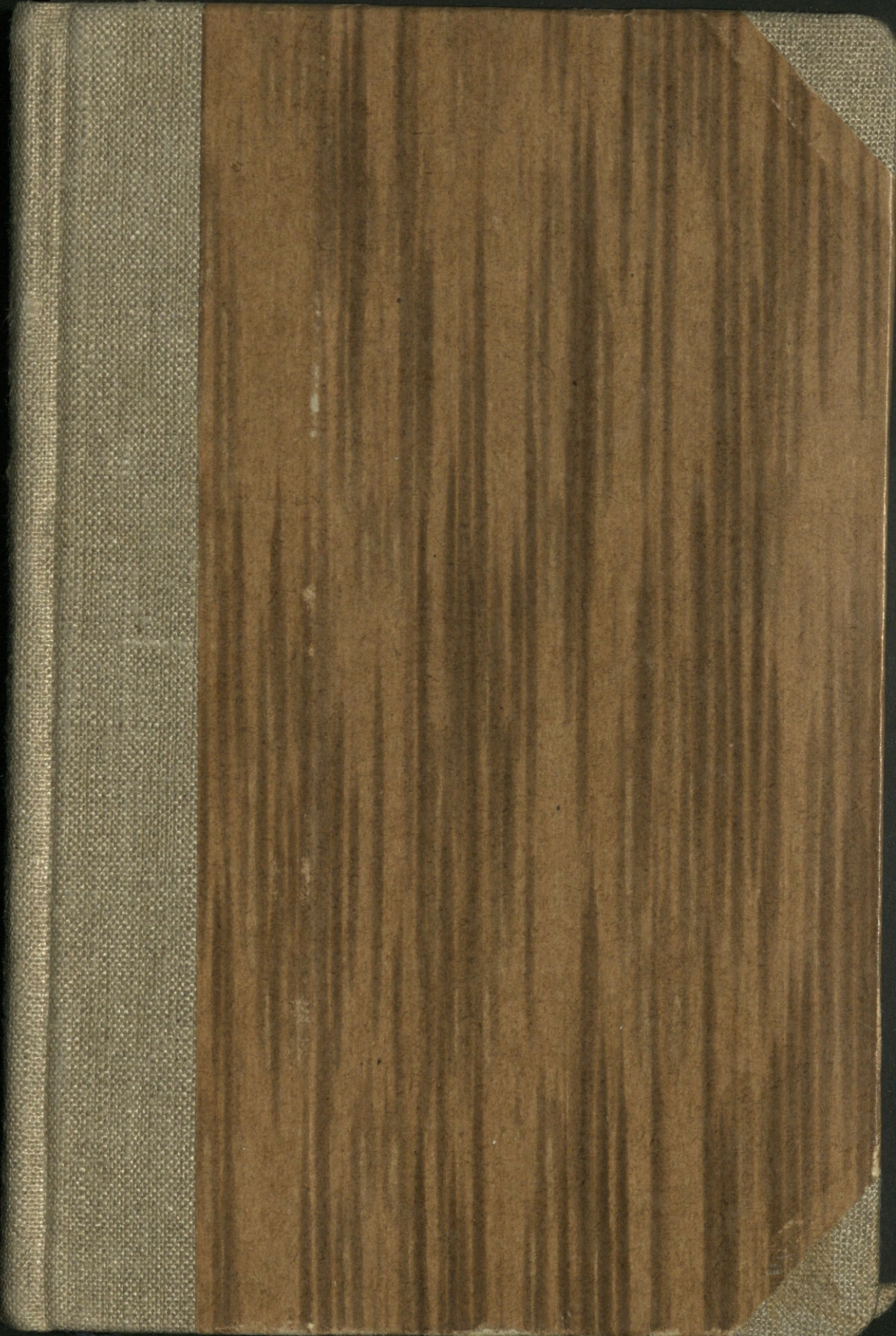


Grey Scale #13



DANES PICTA .COM

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

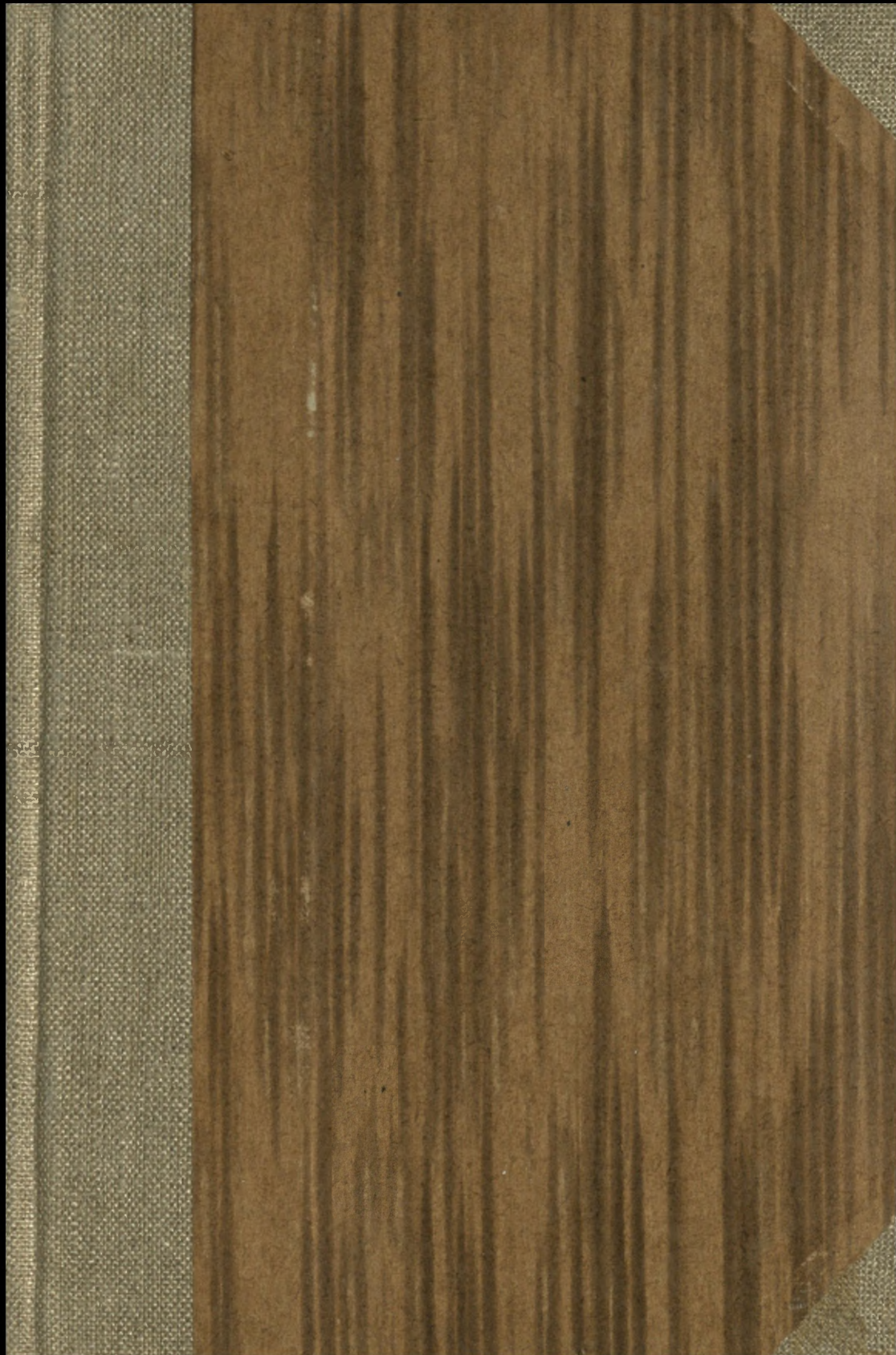


Colour Chart #13

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
Centimetres 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

DANES PICTA .COM



JACQUES LOEB

Prof. fizjologii Uniwersytetu w Chicago.

c7

WSTĘP
DO FIZJOLOGJI I PSYCHOLOGJI

PORÓWNAWCZEJ

PRZEKŁAD Z WYDANIA NIEMIECKIEGO, UZUPEŁNIONY PODŁUG
WYDANIA ANGIELSKIEGO

D-r'a Z. SZYMANOWSKIEGO

Słowo wstępne Ad. Maerburga

Z ILUSTRACJAMI.

Dzieło zalecone przez „Poradnik dla Samouków“.



WARSZAWA

Nakład Księgarni Naukowej

1906.

42
3108



15

28869/6



Дозволено Цензурою
Варшава 15 Сентября 1906 г.

Друк К. Ковалевского, Warszawa, Mazowiecka 8.

Przedmowa autora do niemieckiego wydania.

Do napisania książki niniejszej skłoniły mnie badania moje nad tropizmami zwierząt. Udało mi się wykazać, że heljotropizm, geotropizm i stereotropizm nie tylko zdarzają się ogólnie u zwierząt, ale że nawet we wszystkich szczegółach zgadzają się z odnośnymi tropizmami u roślin. Tropizmy u zwierząt podciągnąć można pod pojęcie odruchu, na którym opiera się cała fizjologia układu nerwowego centralnego. Wszyscy tacite się zgodzili, że wszelkie odruchy zależą od swoistych urządzeń w zwojach. Stwierdzenie identity tropizmów zwierzęcych z roślinnymi musiało podać w wątpliwość słuszność tego przypuszczenia. Dla tego należało bezwarunkowo zbadać, czy zwojowa teoria odruchów nie jest przypuszczeniem dowolnym, zbyt czynnym, a może i fałszywym. Zdaje mi się, że fakty fizjologii porównawczej mózgu na pytanie to niedwuznaczną dają odpowiedź.

Tropizmy u zwierząt stanowią nadto znaczną część kompleksu zjawisk, będących przedmiotem psychologii porównawczej. Tożsamość tropizmów zwierzęcych i roślinnych zmusza nas albo do przyznania świadomości roślinom, albo też do szukania probierza ewentualnej świadomości u zwierząt niższych. Literatura w tym przedmiocie nie dostarczyła mi żadnych wskazówek, któreby w praktyce mógł użytkować.

Od pięciu lat w rozmaitych pracach starałem się wykazać, że pamięć asocjacyjna jest podstawą wszelkich aktów

świadomości, i że świadomość możliwa jest tylko u tych zwierząt, u których stwierdzić można obecność pamięci asocjacyjnej. Nie twierdzę, ażeby świadomość bezwarunkowo zawsze towarzyszyła pamięci asocjacyjnej. Ale, przeciwnie, utrzymuję, że tam, gdzie pamięć asocjacyjna nie daje się stwierdzić, obecność świadomości naukowo nie może być uzasadnioną i jest tylko kwestją afektu autora.

Do napisania tej książki skłoniło mnie nie samo tylko życzenie zakończenia badań moich nad tropizmami ze stanowiska fizjologii mózgu i psychologii porównawczej. Jestem przekonany, że dzisiejsza fizjologia szkolna, uwzględniająca zaledwie kilka zwierząt kręgowych musi ustąpić miejsca fizjologii porównawczej. Na rozmaitych typach państwa zwierzęcego o rozmaitej organizacji dokonała przyroda tyluż rozlicznych doświadczeń na wielką skalę, i te pod względem ściśłości i doskonałości przewyższają wszystko, co my w stosunkowo nieznacznej liczbie naszych wiwisekcji osiągnąć możemy. O ile te ostatnie służą do dopełnienia i tłumaczenia materiału, dostarczonego nam przez fizjologję porównawczą, o tyle są cenne. Ale byłoby błędem przypuszczać, że z konieczności skąpe, często ciemne albo dwuznaczne doświadczenia wiwisekcyjne, na kilku kręgowcach dokonane, są wystarczającą podstawą dla fizjologii...

Uniwersytet w Chicago—Styczeń 1899 r.

Z przedmowy autora do angielskiego wydania.

Książka niniejsza ma być krótkim wstępem do fizjologii porównawczej mózgu i układu nerwowego centralnego.

Fizjologia była dotąd wyłącznie niemal fizjologją kręgowców. Przekonany jestem jednak, że dla ustalenia praw, rządzących zjawiskami życiowymi, niezbędna jest szersza podstawa; dać ją może tylko fizjologia porównawcza, obejmująca wszystkie typy państwa zwierzęcego. Doświadczenia moje z zakresu fizjologii porównawczej, dokonane w Wood's Hall, zdają się wskazywać, że to przejście od fizjologii dawnej

do porównawczej da się dokonać najłatwiej w dziedzinie fizjologii układu nerwowego centralnego.

Fizjologia mózgu została niepotrzebnie utrudniona przez to, że po wszystkie czasy metafizycy uważali wyjaśnienie czynności mózgu za wyłączne swoje zadanie; wprowadzali oni cały szereg koncepcji metafizycznych, jak dusza, świadomość, wola i t. p. Do zadań fizjologii należy podstawienie rzeczywistych procesów fizjologicznych na miejsce tych sztucznych koncepcji. Prof. E. Mach z Wiednia, któremu książkę tę poświęcam, pierwszy ustalił zasady ogólne wiedzy anty metafizycznej...

...Książka ta ukazała się pierwotnie w języku niemieckim; od tego czasu poznano pewną liczbę nowych faktów; nadto uznałem za stosowne bardziej ściśle uwydatnić moje anty-metafizyczne stanowisko... ¹⁾.

Uniwersytet w Chicago.—Październik 1900 r.

Jacques Loeb.

¹⁾ Przekład dokonany został na podstawie wydania niemieckiego z r. 1899 (*Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie u. vergleichende Psychologie*) i uzupełniony na podstawie wydania angielskiego z r. 1902 (*Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology*).

SŁOWO WSTĘPNE.

Psychologja porównawcza w piśmiennictwie naszym jest zupełnie zaniedbana: nie mamy nietylko prac oryginalnych, lecz nawet przekładów prac obcych. Książka d-ra W. Szokalskiego „Początki umysłowości w przyrodzie” (Warszawa 1885) już w chwili pojawienia się swego była nawskroś ujemną wartością pod względem naukowym; autor na każdym kroku świadomie, a jeszcze częściej bezwiednie, opiera się na założeniach metafizycznych i mitologicznych, w interpretacji faktów nie ucieka się do pomocy morfologii i fizjologii porównawczej; w braku wszelkich pojęć psychologicznych ściśle określonych, metod i probierzów, któreby pozwalały z jakimkolwiek chociażby prawdopodobieństwem opisywać życie psychiczne zwierząt, przestaje na naiwnych analogjach, na antropomorfizmie niekrytycznym i tym sposobem bawi czytelnika anegdociarstwem na temat cudownej zmysłowości zwierząt. W istocie książka Szokalskiego jest anachronizmem. Z pośród rzeczy tłumaczonych do najwybitniejszych zaliczyć należy Wilhelma Wundta „Wykłady o duszy ludzkiej i zwierzęcej” (część II, Kraków 1873) i A. Espinasa „Społeczeństwa zwierzęce” (Wyd. „Prawdy”, Warszawa 1887). Poglądy na życie psychiczne zwierząt, wyrażone w książce Wundta, pośrednio sam autor poddał krytyce już w roku 1878 w swoim szkicu „*Ueber den gegenwärtigen Zustand der Thierpsychologie*” (*Vierteljahrsschrift für wissenschaftliche Philosophie*, Band II, Heft 2); bezpośrednio zaś uznał je za przestarzałe i zasadnic-

czo zmienił w drugim wydaniu oryginału (*Vorlesungen über Menschen-und Thierseele*. Hamburg i Lipsk 1892).

Wielce zajmująca książka Espinasa jest właściwie monografią, poświęconą jednej tylko stronie życia zwierzęcego, mianowicie—życiu ich zbiorowemu czy gromadnemu. Jest to bodaj najzawilsze zagadnienie, jakie się w tej dziedzinie nastroczyć może; skuteczne jego rozwiązanie przedewszystkiem przypuszcza pewne już ustalone pojęcia i twierdzenia psychologii porównawczej. Niepodobna odmówić Espinasowi znacznej dozy krytycyzmu i ogłędności teoretycznej, ale niestety, brak chociażby probierza, na mocy którego możnaby psychologicznie interpretować zachowanie się zwierząt, naraził autora na chwiejność sądów i sprzeczności, które w znacznym stopniu obniżają naukową wartość książki: słusznie np. zwalcza autor pogląd, według którego życie gromadne pszczół, mrówek, termitów i t. d. ma przedstawiać ustroj państwowy; niepodobna dowieść istnienia tu wyobrażeń, idei, rządu i rozkazów spełnianych, raczej zgodne współpracownictwo odbywa się samorzutnie, jest wynikiem jednostajnie silnej u wszystkich pracownic miłości macierzyńskiej i interesu osobniczego. Wbrew jednak temu ten sam Espinas uważa większość czynności pszczół za inteligientne, oparte na wyobrazeniach. „Z licznych spostrzeżeń—powiada—okazało się, że w społecznym ustroju pszczół ważną rolę odgrywa umysłowość. Myśli lub (jeśli to brzmi lepiej) wyobrażenia są źródłem wszystkich tych zgodnych ruchów, z których się składa życie ula”. Tu powołuje się na świadectwa Hubera, których krytycznie nie kontroluje ani za pomocą osobistych spostrzeżeń, ani określonych probierzów teoretycznych. Oczywiście jednak kooperacja oparta na wyobrazeniach i sprawach umysłowych niczym się istotnie nie różni od ludzkich organizacji społecznych. Prawda, że metoda, polegająca na przyjmowaniu spraw umysłowych lub ich odrzucaniu w życiu zwierzęcym w zakresie i stopniu wymaganym przez doktrynę, jest bardzo dla doktryny wygodna, ale nie można jej przyznać wartości naukowej.

Można tu jeszcze wspomnieć dzieło G. J. Romanesa „Rozwój umysłowy człowieka” (przekład z angielskiego. Warszawa 1897), jako monografię zasadniczo wkraczającą

w dziedzinę psychologii porównawczej i dla psychologii człowieka wielce cenną. Właściwy jednak wykład zasad psychologii porównawczej, na których to dzieło jest oparte, Romanes dał w innym dziele „*Mental evolution in animals*”, którego w polskim przekładzie nie mamy, które zresztą także nie stoi na poziomie wymagań krytycznych chwili obecnej.

I oto wszystko. Poza tym nie mamy, sądzę, nie w zakresie psychologii porównawczej, z czym wartoby się wogóle rachować.

W takich warunkach ukazanie się polskiego przekładu książki prof. Loeba należy uważać za bardzo pożądane, tymbardziej, że książka ta, rozważana w stosunku do ogólnego stanu psychologii porównawczej w chwili obecnej, ma wyjątkowo doniosłe znaczenie. By zdać sobie sprawę z tego, trzeba uwzględnić nasamprzód fakt, że chociaż człowiek zawsze i z różnych stanowisk interesował się życiem psychicznym zwierząt, a literatura tego przedmiotu od wieków jest dość obfita, jednak, ściśle rzecz biorąc, psychologia porównawcza dotąd nie przybrała jeszcze postaci nauki, opartej na określonych zasadach. Po wtóre, w chwili obecnej psychologia porównawcza przebywa fazę przełomową, zapowiadającą, jak się zdaje, przewrót zasadniczy, u samych podstaw tej gałęzi wiedzy.

Jedną z najbardziej istotnych przeszkód, hamujących rozwój tej nauki bywał zazwyczaj w założeniu fałszywy punkt wyjścia: głównie szło o rozstrzygnięcie stosunku, jaki zachodzi pomiędzy człowiekiem, jako istotą duchową, a resztą zwierząt. Stąd spekulacje psychologiczno-porównawcze nawiązywano do różnych doktryn metafizycznych o duszy, do wierzeń religijnych, naginano do uprzedzeń i tendencji humanistycznych. Jedni, kopiąc stanowczą przepaść pomiędzy człowiekiem a światem zwierzęcym, posuwali się aż do odmawiania zwierzętom wszelkiego życia psychicznego i świadomości, jak np. Descartes w XVII wieku i niektórzy jego zwolennicy, którzy uważali zwierzęta wprost za mechanizmy, za autotomaty i zaprzeczali w nich „duszy”, gdy tymczasem człowieka uważali za mechanizm kierowany przez „duszę rozumną”, czynnik niemechaniczny, nadprzyrodzony. Inni znów, sceptycy XVI i XVII w., reagując przeciwko racjo-

nalizmowi, przesadzali się w uwydatnianiu niezwyklej jakoby subtelności życia psychicznego u zwierząt, chcąc tym sposobem ukorzyć człowieka dumnego z rozumu i rozum ten zawstydzić, jak np. Montaigne albo Hjeronim Rorarius, który napisał słynną w swoim czasie rozprawę „*Quod animalia bruta saepe ratione utantur melius homine*” (że zwierzęta często bywają rozumniejsze od człowieka). Ci zaś, którzy pragnęli uniknąć krańcowości, postępowali niemniej dowolnie: Buffon przyznaje zwierzętom czucie i świadomość, ale odmawia im pamięci; Locke przyznaje, że zwierzęta mogą myśleć, ale tylko empirycznie, w zakresie danych, określonych stosunków, nie zaś w zakresie uogólnień i abstraktów; według Reaumura i Condillaca umysł zwierzęcy niczym istotnie nie różni się od ludzkiego. Wszyscy oni powołują się na pewne spostrzeżenia, ale wobec braku określonych metod badania i probierów, domniemane te spostrzeżenia są tylko interpretacjami zachowania się zwierząt w duchu pewnych uprzedzeń. Wielką nadto rolę odgrywa w odpowiedniej literaturze aż do naszych czasów chęć obudzenia podziwu w czytelniku dla mądrych planów opatrności lub dla subtelności i wysokiego poziomu życia psychicznego u zwierząt. Podziw jednak może być zupełnie usprawiedliwiony stanem umysłu tej osoby, która się dziwi, ale nie może uchodzić za probierz prawdy.

Darwinizm i wogóle idea rozwoju potężnie wpłynęły na rozwój piśmiennictwa porównawczo - psychologicznego. Myśl, przedtym luźnie wypowiedana, że psychika człowieka gienetycznie wywodzi się z psychiki świata zwierzęcego, że różni się nie jakościowo, lecz tylko ilościowo od tamtej, stała się przewodnią w sprawie zbierania materiału spostrzegawczego i jego interpretacji teoretycznej. I tu jednak dotkliwe dały się odczuć pewne nieporozumienia: ponieważ w zasadzie chodziło o rodowód życia psychicznego człowieka z takiegoż życia w świecie zwierzęcym, o nawiązanie ciągłości rozwojowej, więc z jednej strony zaczęto gorliwie szukać u zwierząt objawów psychicznych, któreby je zbliżyły do człowieka, dowodziły wspólności natury duchowej; tak np. Darwin szukał objawów moralności i religijności u zwierząt. Z drugiej strony nieraz tendencyjnie w naturze psychicznej

człowieka szukano objawów niższości, zwierzęcości i uogólniano luźne fakty, byle tylko możliwie wyrównać poziom.

Oczywiście wynikało to i wynika z braku analizy, probierzów i metod badania, z błędnego przekonania, że każdy wytwór rozwoju musi się dawać prześledzić wstecz na wszystkich poprzednich szczeblach rozwojowych w bardziej pierwotnej czy rozcieńczonej postaci. W takim stanie rzeczy kwitło w dalszym ciągu anegdociarstwo, zapewne bardzo zajmujące, ale pozbawione wartości naukowej.

Zwrot pomyślniejszy dla interesów nauki nastąpił dopiero od niedawna, od lat dwudziestu mniej więcej, gdy pomocy metodologicznej zaczęto systematycznie szukać w anatomji i fizjologii porównawczej, zwłaszcza kiedy zwrócono się do dokładniejszych spostrzeżeń i eksperymentów nad zachowaniem się jestestw najprostszyc, jednokomórkowych, kiedy zaczęto od dołu i wynurzyła się kwestja probierza, mocą którego możnaby psychologicznie interpretować zachowanie się zwierząt, które pod względem kształtów i budowy nie przedstawiają tak uderzających i kuszących analogji do człowieka.

Zresztą sama psychologia człowieka stała się bardziej krytyczną i odpowiedzialną pod względem teorjopoznawczym. Wybitnym wyrazem tego właśnie zwrotu jest książka Loeba, profesora fizjologii w uniwersytecie w Chicago. Książka ta nasamprzód wyszła w roku 1899 po niemiecku p. t. „*Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie mit besonderer Berücksichtigung der wirbello-sen Thiere*”, następnie zaś w uzupełnionym i poprawionym opracowaniu angielskim w r. 1902 w Londynie, p. t. „*Comparative Physiology of the Brain and comparative Psychology*”.

Loeb pod względem teorjopoznawczym jest uczniem i zwolennikiem kierunku reprezentowanego przez Ernesta Macha, a więc jest krytycznym empirykiem. Główną i istotną zaletą pracy jego jest surowy krytycyzm i bezwzględnie odporne stanowisko wobec wszelakiej metafizyki.

Jego teorja tropizmów oparta na uwzględnieniu ogólnych własności protoplazmy żywej; teorja odcinków—oparta na danych anatomji i fizjologii porównawczej układu nerwowego; jego próba ograniczenia roli mózgu i decentralizacji jego domniemanych czynności na rzecz części obwodo-

wych; nacisk, z jakim Loeb usiłuje mechanizm połączeń anatomicznych zastąpić chemizmem i tym sposobem przenieść punkt ciężkości w badaniu funkcji mózgu z anatomji na fizjologję;—nie są to rzeczy zupełnie nowe, ale Loeb pomysły te teoretyczne popiera nowemi dowodami a przytym podaje w nowym powiązaniu i oświetleniu, w prostym i świetnym wykładzie.

Tym sposobem zarysowują się nowe podstawy psychologii porównawczej, zwłaszcza, że przyjęty przez Loeba próbiez interpretacji psychologicznej zachowania się zwierząt pozwala mu zwrócić miazdzącą krytykę przeciwko anegdotciarstwu, które dotąd uchodziło za psychologję porównawczą. Według Loeba tylko obecność pamięci asocjacyjnej upoważnia do przyjęcia świadomości u zwierząt.

Z nowej literatury w tym przedmiocie nie znam pracy, któraby działała tak ożywczo, w takim stopniu pobudzała myśl do pracy krytycznej i zachęcała do poddania rewizji olbrzymiego materiału spostrzeżeń i wywodów teoretycznych nad życiem psychicznym zwierząt. Po przestudjowaniu tej książki można dopiero poczuć, że cały gmach psychologii porównawczej chwieje się w posadach, że się otwiera nowa perspektywa i wszystko trzeba budować na nowo według nowych zasad w świetle nowych próbiezów.

W obecnych warunkach nauki książka Loeba jest oryginalnym, śmiałym i świetnym wstępem do psychologii porównawczej. Próg ten przebyć musi każdy, kto się nie chce naiwnie łudzić ¹⁾.

Ad. Mahrburg.

¹⁾ Patrz „Poradnik dla samouków”. Część IV, str. LIII.

I.

Niektóre zasadnicze pojęcia i fakty z fizjologii porównawczej mózgu.

1. Analiza zjawisk złożonych polega na rozłożeniu ich na prostsze części składowe. W fizjologii centralnego układu nerwowego za takie składniki elementarne uważana jest pewna kategoria zjawisk, zwanych pospolicie odruchami. Odruchem nazywamy pospolicie reakcję ze strony zwierzęcia, wywołaną przez podniecie zewnętrzne i zakończoną ruchem skoordynowanym. Przykładem odruchu prostego może być zamykanie powiek za dotknięciem spojówki, zwięzanie się źrenic pod wpływem światła i t. p. Dotknięcie lub światło wywołują zmiany chemiczne w zakończeniach nerwowych spojówki lub siatkówki; ta zmiana chemiczna (podrażnienie) sprowadza zmianę w stanie nerwów, która przenosi się aż do centralnego układu nerwowego, stamtąd przechodzi na nerwy ruchowe i kończy się we włóknach mięsnych, powodując ich skurcz. Fizjologowie starali się coraz głębiej analizować czynności mózgu w kierunku sprowadzenia ich do odruchu, jako do elementarnej części składowej.

Komórki zwojowe uważane są pospolicie za warunek zasadniczy odruchu, stanowiący o charakterze odczynu na podniecie zewnętrzne. Łacińska nazwa odruchu—refleks—przypomina porównanie go do odbijania światła. Rdzeń jest niejako zwierciadłem, w którym promienie podrażnienia przychodzące od nerwów czuciowych odbijają się w kierunku do

mięśni. Zniszczenie rdzenia znosi odruchy tak samo, jak zniszczenie zwierciadła znosi odbijanie światła. Przyrównywanie sprawy odruchowej w centralnym układzie nerwowym do odbijania światła straciło oczywiście z dawien dawna już wszelką rację bytu i mało kto, posługując się dziś terminem fizjologicznym, pamięta o jego pierwotnym znaczeniu. Natomiast inna okoliczność nabrała w pojęciu odruchu zasadniczego znaczenia, a mianowicie celowy charakter wielu spraw odruchowych. Zamykanie powiek za dotknięciem rogówki ma wielkie znaczenie dla ochrony rogówki od uszkodzeń przez ciała obce; zwężanie się źrenicy pod wpływem światła chroni siatkówkę przed zgubnym działaniem jaskrawego oświetlenia. Żaba, której ucięto głowę, ściera łapką kroplę kwasu octowego z powierzchni swej skóry — odruch ten jest również celowy. Jeszcze jedna okoliczność nas tu uderza: ruchy te tak są dobrze obliczone w swych skutkach i skoordynowane w wykonaniu, że napozór niezbędnym wydaje się zarówno w ich powstaniu, jak w wykonaniu, pewien udział władz umysłowych. Pewien wybitny psycholog uważał odruchy za mechaniczne skutki aktów woli przeszłych pokoleń, chcąc w ten sposób wytłumaczyć celowy ich charakter. Nic dziwnego wobec tego, że komórka zwojowa uważana jest za element zasadniczy odruchu; gdzież bowiem, jeżeli nie w niej, mogłyby być nagromadzone owe skutki mechaniczne aktów woli? Włókna nerwowe uważane są (i zdaje się, że słusznie) za przewodniki obojętne. Ale nawet ci, którzy uważają sprawy odruchowe za czysto mechaniczne procesy, nie zwracając uwagi na ich celowość, widzą w komórce zwojowej istotne ognisko złożonych skoordynowanych spraw odruchowych.

Przez ogół fizjologów został więc przyjęty pogląd, że komórka zwojowa jest swoistym i ważnym ogniwem w mechanizmie spraw odruchowych. I ja z pewnością nie wątpiłbym ani na chwilę o słuszności tego poglądu, gdyby nie dowiedziona przeze mnie tożsamość heljotropizynu u zwierząt i u roślin; to mnie przekonało, że pogląd ten nie ma dostatecznych podstaw i doprowadziło do innego pojmowania odruchów. Lot mola ku światłu jest typową sprawą odruchową. Światło drażni obwodowe narządy zmysłów lub

pewne elementy skóry mola, proces podrażnienia dochodzi do układu nerwowego centralnego, stąd do mięśni skrzydeł — i owad wpada w płomienie. Ta sprawa odruchowa zgadza się zupełnie z heljotropijnym działaniem światła na narządy roślin, nie posiadające żadnych nerwów. Z dowiedzionego w ten sposób heljotropizmu u zwierząt i z tożsamości jego z heljotropizmem u roślin wynika ten tylko konieczny wniosek, że zjawiska te zależeć muszą od warunków jednakowych i wspólnych dla zwierząt i roślin (1). Jedną z prac moich o heljotropizmie zakończyłem w te słowa: „Widzimy, że ruchy orjentacyjne względem światła są uwarunkowane przez zupełnie te same okoliczności zewnętrzne i tak samo zależą od kształtu ciała u zwierząt, które mają nerwy, jak i u roślin, które ich nie mają. Wynika stąd, że zjawiska heljotropizmu nie mogą polegać na swoistych właściwościach układu nerwowego centralnego”. Na to odpowiedziano, że zniszczenie komórki zwojowej przerywa sprawę odruchową. Ale zarzut ten nie wytrzymuje krytyki; u zwierząt wyższych bowiem nerwowy łuk odruchowy stanowi jedyne połączenie protoplazmatyczne pomiędzy narządami czuciowymi powierzchni ciała a elementami kurezliwymi. Niszcząc komórki zwojowe albo układ nerwowy centralny, przerywamy ciągłość przewodników protoplazmatycznych wogóle, po których przechodzi podrażnienie od powierzchni ciała do mięśni, a bez tej ciągłości niemożliwe jest ani przewodnictwo podrażnienia, ani odruch. Cylindry osiowe nerwów przedewszystkim nie są niczym innym, jak nitkami protoplazmy, a komórki zwojowe są to również twory protoplazmatyczne. Wtedy dopiero będziemy mieli słuszną rację i prawo dopatrywać się w nich czegoś więcej ponad ogólne własności protoplazmy, gdy te ostatnie okażą się niewystarczającymi dla wytłumaczenia wszystkich zjawisk.

2. W dalszym ciągu podniesiony został zarzut następujący: odruchy te zachodzą wprawdzie u roślin bez układu nerwowego, ale zwierzęta posiadają przecież komórki zwojowe; w tych ostatnich więc muszą się znajdować pewne szczególniejsze mechanizmy odruchowe. Wobec tego należało poszukać takich organizmów zwierzęcych, u których odruchy skoordynowane nie ustawałyby nawet po zniszczeniu

układu nerwowego centralnego. Zjawiska takiego oczekiwać należało wyłącznie u tych postaci, u których oprócz przewodnictwa za pośrednictwem układu nerwowego centralnego możliwe jest jeszcze przewodnictwo bezpośrednio od powierzchni ciała do mięśni. To zachodzi u zachw. Udało mi się dowieść, że u *Ciona intestinalis* odruchy złożone pozostają zachowane nawet po całkowitym wyłuszczeniu układu nerwowego centralnego (2). Podobnie rzecz się ma z robakami. Wobec tego nie mamy się czemu nadmiernie dziwić, że naczynia krwionośne zwierząt wyższych zachowują swe t. zw. urządzenia regulacyjne, t. j. odruchy, nawet po przecięciu wszystkich połączeń z układem nerwowym centralnym.

Tak więc, fizjologia porównawcza uczy nas, że dla odruchu potrzebna jest tylko pobudliwość i przewodnictwo podrażnienia, i że oba te warunki niezbędne należą do własności ogólnych wszelkiej protoplazmy. Upaść więc musi specyficzna rola układu nerwowego centralnego, albo komórek zwojowych, jako nosicieli mechanizmu odruchowego. Natomiast wysuwa się więcej na pierwszy plan ważna właściwość nerwów, a mianowicie ich łatwiejsza pobudliwość i zdolność do lepszego i szybszego przewodnictwa podrażnienia. Skutkiem tych właściwości zwierzę przystosowuje się lepiej do zmiennych warunków zewnętrznych, niżby to było możliwe bez pomocy nerwów. Dla zwierząt poruszających się jest taka zdolność przystosowania jest niezbędna.

3. Niektórzy autorowie posuwają się tak daleko, że we wszystkich odruchach przypuszczają udział pierwiastku psychicznego ze względu na ich celowość; jednakże większość uczonych sądzi tak tylko o pewnej grupie odruchów, mianowicie o t. zw. instynktach. Instynkty bywają określane rozmaicie. Wogóle jednak są to odruchy, przekazywane drogą dziedziczości, które są tylko tak zadziwiająco celowe i złożone, że trudno sobie je wyobrazić bez spóldziału władz umysłowych i doświadczenia. Takim np. jest znany powszechnie fakt, że niektóre owady składają swe jajka tylko na takim podłożu, które potym służy poczwarkom za pokarm. Gdy pomyślimy, że mucha samiczka wcale nie troszczy się o złożone jajka, to trudno się oprzeć podziwowi nad tą pozorną pieczołowitością natury dla zachowania ga-

tunków. Od czegoż może zależeć postępowanie takiego owadu, jeżeli nie od misternie utkanych mechanizmów, wyłącznie tylko właściwych komórce zwojowej? Jak mamy sobie wyobrazić dziedziczenie takich instynktów, jeżeli przyjmujemy za fakt, że komórka zwojowa ma w odruchu tylko znaczenie elementu przewodzącego podrażnienie? Na gruncie dawnego poglądu niepodobna było *de facto* ani rozwinąć teorii mechanizmu instynktów, ani objaśnić w sposób logiczny ich dziedziczenia; natomiast nasze pojmowanie sprawy umożliwia jedno i drugie. Wśród pierwiastków, z których składają się instynkty złożone, znaczenie zasadnicze mają tropizmy (heljotropizm, chemotropizm, gietropizm, stereotropizm i t. p.). Tropizmy te są identyczne u roślin i u zwierząt. Warunki, na których się te tropizmy opierają, są to: 1) swoista pobudliwość pewnych elementów powierzchni ciała i 2) symetria ciała. Symetryczne elementy powierzchni ciała mają pobudliwość jednakową, asymetryczne zaś różną. Elementy zbliżone do bieguna gębowego (oralnego) mają pobudliwość wyższą, albo nawet odwrotną w stosunku do elementów leżących u bieguna przeciwnego (aboralnego). Wskutek tych okoliczności zwierzę musi zajmować takie położenie względem źródła światła, źródła dyfuzji pewnych ciał chemicznych i t. p., aby symetryczne punkty powierzchni ciała odbierały podrażnienie jednakowego natężenia. Przez to zwierzę albo zbliża się do źródła podrażnienia, albo się od niego oddala. Dla tajemniczych mechanizmów w komórkach zwojowych pozostaje tylko rola przewodnika podrażnienia, a do tego zdolny jest każdy rodzaj protoplazmy. Dla dziedziczności instynktu wystarcza wtedy, aby jajko zawierało pewne substancje (warunkujące rozmaite tropizmy) oraz zasadnicze podstawy późniejszej symetrii zarodka. Rzekome mistyczne własności komórek zwojowych nie tylko nie rzuciły światła na te sprawy, ale, przeciwnie, były przeszkodą do ich dalszego zbadania.

Jasna, że niema ostrej linii granicznej pomiędzy odruchem i instynktem. Powszechnie przyjęto mówić o odruchach wtedy, kiedy chodzi o oddziaływanie oddzielnych części ciała lub narządów zwierzęcia na bodźce świata zewnętrznego, natomiast instynktem nazywać zwykliśmy od-

działywanie zwierzęcia jako całości, jak w wypadkach tropizmu.

4. Tak więc, mechanizm pewnej liczby instynktów sprowadza się do tropizmów wspólnych roślinom i zwierzętom, a rola komórek zwojowych, zarówno w tych sprawach odruchowych jak i w innych, zredukowana zostaje do przewodnictwa podrażnienia; teraz powstaje z kolei pytanie, od czego zależą skoordynowane ruchy mięśni w odruchach, zwłaszcza złożonych. Dotąd wygodnym łóżem, na którym zasympiała niespokojna myśl badacza, były skomplikowane mechanizmy o misternej, a nieznannej i może na zawsze niezbadanej budowie, zawarte w komórkach zwojowych. Porzuciwszy to stanowisko, musimy zbadać i wykazać warunki, które stanowią o skoordynowanym charakterze spraw odruchowych. Badania nad galwanotropizmem zwierzęcym wykazały, że istnieć musi jakaś zależność prosta pomiędzy położeniem elementów nerwowych w układzie nerwowym centralnym (względem głównych osi ciała) a kierunkiem, w którym się ciało porusza pod wpływem czynności tych elementów. Przez to zyskujemy racjonalną podstawę, na której oprzeć się może dalsze badanie koordynacji naszych ruchów, nie przypisując komórce zwojowej żadnych innych funkcji i właściwości nad te, do których jest uzdolniony każdy prosty twór protoplazmatyczny.

5. Podobnie jak w odruchach prostych i instynktach, tak samo i w ruchach samorzutnych, nie możemy przyznać komórkom zwojowym żadnego specyficznego znaczenia; poprostu są to tylko protoplazmatyczne przewodniki podrażnienia. Samorzutnym nazywamy taki ruch, który uwarunkowany jest na pozór tylko przez stan wewnętrzny żywego ustroju. Ale ściśle rzecz biorąc, żaden proces ruchowy w żywym organizmie nie zależy wyłącznie od warunków wewnętrznych; ażeby czynność podtrzymać choćby na dłuższą tylko chwilę, niezbędny jest dopływ tlenu z zewnątrz oraz pewna temperatura, lub przynajmniej utrzymanie tej ostatniej w określonych granicach. Poza tym jednak nie są potrzebne dla procesów samorzutnych żadne szczególniejsze bodźce zewnętrzne.

Przedewszystkiem odróżniać należy procesy samorzutne sensu stricto od samorzutności świadomej. Zwróćmy na-

przód uwagę na pierwszą kategorię. Będziemy musieli tu znów odróżniać dwa rodzaje spraw: sprawy samorzutne proste i rytmiczne, czyli automatyczne. Te ostatnie są dla nas najważniejsze. Do tej kategorii należy oddychanie i bicie serca. Bez wątpienia czynność automatyczna może powstawać w zwojach, jak tego dowodzą ruchy oddechowe. Ale stąd wysnuto wniosek, że wszystkie ruchy automatyczne zależne są od komórek zwojowych; i oto mamy nowy przykład tajemniczych urządzeń, przypisywanych tym komórkom.

Nowsze badania przeniosły kwestję rytmicznych samorzutnych skurczów z dziedziny morfologii do dziedziny chemii fizycznej. Odrębne własności każdej z tkanek zależą częściowo od zawartości jonów (Na, K, Ca i innych) w określonych stosunkach. Przez zmianę tych stosunków możemy nadać tkance własności, których zwykle nie posiada. Jeżeli w mięśniach ciała zostanie zwiększona ilość jonów Na, a ilość jonów Ca zmniejszona, mięśnie te nabierają zdolności do skurczów rytmicznych, jak serce. Jedynie obecność jonów Ca we krwi powstrzymuje mięśnie naszego ciała od „bicia” rytmicznego. Ponieważ mięśnie te nie posiadają komórek zwojowych, jasną jest rzeczą, że zdolność do samorzutnych skurczów rytmicznych nie zależy od specyficznego morfologicznego charakteru komórek zwojowych, ale od pewnych warunków chemicznych, które niekoniecznie muszą się ograniczać do danych tylko komórek zwojowych (3).

Skoordynowany charakter ruchów automatycznych usiłowano częstokroć tłumaczyć istnieniem osobnego „ośrodka koordynacji”, czegoś w rodzaju posterunku policyjnego, dozoruującego poszczególne elementy pracujące automatycznie, aby się wszystkie ich odruchy odbywała we właściwym następstwie. Wbrew temu przypuszczeniu spostrzeżenia dokonane nad zwierzętami niższemi dowodzą, że koordynacja ruchów automatycznych następuje w nich po prostu w ten sposób, że elementy pracujące najszybciej zmuszają pozostałe do zachowania tego samego tempa.

Sprawy samorzutne proste są w mniejszym jeszcze stopniu zależne od specyficznych własności komórek zwojowych, niż sprawy samorzutne rytmiczne. Pływki wodorow-

stów, narządy roślinne, nie mające żadnych komórek zwojowych, wykazują taką samą samorzutność, jak zwierzęta obdarzone komórkami zwojowemi.

Zachodzi pytanie, jak podporządkować powyższe formy samorzutności pod pojęcie odruchu. Jest to o tyle możliwe, że i w sprawach samorzutnych zmiana też jest przyczyną ruchu, oraz że i w tych sprawach również zachodzi przenoszenie się podrażnienia. Tylko przyczyna podrażnienia jest tu natury wewnętrznej.

6. Nie poruszaliśmy dotąd sprawy najważniejszej, a mianowicie od jakiego mechanizmu zależy kompleks t. zw. zjawisk psychicznych, czyli świadomość. Metoda postępowania naszego musi być tu taka sama, jak w przypadku instynktów i odruchów. Należy wykryć, jakie elementarne procesy fizjologiczne są podstawą złożonych zjawisk świadomości.

Niektórzy fizjologowie i psychologowie radzą sobie po prostu w ten sposób, że uważają za probierz celowości danej czynności. Jeżeli zwierzę reaguje tak samo, jak postąpiłby w danym przypadku obdarzony rozumem człowiek, to wtedy autorowie ci uważają, że zwierzę to posiada świadomość. W ten sposób zaliczane bywają do kategorii czynności psychicznych rozmaite odruchy, zwłaszcza zaś instynkty; podobnież przyznawaną bywa świadomość rdzeniowi pacierzowemu ze względu na celowy charakter jego czynności. Zobaczmy później, że wiele takich reakcji należy do kategorii tropizmów i zupełnie tak samo odbywa się u roślin. W ten sposób musielibyśmy roślinom również przyznać życie psychiczne. Musianoby przyznać je także maszynom, gdyż tropizmy polegają poprostu na urządzeniach mechanicznych. Ostatecznie na tej drodze dojść musimy konsekwentnie do obdarzonych duszą cząsteczek i atomów.

Pogląd ten mógłby też znaleźć zastosowanie i względem zjawisk rozwoju embrjonalnego i organizacji wogóle, które ujawniają taki stopień celowości, jakiego nie spotykamy nieraz w zjawiskach odruchu, instynktu, a nawet świadomości. A jednakże nie uważamy, ażeby zjawiska rozwoju były od świadomości zależne.

Z drugiej strony nie brakło fizjologów, którzy zdawali sobie całkowicie sprawę z nicości takich metafizycznych spe-

kulacji; jedyne wyjście widzieli oni w całkowitym wykluczeniu z zakresu fizjologii całej kwestji duszy i świadomości i poprzestawali wyłącznie na badaniu następstw operacji, wykonanych na mózgu. Ale takie postępowanie stanowczo idzie za daleko. Błąd metafizyków polega nie na tym, że zajmują ich zagadnienia zasadnicze, ale na tym, że posługują się wadliwymi metodami badania i zastępują istotne wyjaśnienie rzeczy czczą grą wyrazów. Fizjologia mózgu, porzucając swe zasadnicze zagadnienie, a mianowicie teorię świadomości, pozbawia się zarazem źródła, z którego pochodzą najpiękniejsze jej owoce. Natomiast należy wystrzegać się błędnych ścieżek metafizyki i szukać metod prowadzących do rzetelnych wyjaśnień, a nie do gry wyrazów. Psychologia zwierząt i fizjologia mózgu posługują się tu jedną i tą samą metodą, polegającą na istotnym poznaniu procesu zasadniczego, stanowiącego pierwiastek elementarny każdego zjawiska psychicznego i będącego tym samym, czym jest odruch w dziedzinie fizjologii układu nerwowego. Takim procesem zasadniczym jest, moim zdaniem, pamięć asocjacyjna czyli kojarzenie. „Pod nazwą pamięci asocjacyjnej rozumiem urządzenie, mocą którego dana podnieta wywołuje nietylko ten skutek, jaki odpowiada zarówno jej własnej naturze, jak i specyficznej budowie tworu pobudliwego, ale wywiera obok tego jeszcze skutki odpowiadające podnietom innym a mianowicie takim, których działaniu organizm niegdyś podlegał spóźnie z działaniem podniety obecnej” (4). Jeżeli zwierzę jest podatne do tresury, jeżeli zdolne jest się czegoś nauczyć, wtedy obdarzone jest pamięcią asocjacyjną, wtedy może mieć świadomość. Na zasadzie tego kryterjum można wykazać, że u wymoczków, jamochłonnych i robaków niema ani śladu pamięci asocjacyjnej, a co zatym idzie i świadomości. U niektórych rzędów owadów (np. u os) obecność pamięci asocjacyjnej może być dowiedziona. Pewnym jest, że wiele zwierząt kręgowych jest prawdopodobnie obdarzonych świadomością. Kryterjum to może się okazać bardzo pożytecznym dla rozwoju psychologii porównawczej, której w takim razie stawiamy zadanie doniosłe w skutkach i łatwe do rozwiązania, a mianowicie: zbadanie, u jakich przedstawicieli poszczególnych klas państwa zwierzęcego spotykamy

pamięć asocjacyjną. Spełnienie tego zadania będzie stanowiło treść przyszłej psychologii porównawczej.

7. Wobec naszego kryterjum upada teoria metafizyczna, przyznająca świadomość materji wogóle lub całemu światu zwierzęcemu. Zamiast teorii świadomości wszystkich postaci zwierzęcych, zbudować musimy inną, podług której tylko pewne gatunki zwierząt obdarzone są świadomością, która nadto zjawia się dopiero po osiągnięciu pewnego okresu rozwoju zarodkowego. Tłumaczy się to tym, że pamięć asocjacyjna wiąże się ze specjalnymi mechanizmami, które znajdujemy tylko u niektórych zwierząt i to dopiero począwszy od pewnego określonego stadium rozwoju zarodkowego. Z poglądem tym zgadza się fakt, że kręgowce posiadają narząd specjalny, którego zniszczenie znosi pamięć asocjacyjną i to wyłącznie tę ostatnią; narządem tym jest mózg. Widzimy dalej, że kręgowce, które nie mają wcale pamięci asocjacyjnej albo mają ją tylko w słabym stopniu (np. żarłacz lub żaba) po wycięciu mózgu nie różnią się zupełnie albo różnią się tylko bardzo niewiele co do sposobu reagowania od zwierząt normalnych. Fakt, że niektóre tylko zwierzęta obdarzone są mechanizmami specjalnymi, niezbędnymi dla pamięci asocjacyjnej (a zatem i dla świadomości), nie powinien nas dziwić zbyt znacznie: przecież tak samo niektóre tylko zwierzęta posiadają urządzenia niezbędne do tego, żeby promienie, wychodzące z jednego świecącego punktu przestrzeni, zbierać się mogły w jednym punkcie narządu wrażliwego na światło i t. p. W zjawisku skraplania gazów fizyka pokazuje nam, jak stan skupienia może się zmienić nagle, chociaż zmiany innych zmiennych są ciągłe. Nic niema dziwnego, że zachodzą zmiany nagłe w ontogienetycznym i filogienetycznym rozwoju organizmów, tam, gdzie zmiennych jest tak wiele, zwłaszcza że mamy do czynienia z materją tak łatwo zmieniającą swój stan, jak substancje koloidalne.

Tak więc, zbadanie mechanizmu pamięci asocjacyjnej jest owym zadaniem naczelnym, jakie dziś ma przed sobą fizjologia mózgu i psychologia. Ale to pewna, że mechanizmu tego nie podobna zbadać ani za pomocą metod histologicznych, ani za pomocą operowania mózgu, ani przez mierze-

nie czasu reakcji. Pamiętać należy, że wszystkie zjawiska życiowe polegają ostatecznie na ruchach lub zmianach zachodzących w koloidach. Właściwe pytanie brzmi: od jakich właściwości koloidów zależą zjawiska pamięci asocjacyjnej? Dla rozwiązania tego zagadnienia niezbędne jest połączenie chemii fizycznej z fizjologią protoplazmy. Z tych samych źródeł oczekiwać należy rozwiązania innego zasadniczego zagadnienia fizjologii mózgu, a mianowicie przewodnictwa podrażnienia.

II.

Układ nerwowy meduz, automatyzm i koordynacja.

1. Doświadczenia na meduzach dają nam doskonałą sposobność do rozbioru warunków samorzutności i koordynacji oraz do rozstrzygnięcia kwestji, czy zjawiska te zależne są od komórek zwojowych, czy nie. Dzwon meduzy posiada na wklęsłej wewnętrznej stronie bardzo cienką warstwę włókien mięsnych, które kurczą się rytmicznie. Podczas takiego skurczu jama dzwonu się zmniejsza i woda zostaje wypchnięta. Wskutek wstrząśnienia jakie przez to zwierzę odbiera, porusza się ono naprzód. Pod względem budowy układu nerwowego dzielą się meduzy na 2 klasy, które rozróżnia i systematyka: 1) swobodnie pływające meduzy pławów (*hydroidea* [Fig. 1] oraz 2) krążkopławy (*acalephae*), których najpopularniejszym przedstawicielem jest chełbia modra (*Aurelia aurita* [Fig. 2]. Układ nerwowy pławów składa się z podwójnego pierścienia nerwowego na brzegu dzwonu (d.—Fig. 1). Pierścień górny tworzy przeważnie płaską warstwę w ektodermie i składa się z delikatnych włókien i nielicznych komórek zwojowych. Pierścień dolny ma włókna grubsze i więcej komórek. Oba pierścienie łączą się włóknami nerwowymi. Oprócz tego pierścienia, stanowiącego układ nerwowy centralny, istnieje jeszcze t. zw. układ nerwowy obwodowy, rozpościerający się w postaci splotu złożonego włókien i komórek zwojowych w całym podkrążku (*subumbrella* b—Fig. 1) pomiędzy nabłonkiem a warstwą mięśniową. Wypukła powierzchnia dzwonu składa się z niekurczliwej galaretowatej masy, w której nie zdołano wykazać żadnych elementów nerwowych.

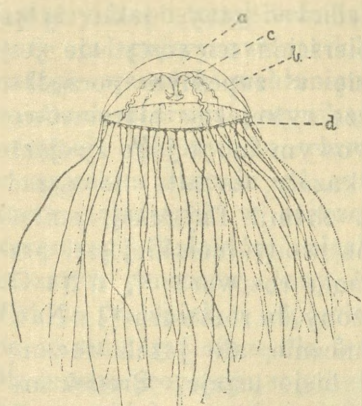


Fig. 1. Hidromedusa (*Gonionemus vertens*) *a* krążek; *b* podkrążek z mięśniami; *c* rurka; *d* brzeg dzwonu pławnego z pierścieniem nerwowym.

komórek zwojowych, a tylko osobliwsze komórki nabłonkowe z długimi wyrostkami, noszącymi nazwę włókien nerwowych. Podobno zwierzęta te mają również obwodowy spłot nerwowy w muskulaturze dolnej ścianki dzwonu (1).

Pierwsze nasze pytanie brzmi: czy samorzutne ruchy meduzy, t. j. rytmiczne skurcze dzwonu pławnego, są funkcją komórek zwojowych.

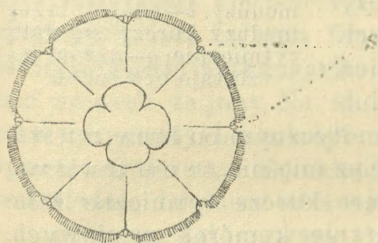


Fig. 2. Dżagram krążka (*Aurelia aurita*) S—ośm narządów zmysłów. Podług Claus'a.

U krążkopławów (Fig. 2) nie znajdujemy zamkniętego pierścienia nerwowego, ciągnącego się wzdłuż całego brzegu dzwonu; widzimy natomiast szereg oddzielnych ośrodków (S—Fig. 2) nie połączonych pomiędzy sobą spoidłami. Liczba ośrodków odpowiada (przynajmniej u chełbi modrej) liczbie narządów zmysłów (S). Te ośrodki nerwowe leżą również na brzegu dzwonu, w ektodermie części rurkowej i u podstawy ciałek brzeżnych (narządów zmysłów). Ten układ nerwowy nie zawiera żadnych

Romanes znalazł, że przecięcie meduzy pławu w poprzek, powyżej brzegu dzwonu (*b*—Fig. 3) wywołuje następujące objawy: rytmiczne skurcze dzwonu (*a* Fig. 3) ustają; natomiast brzeg *b*, zawierający pierścień nerwowy, nie zaprzestaje bynajmniej swych miarowych skurczów (2). Uszkodzenie to nie pociąga za sobą zmniejszenia

ani liczby, ani natężenia skurczów odcinka brzeżnego. Doświadczenie to powtarzali inni badacze z tym samym skutkiem; ja sam miałem również sposobność przekonać się o słuszności spostrzeżeń Romanesa w tym względzie. Dzwono-

nowi takiej meduzy możemy zadawać rany, jakie tylko zechcemy: dopóki brzeg, t. j. pierścień nerwowy, nie jest uszkodzony, skurcze odbywają się w zupełnym porządku. Romanes stąd wnosi, że te skurcze rytmiczne hidromeduzy biorą początek w pierścieniu nerwowym lub w jego zwojach.

Ostatnie moje badania wykazały, że całe to zagadnienie stanowi raczej problemat chemji fizycznej, aniżeli morfologii. Ciśnienie osmotyczne wody morskiej jest prawie równe ciśnieniu osmotycznemu roztworu $\frac{5}{8}$ n Na Cl. Środek pływającego dzwonu, włożony do roztworu $\frac{5}{8}$ n Na Cl lub $\frac{5}{8}$ n NaBr, zaczyna bić rytmicznie, ale jeżeli dodamy nieznaczną ilość Ca Cl₂ lub KCl bicie ustaje. Środek meduzy biłby i w wodzie morskiej, gdyby nie obecność w niej Ca i K, a przypuszczalnie także i innych jonów (3). Środek meduzy zawiera pewną ilość rozrzuconych komórek zwojowych. Możliwość rytmicznych skurczów w czystym roztworze Na Cl. Łatwo dowieść, że tak nie jest. Prądkowane mięśnie żaby nie kurczą się rytmicznie we krwi, lub surowicy. Dowiodłem, że zależy to od obecności jonów Ca w tych cieczach. Jeżeli włożymy mięsień do czystego roztworu Na Cl lub Na Br o tym samym ciśnieniu osmotycznym co krew, mięśnie kurczą się rytmicznie (4). A przecież mięśnie te nie zawierają komórek zwojowych. Samorzutne skurcze rytmiczne zależą więc od obecności lub braku nie komórek zwojowych, ale pewnych jonów. Jony Na sprowadzają skurcze rytmiczne lub przyspieszają ich tempo. Jony Ca natomiast zwalniają tempo, albo zatrzymują skurcze. W jaki sposób jony te mogą wywierać taki wpływ? Ażeby wytłumaczyć to zjawisko, musimy cofnąć się do określenia zasadniczego charakteru ruchu protoplazmy.

Ruch protoplazmy zależy od zmian we własnościach

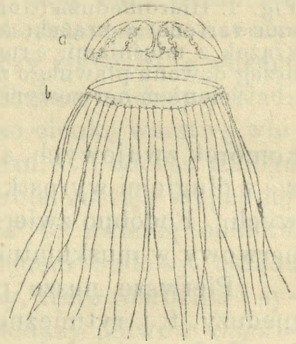


Fig. 3. Przecięcie hidromeduzy. *b*—odcięty brzeg meduzy kurczy się dalej rytmicznie; *a*—dzwon pozostaje bez ruchu.

fizycznych substancji koloidalnej, jaką jest protoplazma. Zmiany te polegają prawdopodobnie albo na zmianach w stanie materji wskutek wchłaniania wody przez koloid, albo na zmianach wtórnych, wynikających ze zmian wymienionych powyżej. Wiemy, że własności fizyczne koloidów zależą w wysokim stopniu od rodzaju i ciśnienia osmotycznego jonów zawartych w otaczającym roztworze. Dla niestałej równowagi koloidów, niezbędnej dla samorzutnych rytmicznych skurczów, jony Na, Ca i K muszą się znajdować w tkankach w odpowiedniej proporcji. Ustosunkowanie to musi być różne dla środka i dla brzegu hidromeduzy. Dla brzegu proporcja, w jakiej znajdują się te trzy jony w wodzie morskiej, jest odpowiednia; dla środka hidromeduzy potrzeba więcej jonów Na, a mniej Ca. A zatem, jeśli weźmiemy środek sam po obcięciu brzegu i włożymy do wody morskiej, to bić nie będzie; natomiast zacznie bić w czystym roztworze Na Cl, lub Na Br o tym samym ciśnieniu osmotycznym, co woda morska. W czystym roztworze Na Cl jony Na z roztworu wejdą do tkanek i zajmą miejsce niektórych jonów Ca. To nada substancji koloidalnej mięśnia takie własności, które pozwolą na skurcze rytmiczne. Jeżeli za wiele jonów Na wejdzie do tkanek środka, utraci on swoją pobudliwość, którą znowu może odzyskać po dodaniu roztworu do śladów Ca Cl₂. Cały problemat samorzutnej czynności staje się w ten sposób nie kwestją obecności lub braku komórek zwojowych, lecz kwestją fizycznych własności materji koloidalnej zawartej w tkankach. Czy mamy z tego wyprowadzić wnioski, że jony Na są przyczyną samorzutnych skurczów rytmicznych meduzy? Myślę, że nie. Jony stwarzają warunki równowagi niestałej koloidu tkanki kurczliwej, które umożliwiają działanie istotnej przyczyny skurczu.

J. Rosenthal pierwszy zwrócił na to uwagę, że bynajmniej nie jest konieczne, aby przyczyna zjawiska rytmicznego również była rytmiczną; przeciwnie warunki ciągle bardzo dobrze mogą prowadzić do skutków rytmicznych. Jeżeli woda wpływa do pipetki ciążym, lecz bardzo słabym strumieniem, to wypływ będzie się odbywał rytmicznie — po kropli. Ciężar kropli musi przewyższyć napięcie powierzchniowe u ujścia pipety, zanim się kropla może oderwać.

Dopóki ilość wody wpływającej w jednostce czasu nie przejdzie pewnej granicy, potrzeba będzie zawsze pewnego przeciągu czasu, ażeby kropla stała się dość ciężką, by się odzielić. Quincke podał prosty i zręczny sposób, pozwalający z wszelką łatwością wywołać rytmiczne skurcze pęcherzyka powietrza. Opiszę tu doświadczenie tak, jak zwykłem je wykonywać na wykładzie. W naczyniu B (fig. 4), napełnionym wodą, znajduje się płyta szklana P, a pod nią pęcherzyk powietrza—b, o mniej więcej 5 mm. średnicy. Pod pęcherzykiem na jego środku otwiera się ujście rurki termometrycznej T, (wyciągniętej w cieniutki otwór), której górny koniec zanurzony jest w naczyniu A, zawierającym 95% alkohol. Alkohol wznosi się cienkim strumieniem w górę

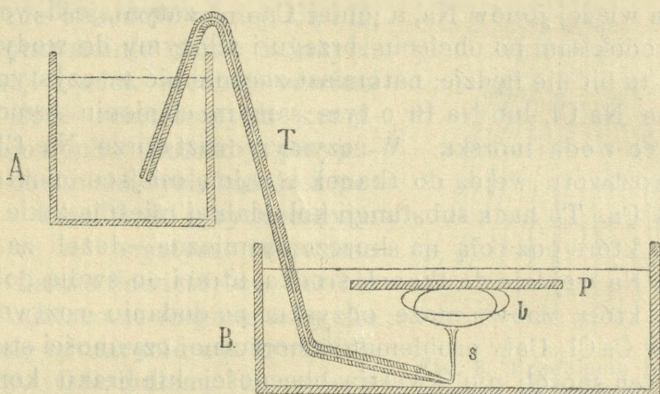


Fig. 4. Przyrząd demonstrujący automatyczną pulsację pęcherzyka powietrznego. Objaśnienie w tekście.

ku środkowi pęcherzyka. Jak tylko alkohol dojdzie do pęcherzyka, rozlewa się na granicy pomiędzy powietrzem a wodą. Dzięki zmniejszeniu napięcia powierzchniowego, pęcherzyk staje się niższym i szerszym. Wskutek wirowych ruchów wody, spowodowanych rozszerzeniem się pęcherzyka, przerywa się dopływ alkoholu do pęcherzyka. Warstwa alkoholu otaczająca pęcherzyk szybko ulega dyfuzji w wodzie i pęcherzyk napowrót grubieje—w skutek większego napięcia powierzchniowego pomiędzy wodą i powietrzem. Ponieważ ruchy wirowe ustały, dopływ alkoholu do pęcherzyka znów się otwiera i pęcherzyk na nowo się spłaszcza i t. d.

W ten sposób można przy temperaturze pokojowej otrzymać 80 „pulsów” na minutę; jest to mniej więcej tempo bicia serca (5).

Co się tyczy powstawania ruchów rytmicznych u meduz, bicia serca i ruchów oddechowych, możemy z łatwością wyobrazić sobie następującą analogję z ciągłym dopływem alkoholu w doświadczeniu Quincke'go: w komórkach funkcjonujących automatycznie przy dopływie ciepła z zewnątrz może się odbywać ciągła produkcja fermentacyjna pewnych wytworów przemiany materji; substancje te wywołują zjawiska rozszerzania się lub inne jakie zmiany chemiczne w substancjach koloidalnych mięśni. Niezbędne jest nagromadzenie się takiej substancji w pewnej ilości, ażeby zmiany mogły nastąpić; stąd okresowość skurczu. Czy wytwarzanie tej substancji fermentacyjnej jest ciągłe, czy nie, zawsze ostateczną stałą przyczyną tego wytwarzania będzie ciepło, a względnie temperatura.

Wobec tego nie możemy się dziwić, że Romanes znalazł, iż środek krążkopława bije rytmicznie w normalnej wodzie morskiej po odcięciu części brzeżnej. Dopókiśmy przypuszczali, że komórki zwojowe są głównym elementem samorzutności, dopóty trudno było wytłumaczyć doświadczenie nad krążkopławami. Teraz zaś musimy stąd tylko wnosić, że u krążkopława substancje koloidalne środka mniej się różnią od substancji koloidalnych brzegu, niż u hydromeduzy.

2. Nietylko samorzutny charakter ruchów uchodzi zwykle za zależny od komórek zwojowych, dotyczy to również i koordynacji tych ruchów. Zobaczymy, czy pogląd ten jest słuszny.

Romanes znalazł, że jeżeli u hidromeduzy odcięty będzie cały brzeg dzwonu za wyjątkiem drobnej jego części, to wystarcza to dla zachowania samorzutnych ruchów meduzy w wodzie morskiej. Wygląda to tak, jak gdyby każdy element brzegu był ośrodkiem rytmicznych skurczów całego zwierzęcia. Ale jeżeli tak jest, to czemu cały dzwon kurczy się jednocześnie, dla czego jedna część brzegu nie znajduje się w stanie skurczu, gdy druga jest w rozkurczu? Koordynacja ta w żadnym razie nie może być uważana za bezwzględna. Widzimy ją tylko u osobników zdrowych; już Ro-

manes zwrócił na to uwagę, że brak jej u osobników uszkodzonych i konających.

Wielu uczonych szuka rozwiązania tej zagadki w jakimś tajemniczym ośrodku nerwowym, zawiadującym koordynacją. Zaraz postaramy się rozstrzygnąć pytanie, czy u zwierząt niższych koordynacją zawiaduje jaki specjalny ośrodek, czy nie wynika ona czasem z prostych praw pobudliwości i przewodnictwa podrażnienia.

Romanes znalazł, że u krążkopławów koordynacja ustaje, jeżeli przez nacięcia promieniste przerwiemy komunikację bezpośrednią pomiędzy ośrodkami nerwowymi. Oddzielne wycinki nie kurczą się już wtedy społecznie. To samo występuje u hidromeduzy, jeżeli przez takie same nacięcia przerwiemy przewodnictwo w pierścieniu nerwowym. Nacięcia powinny tylko w obu wypadkach sięgać dosyć wysoko. Natomiast, jeżeli takie same nacięcie porobimy w dzwonie hidromeduzy, nie uaruszając brzegu i pierścienia nerwowego, to koordynacja nie ulegnie zakłóceniu. Tak więc, ciągłość elementów części brzeżnej dzwonu jest warunkiem niezbędnym czynności skoordynowanej. Czym się to dzieje, że dopóki ciągłość ta jest zachowana, wszystkie elementy pracują społecznie, gdy tymczasem z przerwaniem ciągłości społeczność ustaje? Aby odpowiedzieć na to pytanie, zwróćmy uwagę na narząd, w którym skoordynowana czynność rytmiczna objawia się w sposób najdoskonalszy; organem tym jest serce. Wiadomo, że gdy serce żaby potniemy na rozmaite części, każdy kawałek może się dalej kurczyć miarowo, tylko liczba skurczów każdego kawałka na minutę będzie inna. Największą liczbę znajdziemy w odciętej zatoce żyłnej, a mianowicie będzie się ona kurczyć w tym samym tempie, w jakim było serce przed przecięciem. Widzimy więc, że całe serce bije w rytmie tej jego części, która wykazuje największą liczbę skurczów na minutę. Nasuwa się przeto przypuszczenie, że koordynacja czynności serca następuje w ten sposób, że ta część, która się kurczy najczęściej, zmusza inne części do pracy w tym samym tempie. Wystarcza na to, ażeby podrażnienie zatoki żyłnej podrażniało za każdym razem pozostałe części serca; te ostatnie muszą wtedy koniecznie kur-

czyć się w tym samym rytmie. Ośrodka koordynacji zupełnie do tego nie potrzeba. Porterowi udało się za pomocą dowcipnej metody otrzymać bicie płatu wyciętego z mięśnia sercowego. Wnosi on stąd, że niema racji przypuszczać istnienia jakiegos ośrodka koordynacji (6). Skurcz wszystkich części dzwonu meduzy występuje wtedy spólcześnie, gdy podrażnienie może przejść z dostateczną szybkością z tej części brzegu, która jest najpierwej podrażniona lub najpierwej czynna, na części pozostałe. To jest możliwe tylko wtedy, gdy brzeg nie jest uszkodzony. Chodzi tu oczywiście o całość nietylko wyłączenie pierścienia nerwowego, ale i tkanki sąsiedniej, gdyż nacięcie promieniste musi sięgać dość głęboko, aby koordynacja ustalała. Gdy zaś fala podrażnienia musi zygzakiem omijać miejsce nacięcia, to wtedy każde miejsce pomiędzy dwoma nacięciami ma tymczasem dość czasu, by się kurczyć samodzielnie. Stąd brak spólczesności. Tak samo u osobników uszkodzonych lub blizkich śmierci, których komórki nie są tak ściśle pomiędzy sobą związane, występuje czynność rytmiczna nieskoordynowana.

Aby dalej zbadać to przypuszczenie, przedsięwziął D-r. Hargitt w mojej pracowni następujące doświadczenia. Próbował on otrzymać zrośnięcie się dwóch hidromeduz, aby się przekonać, czy będą się one potym kurczyły spólcześnie, czy niezależnie jedna od drugiej. W tym celu trzeba było odciąć brzeg, aby meduzy unieruchomić i otrzymać powierzchnię raną. Potym obie okaleczone w ten sposób meduzy przykładano do siebie i trzymano w takim położeniu przez czas pewien za pomocą stosownego urządzenia, dopóki się nie zrosły, co następowało po niedługim czasie. Fig. 5 przedstawia dwa takie przyrośnięte do siebie zwierzęta z rodzaju *Gonionemus*. Zrosły się one całym brzegiem za wyjątkiem małego kawałka O. Zapewne z czasem byłoby przyszło w tym miejscu do wytworzenia nowych czułek, gdybyśmy nie byli przedtym zabili zwierzęcia (dla przechowania). W innych wypadkach zrośnięcie nastąpiło nie na tak rozległej przestrzeni. Otóż okazało się, że zwierzęta zrośnięte na znacznej przestrzeni (np. fig. 5) kurczyły się zawsze spólcześnie, jak zwierzę pojedyncze, i to już w dwa dni po operacji. Natomiast zwierzęta

zrosnięte na przestrzeni nie tak znacznej, nie kurczyły się spółcześnie. Przypuszczam, że gdyby się udało sprowadzić całkowite zrosnięcie dwu serc, to byłyby one też spółcześnie.

Podane tu przez nas objaśnienie koordynacji różni się od objaśnienia Romanesa. Przypuszcza on, że wszystkie zwoje, lub przynajmniej większa ich część, potrzebują jednakowego czasu na swe odżywianie i są wystawione na jeden i ten sam opór ze strony tkanek otaczających. Muszą więc wszystkie bić razem. Romanes sam jednak przyznaje, że dla tego przypuszczenia brak dowodów pozytywnych i że wspomniane wyżej następstwa nacinania promienistego nie przemawiają wcale na jego korzyść. Doświadczenie D-ra Hargitt'a przemawia również na niekorzyść poglądu Romanesa.

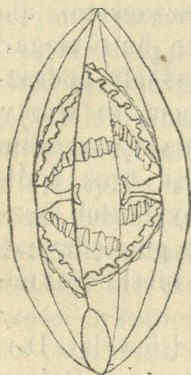


Fig. 5. Doświadczenie d-ra Hargitt'a. Dwa egzemplarze *Genionemus*, którym brzegi odcięto, były przyłożone do siebie powierzchniami przyrannymi i zrosły się ze sobą; tylko w *O* znajduje się luka. Począwszy od drugiego dnia po zagojeniu oba zwierzęta kurczą się spółcześnie, jak pojedynczy osobnik.

Chciałbym tu dorzucić jedną uwagę o koordynacji czynności serca; potwierdza ona nasz pogląd, że w organie kurczącym się rytmicznie o ilości skurczów wykonywanych na minutę przez całość stanowić musi czynność tej, która kurczy się w najszybszym tempie, o ile warunki przewodnictwa są we wszystkich kierunkach jednakowe. Wyobraźmy sobie serce żaby wyciągnięte w jedną długą rurkę, na podobieństwo serca zarodkowego; w rurce tej główne części będą następowały po sobie w takim porządku: zatoka żylna, przedsionek, komora, nabrzmienie tętnicze. Ponieważ liczba skurczów automatycznych na minutę jest większa w zatoce żylniej, niż w nabrzmieniu tętnicznym, przeto fale skurczowe muszą przebiegać zawsze w tym samym kierunku, a mianowicie od zatoki do nabrzmienia. Wyobraźmy sobie teraz, że czynność automatyczna nabrzmienia wzmaga się aż do

zrównania się z zatoką; wtedy, o ile przypuszczenie nasze jest słuszne i o ile przewodnictwo rurki sercowej jest jednakowe w obu kierunkach, będziemy mieli organ o własnościach serca żachwy (Fig. 6). Serce tych zwierząt tym się odznacza, że fale skurczowe nie przebiegają w nim zawsze w tym samym kierunku, jak u pozostałych zwierząt, ale naprzemian perystaltycznie lub antyperystaltycznie. Np. po 500 skurczach idących od lewej strony ku prawej, następuje, powiedzmy, 300 uderzeń pędzących krew w kierunku odwrotnym. Potym następuje pewna ilość uderzeń idących od lewej strony ku prawej i t. p. Przed kilku laty wykonał D-r Lingle w Woods Hall następujące doświadczenia na sercu żachwy.

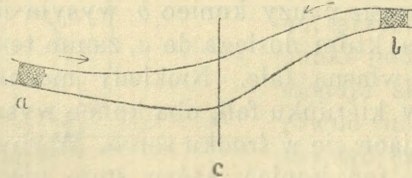


Fig. 6. Djagram serca żachwy: Skurcze idą przez pewienpr zciąg czasu od *a* do *b*, a potym od *b* do *a*; gdy przetniemy serce na pół w okolicy *c*, wówczas lewa połowa kurczyć się będzie tylko w kierunku *a* do *c*, a prawa od *b* do *c*.

Jeżeli serce takie (*ab* fig. 6) przetniemy w punkcie *c*, to potym obie części kurczą się stale w jedym i tym samym kierunku: część *ac* od *a* ku *c*, część *bc* od *b* ku *c*. Dalej d-r Lingle stwierdził, że punktem wyjścia czynności automatycznej są dwie ograniczone niewielkie przestrzenie w okolicach *a* i *b*, odpowiadające niejako zatoce żyłnej i nabrzmieniu tętniczemu serca żabiego. Te dwa kawałki, odcięte od reszty serca, kurczą się bez przerwy dalej; natomiast pozostała część pośrednia nie bije więcej. Te doświadczenia dowodzą, zdaniem moim, niezbitcie, że zmienność kierunku skurczu serca żachwy zależy od tego, że naprzemian to jeden, to drugi koniec rurki sercowej zyskuje przewagę, zmuszając na czas pewien drugi ośrodek do pracowania w swoim tempie. Przewaga ta, być może, sprowadza się po prostu do tego, żeby dany ośrodek zdążył wysłać podrażnienie, czyli odnośną falę skurczową, zanim drugi koniec zacznie swój skurcz. Wy-

starcza na to, żeby jeden jedyny skurcz tego końca, który w danej chwili panuje, spóźnił się nieco lub wypadł zupełnie, jak to się zdarza niekiedy nawet w sercu człowieka. Wtedy drugi koniec serca ma już czas wysłać swoją falę skurczową, i automatyczne jego podrażnienie tak długo będzie źródłem podniety dla drugiego końca, aż nastąpi opóźnienie lub wypadnięcie jednego skurczu; wtedy ten drugi koniec ma czas rozpocząć swoją automatyczną czynność i t. d.

Przeszłego roku słuchacze fizjologii ogólnej w Wood's Hall sprawdzali z mojej inicjatywy słuszność tego poglądu. Obserwacje te dały wynik następujący: Przypuśćmy, że w danej chwili *a* stanowi koniec czynny, a *b* koniec bierny serca. Wkrótce koniec *a* zaczyna bić wolniej, a nawet staje zupełnie. W czasie pauzy koniec *b* wysyła falę skurczową zamiast końca *a*, która dosięga do *a*, zanim ten ostatni zdąży wysłać swoją własną falę. Niekiedy można widzieć, jak w chwili zmiany kierunku fali, oba końce wysyłają fale skurczowe, spotykające się w środku serca. W chwili następnego uderzenia serca, ten koniec, który staje pierwszy, opóźnia nieco więcej wysłanie swojej fali, a potem, podczas następnego uderzenia, fala wychodząca z drugiego końca może przejść przez całe serce bez zatrzymania.

A więc koordynacja ruchów meduzy (albo serca) nie zależy od żadnego hipotetycznego ośrodka koordynacji, znajdującego się w komórkach zwojowych; po prostu ten element, który pierwszy zaczyna być czynnym, jest bodźcem dla sąsiedniego i t. p.

3. Zobaczymy teraz, że nawet bardziej skomplikowane formy koordynacji nie zależą od obecności lub interwencji zwojów.

Czytelnik wie zapewne z własnego doświadczenia, co następuje, jeżeli grzbiet żaby zmoczymy w jakim miejscu kroplą rozcieńczonego kwasu octowego: żaba przybliży łapkę do miejsca podrażnienia i zetrze kwas. Jeżeli jedną łapkę uwiążemy, żaba użyje drugiej. Podobnie zachowuje się żółw, gdy mu kwasu octowego kapniemy na skorupkę. Nie może on dosięgnąć miejsca podrażnienia, ale łapki wyprężają się pod skorupą w kierunku grzbietowym jak tylko mogą najdalej ku miejscu podrażnienia. Wobec tych zjawisk fizjologia

poprzestaje zwykle na zwróceniu uwagi na niesłychanie skomplikowaną budowę układu nerwowego centralnego, którego struktura pełna jest jakoby niezgłębionych tajemnic. A jednak ten sam odczyn spotykamy u hidromeduzy, dla której termin „układ nerwowy centralny” ma tylko konwencjonalne znaczenie. Romanes znalazł, że gdy u *Tiaropsis indicans* drażnić będziemy szpilką jakikolwiek punkt (*a*; fig. 7) wklęsłej powierzchni dzwonu, wtedy zwierzę zbliży rurkę swoją do miejsca dotknięcia (fig. 7), jakby w zamiarze usunięcia ciała drażniącego (2). Ruch ten zachodzi w ten sposób, że w południku *ab* dzwonu, przechodzącym przez punkt podrażnienia *a*, następuje skrzywienie zarówno rurki jak i dzwonu samego, jak gdyby wszystkie włókna mięśniowe usiłowały wspólnie zbliżyć rurkę do miejsca podrażnienia. Układ nerwowy centralny nie bierze w tym odczynie żadnego udziału, gdyż

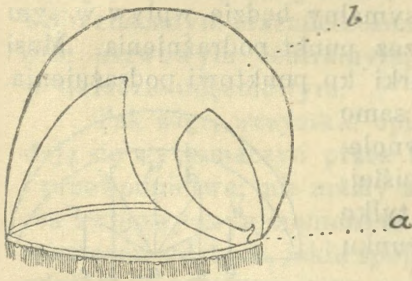


Fig. 7. Oddech umiejscowienia u *Tiaropsis indicans*. W razie podrażnienia brzegu w punkcie *a*, przybliża się do miejsca podrażnienia, podobnie jak żaba bez głowy usiłuje zetrzeć łapką z powierzchni ciała kropelkę kwasu octowego — schematycznie podług Romanesa.

jak znalazł Romanes, zachodzi to nawet po obcięciu całego brzegu z pierścieniami nerwowymi. Jeżeli natomiast natniemy dwon równoległe do brzegu i będziemy drażnili meduzę w punkcie leżącym poniżej środka nacięcia, to wystąpią tylko nieokreślone jakieś ruchy rurki ku temu kwadrantowi, w którym leży punkt podrażnienia, ale bez wyraźnej lokalizacji. Romanes wysnuwa stąd wniosek, że w całym dzwonie przebiegają promienie tkanki zróżniczkowanej, których funkcja polega na przenoszeniu wrażeń do rurki. Przypuszcza on, że tkanka ta ma charakter tkanki nerwowej. Moim zdaniem, można się doskonale obejść bez wszelkiej specjalnie promienisto zróżniczkowanej tkanki nerwowej. Dla wytłumaczenia tego zjawiska wystarcza w zupełności obecność włókien mięsnych na

Wstęp do fizjol. i psych.

dolnej powierzchni dzwonu i na rurce. Wyobraźmy sobie, że każde podrażnienie, np. w punkcie *a* (fig. 8) powoduje zwiększenie napięcia mięśni we wszystkich kierunkach; napięcie to wzrasta najwięcej w pobliżu punktu podrażnienia, ubywając w miarę oddalania się od niego. Rozłóżmy teraz wszystkie linje wzmoczonego napięcia, rozchodzące się promienisto na wszystkie strony od punktu podrażnienia, każdą na 2 części składowe do siebie prostopadłe, wtedy składniki równikowe oczywiście nie będą miały żadnego wpływu na położenie rurki. Tylko składniki promieniste (południkowe) będą wywierały wpływ; w dodatku maksymalny będzie wpływ w tym południku, który przejdzie przez punkt podrażnienia. Musi stąd wyniknąć skrzywienie rurki ku punktowi podrażnienia. Wobec tego zrozumieliśmy jest samo przez się, dla czego nacięcie równoległe do brzegu dzwonu znosi ściślejszą lokalizację, pozostawiając tylko nieokreślone ruchy w kierunku ku kwadrantowi podrażnienia.

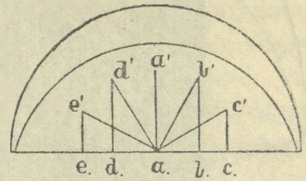


Fig. 8. Djagram objaśniający odruch umiejscowienia u meduzy.

Nie wydaje mi się prawdopodobnym, ażeby przebieg i mechanizm analogicznego odruchu u żaby lub zółwia stał na wyższym szczeblu komplikacji. Przypomnijmy sobie prostą budowę żaby we wczesnych okresach jej rozwoju zarodkowego, a przyjdziemy do wniosku, że co do niej wystarczają w zupełności te przypuszczenia, jakie zrobiliśmy co do meduzy. Przypuszczam nawet, że pomimo przemieszczeń, jakim mięśnie ulegają w czasie rozwoju, zostaje jednak zachowany prosty schemat wiązań protoplazmatycznych, jaki istniał w okresie prakręgow. Skomplikowanie urządzeń odruchu lokalizacyjnego jest w takim razie tylko pozorne. Natura pracuje zawsze tylko prostymi bardzo środkami i w odruchu lokalizacyjnym takim środkiem jest skrzywienie pod działaniem podrażnienia, np. wskutek dotknięcia, jak to widzimy w najprostszej formie u roślin, gdzie strona dotknięta ciałem twardym staje się wklęsłą. U roślin z pewnością nie mamy do czynienia z żadnym układem nerwowym centralnym o tajemniczych mechanizmach odruchowych. Pobudliwość i przewodnictwo podrażnienia

zupełnie nam tu do wytłumaczenia wystarcza. U meduzy sprawa jest o tyle tylko nieco więcej skomplikowana, że tkanką kurczliwą jest tu prawdziwa tkanka mięśniowa. U żaby, jako dalsza komplikacja, występuje ta okoliczność, że przewodnictwo podrażnienia odbywa się w specjalnej tkance nerwowej.

W pierwotnym swoim zawiązku układ nerwowy centralny ma prosty charakter odcinkowy. Zdaje mi się, że układ nerwowy centralny zachowuje ten charakter prosty lepiej od każdej innej tkanki. Mięśnie ulegają podczas rozwoju znacznym przemieszczeniom; zmiany, zachodzące w układzie nerwowym centralnym, są daleko mniejsze od zmian w układzie mięśniowym.

Tak więc, wszystkie opisane powyżej zjawiska u meduz dają się wytłumaczyć przez najprostsze fakty podrażnienia i przewodnictwa; nie mamy żadnej potrzeby obdarzać komórek zwojowych tajemniczymi strukturami oraz funkcjami odmiennymi od tych, jakie spotykamy w każdej protoplazmie zdolnej do przewodnictwa podrażnienia.

Układ nerwowy centralny u żachw i rola jego w odruchach.

1. Gdybyśmy chcieli przyjąć za podstawę naszego rozważania kolejność naturalnej systematyki, to nie mielibyśmy żadnego prawa do umieszczania żachw zaraz po meduzach. Wydaje nam się jednak stosowniejszym wybrać takie następstwo przedmiotów rozpatrywanych, ażeby posuwać się od najprostszych do bardziej złożonych. Przy końcu poprzedniego rozdziału przyszliśmy do wniosku, że u meduz skoordynowane funkcje samorzutne nie zależą od właściwości morfologicznych; obecnie spróbujemy wykazać, czy odruchy u zwierząt zależą od właściwości budowy układu nerwowego centralnego lub obwodowego. Spróbujemy tego dokonać na przedstawicielach takiej klasy zwierząt, u których układ nerwowy centralny składa się z jednego jedyne go zwoju, dającego się z łatwością usunąć, a mianowicie na żachwach. Dla celów operacyjnych najdogodniejszą jest przezroczysta duża żachwa *Ciona intestinalis* (fig. 9), u której zwój nerwowy *d* znajduje się pomiędzy otworem gębowym—*a* a przeciwgębowym—*b*.

Ciona, jak i inne znane mi żachwy, posiada jeden bardzo charakterystyczny odruch. Gdy dotknąć otworu gębowego lub przeciwgębowego (*a* lub *b*; fig. 9) zamyka się jeden i drugi, a całe zwierzę kurczy się, staje się małym i kulistym. Odruch ten zależny jest, jak mi się zdaje, od dwóch grup mięśni:

1) mięśni okrężnych u otworu gębowego i przeciwgębowego i 2) mięśni podłużnych, przebiegających na powierzchni całego zwierzęcia. Skurcz tych mięśni odchrania zwierzę od wtargnięcia nieproszonych gości do jego ciała. Odczyn ten jest typowym aktem odruchowym, któremu nie brak też cech celowości. Podług panującego dzisiaj wyobrażenia o przebiegającej w odruchu roli zwoju, sprawa ta ma przebieg następujący:

Podrażnienie przechodzi po nerwach obwodowych do zwoju, tam zostaje wprawiony w ruch tajemniczy mechanizm

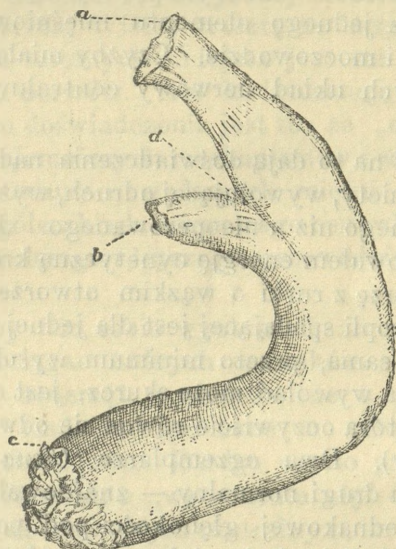


Fig. 9. *Ciona intestinalis*. *a*—otwór gębowy; *b*—otwór przeciwgębowy; *c*—noga; *d*—zwój.

odruchowy i wysłany zostaje rozkaz do mięśni, by się w odpowiedni sposób skurczyły. Ferrier np. cytuje w swym dziele żachwę z jej zwojem, jako typowy przykład roli zwoju w odruchu.

U szeregu egzemplarzy *Ciona* usunąłem zwój. Zaraz po operacji, zwierzęta zazwyczaj około 24 godzin, pozostawały w stanie maksymalnego skurczu. Potym wydłużyły się znowu. Ku wielkiemu memu zdziwieniu typowy ten

odruch pozostawał u tych zwierząt bez zmiany po wymóżdzeniu: gdy na zwierzę operowane kapniemy kroplę wody, podrażnienie to wywołuje typowy akt odruchowy tak samo, jak u zwierzęcia normalnego. Tak więc odruch ten nie może zależeć od specjalnego mechanizmu, znajdującego się w zwoju. Przez cóż więc jest on uwarunkowany i jaka jest rola zwoju?

W odpowiedzi na pierwsze pytanie należy zaznaczyć, że odruch jest zależny od budowy i układu części obwodowych, a zwłaszcza od mięśni. Podnieta mechaniczna przeprowadza mięśnie bezpośrednio w stan czynny; potym podrażnienie przenosi się wprost z jednego elementu mięśniowego na drugi, tak jak w sercu i moczowodzie. Czyżby miało stąd wynikać, że u zwierząt tych układ nerwowy centralny jest zupełnie zbyteczny?

Odpowiedź na to dają doświadczenia nad progiem podniety: próg podniety, wywołującej odruch, wyższy jest u zwierzęcia operowanego niż u nieoperowanego. Jako źródło podrażnienia stosowałem energję cynetyczną kropli wody, spadającej na zwierzę z rurki o wązkim otworze (pipety). Ponieważ waga kropli spadającej jest dla jednej i tej samej pipety zawsze ta sama, przeto minimum wysokości, z której kropla spadająca wywołać może skurcz, jest dogodną miarą pobudliwości (która oczywiście równa się odwrotnej wartości progu podniety). Dwa egzemplarze *Ciona* — jeden świeżo operowany, a drugi normalny — znajdowały się w jednym akwarjum, na jednakowej głębokości pod poziomem wody. Minimalne wysokości, z których kropla spadająca wywoływała skurcz u zwierzęcia normalnego—*a* i operowanego—*b* były następujące:

<i>a</i> (zwierzę normalne)	<i>b</i> (zwierzę operowane)
8 mm.	65 mm.
4 „	75 „
10 „	80 „
	80 „

U innej pary zwierząt otrzymałem cyfry następujące:

<i>a</i> (zwierzę normalne)	<i>b</i> (zwierzę operowane)
6 mm.	22 mm.
7 „	20 „

Różnica ta zależy podług mnie od tego, że u zachwy normalnej podrażnienie przechodzi po nerwach zwoju i dla tego wystarcza mniejsza energja podrażnienia; natomiast u zachwy operowanej mięśnie zostają podrażnione bezpośrednio, i podrażnienie przenosi się od jednej komórki mięśniowej do drugiej, jak w sercu. Wiemy zresztą, że bezpośrednia pobudliwość włókien mięsnych mniejsza jest niż pobudliwość za pośrednictwem nerwów. Ale kwintesencją wniosku wynikającego z tego doświadczenia jest to, że „odruch” zachwy nie zależy od tajemniczych mechanizmów zwoju, a wyłącznie tylko od ugrupowania obwodowych mięśni zwierzęcia; rola zwoju, jak i wogóle układu nerwowego centralnego, sprowadza się tylko do czulszego i lepszego przewodnictwa podrażnienia (1).

2. Mógłby kto sobie wyobrażać, że ze zjawisk tych nie wolno wyciągać żadnych wniosków co do „osrodków odruchowych” zwierząt wyższych, że u tych ostatnich zwoje objęły funkcje, spełniane u niższych zwierząt przez narządy obwodowe. Bardzo często przecież spotykamy się z twierdzeniem o „wznoszeniu się” czynności coraz wyżej w układzie nerwowym centralnym, im wyższy szczebel zajmuje dane zwierzę w hjerarchji klasyfikacyjnej. Niestety żaden z autorów nie tłumaczy bliżej, jak mamy sobie wyobrazić owo „wznoszenie się czynności”. Tymczasem można dowieść z wszelką łatwością, że rzecz ma się zupełnie tak samo u wyższych zwierząt, jak u niższych; należy tylko porównywać ze zwierzęciem niższym nie całe zwierzę wyższego typu, a oddzielne jego odcinki, wzgl. narządy. Gdy natężenie światła wzmoże się nagle, źrenica, jak wiemy, zwęża się. Zwieracz tęczęwki kurczy się i zatrzymuje promienie światła tak samo, jak zwieracze u zachwy, które zamykają się i nie puszczają nieproszonych gości. W oku, jak

u zachwy, mamy przed sobą typowy akt odruchowy. Wzmożenie światła drażni siatkówkę. Podrażnienie przechodzi po nerwie wzrokowym do ośrodków tego ostatniego i stamtąd zostaje przeniesione po nerwie okoruchowym na zwieracza tęczówki, który się kurczy. Zupełnie mylne byłoby przypuszczenie, że „ośrodek” jest w tej sprawie czymś innym, niż mostem protoplazmatycznym, łączącym siatkówkę z tęczówką. Arnold bowiem, a po nim Brown-Séguard i Budge wykazali, że nawet w wyciętej tęczówce źrenica zwęża się pod wpływem światła. Ja sam nieraz widziałem, że u żarłaczy nawet po usunięciu mózgu źrenica może zwężać się pod wpływem światła przez kilka godzin po śmierci, gdy się w jamie czaszkowej pokazują już pierwsze oznaki poczynającego się gnicia. Steinach wykazał w gruntownej swej pracy (3), że zachodzi tu bezpośrednio podrażnienie barwnych elementów mięśniowych tęczówki. Odruch ten więc jest zależny od muskulatury tęczówki, a połączenia nerwowe służą tylko do szybszego i dogodniejszego przewodnictwa. A więc gałka oczna zachowuje się względem światła tak samo, jak żachwa wobec podrażnień mechanicznych.

Niektórzy fizjologowie zdają się wątpić, ażeby mięsień mógł mieć bezpośrednią pobudliwość na światło bez pośrednictwa komórek zwojowych. Zjawiska skurczu pod wpływem światła, znajdujemy jednak u roślin i pierwotniaków, które wszak na pewno nie mają żadnych komórek zwojowych. Nadto nikt nie wątpi o tym, że mięsień bez komórki zwojowej może być podrażniony chemicznie lub mechanicznie. Dla czegożby włókna mięsne nie mogły być bezpośrednio pobudliwe na światło? Przecież niema żadnej zasady do przypuszczenia, że wszystkie mięśnie muszą się zachowywać zupełnie tak samo, jak mięśnie nózki żabiej dla tego tylko, że przypadkiem na nich właśnie zostały odkryte przyjęte dziś powszechnie poglądy na ogólne własności mięśni.

Weźmy inny przykład: Opróżnianie odbytnicy i pęcherza u zwierząt wyższych są to zjawiska odruchowe, pozostające w zależności od rdzenia pacierzowego. Ciśnienie kału lub moczu działa jako bodziec, drażniący ośrodki wypróżniania tych narządów; podrażnienie to ma spowodować zwiótczenie napiętego stale zwieracza. Ale Goltz i Ewald

znaleźli, że nawet po usunięciu całego niemal rdzenia (za wyjątkiem części szyjowej) wypróżnianie odbytnicy i pęcherza odbywa się dalej zupełnie normalnie (4). Tylko przez czas pewien po operacji zwieracze powyższe są wiotkie, wskutek wstrząsu pooperacyjnego; później jednak wszystko wraca do normy. Prawdopodobnie mamy tu to samo zjawisko, co u zachwy. Proces normalny wypróżniania pęcherza i odbytnicy zależy zapewne nie od tajemniczej budowy t. zw. ośrodka odruchowego, a od aparatu obwodowego, specjalnie zaś od mięśni pęcherza i odbytnicy. Rdzeń pacierzowy służy tylko do dogodniejszego przewodnictwa podrażnienia. Pomimo to Goltz i Ewald skłaniają się do przypuszczenia, że sprawy te zależą bądź co bądź od komórek zwojowych, lub nieznanych bliżej stosunków unerwienia. Fakt, że mięsień może się kurczyć rytmicznie po włożeniu do odpowiedniego roztworu, czyni przypuszczenie to zbytęcznym. Ze stanowiska fizjologii porównawczej hipoteza ta również nie wydaje mi się konieczną. *Actinia mesembrianthemum* z morza Niemieckiego i Śródziemnego mniej się może różnić od siebie morfologicznie, niż zwieracz odbytnicy i mięsień łydkowy. A jednak *Act. mesembr.* z morza Śródziemnego wykazuje taki rodzaj pobudliwości, jakiego u formy z m. Niemieckiego nie spotykamy, a mianowicie — gietropizm ujemny. Cytuję ten przykład (mógłbym do niego dodać wiele podobnych) na dowód, że twory morfologicznie podobne nie muszą bynajmniej być jednakowe we wszystkich swoich odczynach. Mała różnica stereochemiczna w budowie węglowodanu lub białka może warunkować zupełnie odmienne własności fizjologiczne (jak to wykazały badania nad fermentacją), a jednocześnie nie mieć żadnego wpływu na własności morfologiczne.

Pozostaje jeszcze możliwość istnienia u zachw splotów nerwowych pod naskórką, jak u hidromedyzy. Hunter, który badał szczegółowo w tutejszej pracowni zoologicznej układ nerwowy zachw, znalazł u nich w pewnych miejscach pod naskórką komórki, które uważa za zwojowe. Być może, że przewodnictwo podrażnienia po wymóżdzeniu odbywa się u zachw, częściowo przynajmniej, za pośrednictwem tych splotów. Ale to oczywiście nic nie zmienia faktu, że charak-

terystyczne odruchy pozostają u zachwy nawet po wyłuszczeniu układu nerwowego centralnego.

Ostatnio Schaper zrobił spostrzeżenie, przemawiające za tym, że u młodych larw płazów mogą zachodzić podobne stosunki, jak u zachw. Kilkodniowej kijance zabiej amputował mózg, a zwierzę pomimo to w ciągu 7 dni następnych poruszało się samorzutnie. Co najdziwniejsza, po pocięciu zwierzęcia na serję skrawków, okazało się, że rdzeń pacierzowy uległ zniszczeniu (2). Spostrzeżenie to należałoby uzupełnić. Być bardzo może, że u kijanek zabich w pierwszych dniach rozwoju fale podrażnienia przechodzić mogą wprost ze skóry na mięśnie, bez żadnego udziału układu nerwowego.

3. Moznaby dalej zrobić zarzut, że dopóki chodzi o pęcherz lub odbytnicę, to mamy do czynienia z narządami małymi i niezbyt ważnymi dla organizmu. Dotyczy to jednak również tak samo większych grup narządów, np. naczyń krwionośnych. Organizm nasz posiada zadziwiające urządzenia, przystosowujące szerokość naczyń krwionośnych do warunków zewnętrznych, dzięki którym naczynia rozszerzają się, gdy pożądana jest utrata ciepła, a zwężają się pod wpływem zimna, gdy należy ją ograniczyć. Tu też przyjęta jest ogólnie zależność tych przedziwnie celowych urządzeń od tajemniczych stosunków strukturalnych w układzie nerwowym centralnym. Goltz i Ewald (4) znaleźli jednak, że psy, które utraciły rdzeń pacierzowy prawie aż po rdzeń przedłużony, mogą lata całe pozostawać przy życiu. Już to samo dowodzi, że naczynia krwionośne mogą niezależnie od układu nerwowego centralnego przystosowywać się odruchowo do temperatury zewnętrznej. Goltz dowiódł był już dawniej, że po przecięciu wszystkich nerwów kończyna, połączona z resztą ciała zwierzęcia li tylko za pośrednictwem naczyń krwionośnych, odzyskuje z czasem normalne napięcie swych mięśni naczyniowych (resp. kurczliwych elementów naczyniowych), zwiotczałych w pierwszej chwili po operacji. To samo zachodzi i po zniszczeniu rdzenia pacierzowego. U zwierzęcia, któremu zniszczona została dolna część rdzenia aż do części piersiowej, temperatura łap tylnych, obniżona pierwotnie po operacji, wyrównywa się po upływie pewnego czasu

z temperaturą łap przednich, których połączenie nerwowe z układem nerwowym centralnym nie uległo przerwie. Jak wiadomo, ręka, przez czas pewien trzymana w śniegu, wykazuje potem miejscowe następcze działanie zimna: zwiotczenie muskulatury naczyń i podniesienie temperatury. Goltz i Ewald wykazali, że to samo zjawisko występuje na tylnych łapach u psów, u których rdzeń pacierzowy został zniszczony.

Ze stanowiska fizjologii człowieka są to zjawiska zupełnie niespodziane, ze stanowiska zaś fizjologii porównawczej są one zupełnie zrozumiałe. Wszak wiemy, do jakiego stopnia zgadzają się pomiędzy sobą odczyny roślin i zwierząt na bodźce zewnętrzne. Czyż nie można sobie wyobrazić, żeby poszczególne narządy i tkanki zwierząt wyższych mogły oddziaływać celowo na bodźce zewnętrzne nawet bez udziału układu nerwowego centralnego?

Tak więc zachwy mogą nam pomóc do wyzbycia się błędnych poglądów na znaczenie zwojów układu nerwowego centralnego u zwierząt wyższych; pomogą one nam jeszcze do określenia istotnej roli układu nerwowego centralnego u tych zwierząt. Psy pozbawione rdzenia pacierzowego, badane przez Goltza i Ewalda, mogły wprawdzie przystosowywać szerokość swych naczyń krwionośnych do warunków temperatury, ale trzeba je było daleko staranniej ochraniać od nagłych zmian temperatury niż zwierzęta normalne. U zachw, pozbawionych zwoju, widzieliśmy podniesienie progu podniety (prawdopodobnie obok tego szybkość przewodnictwa podrażnienia zmniejsza się); u psów bez rdzenia prawdopodobnie to samo zachodzi pod względem regulacji temperatury ciała. Do życia na wolnym powietrzu psy takie już się nie nadają; regulacja ciepła odbywa się u nich za wolno i odnośny próg podniety jest zapewne za wysoki. Zginęłyby one od zimna, jak pijak, prędzej, niż zwierzę normalne. Tak więc, rola układu nerwowego polega nie na tym, żeby mechanizm regulacyjny w nim był zawarty, lecz na szybszym przewodnictwie, które pozwala organom obwodowym pracować z większą ścisłością.

4. Niedawno Bethe wykonał na pewnym rodzaju raka (*carcinus maenas*) trudne doświadczenie, które, co prawda, udało się tylko w dwóch wypadkach. Jeżeli spostrzeżenie

to jest słuszne, to dowodzi ono, że przy przejściu odruchu przez układ nerwowy centralny proces przewodnictwa może całkowicie i zupełnie pominąć komórkę zwojową (5). Do operacji tej skłoniło Bethe'go następujące rozumowanie anatomiczne: „Prawie wszystkie komórki zwojowe *carcinus'a* są jednobiegunowe i częstokroć cylinder osiowy komórki ciągnie się bardzo daleko, zanim odda pierwsze dendryty i zacznie wysyłać pierwsze włókna obwodowe. Wydało mi się dziwnym, ażeby podrażnienie, wstępujące do organu centralnego po nerwach czuciowych, biec musiało po dendrytach do odległej komórki zwojowej ruchowej, stamtąd większą część tej samej drogi odbywać z powrotem i dopiero potem iść po włóknie ruchowym, obwodowym; dla czegożby podrażnienie nie miało iść krótszą znacznie drogą wprost z dendrytów na włókna ruchowe? Pytanie to łatwo było rozstrzygnąć, odcinając komórkę zwojową z cylindrem osiowym od neuronu ruchowego z zachowaniem neuropilu. Gdyby komórka zwojowa była niezbędna dla funkcji, w takim razie odnośne mięśnie musiałyby ulec porażeniu zaraz po operacji; w przeciwnym razie, gdyby podrażnienie iść mogło wprost od dendrytów do włókien obwodowych, omijając komórkę zwojową, porażenie nie powinno było nastąpić przynajmniej przez czas pewien”. Operacja na *carcinus'ie* udała się, mianowicie na komórkach zwojowych, unerwiających mięśnie drugiego rożka. Przecięcie nerwu obwodowego (*n. antennarius secundus*), idącego do tych komórek, wywołuje natychmiast całkowite porażenie rożka; dowodzi to, że włókna tego nerwu są jedynymi przewodnikami podrażnienia, sprowadzającego poruszenie odruchowe tego rożka. Gdy natomiast Bethe usuwał komórki zwojowe, nie naruszając neuropilu drugiego rożka (tak iż nerw rożka łączył się z samemi tylko zakończeniami całkowicie pozbawionemi komórek zwojowych), „drugi rożek zachowywał swe napięcie i pobudliwość odruchową. Nie zwieszał się wiotko, lecz był, jak zwykle, wyprostosowany i sztywny. Za podrażnieniem zwijał się, by potem wysunąć się znowu. Wynika stąd, że komórki zwojowe nie są konieczne dla przyjscia odruchu do skutku; łuk odruchowy albo wcale nie przechodzi przez komórkę zwojową, albo przynajmniej nie potrzebuje przechodzić. Wynika stąd dalej, że komórka

zwojowa nie ma wpływu na stan napięcia mięśni; ciągly wpływ, jaki układ nerwowy centralny wywiera na muskulaturę, nie ma źródła swego w komórkach zwojowych" (6). Doświadczenie to, nawet jeżeli jest zgodne z prawdą, nie ma jednak wielkiego znaczenia dla naszych wywodów. Jeżeli łuk odruchowy działa tylko jako szybki przewodnik protoplazmatyczny, w takim razie jest to sprawa drugorzędnej wagi, czy podrażnienie przechodzi przez samą komórkę zwojową czy nie.

IV.

Doświadczenia nad ukwiałami.

W dwóch poprzednich rozdziałach zebraliśmy fakty dowodzące, że zjawiska celowej czynności odruchowej, samorzutności i koordynacji nie zależą od specyficznego charakteru komórek zwojowych, ale wynikają z własności ogólnych, wspólnych wszelkiej protoplazmie. Temi własnościami są: pobudliwość i przewodnictwo podrażnienia; obie znajdują swe wyjaśnienie w fizycznych własnościach substancji koloidalnych.

W obecnym rozdziale mamy zamiar dostarczyć dowodów na poparcie powyższego twierdzenia; przedstawimy tu grupę zwierząt pozbawionych właściwego układu nerwowego ośrodkowego, a jednak zdolnych do oddziaływań równie złożonych, jak te, które spotykamy u zwierząt wyższych. Bez tego zestawienia moglibyśmy być skłonni przypisywać te reakcje u zwierząt wyższych specyficznej budowie zwojów lub komórek zwojowych.

U ukwiałów nie może być mowy o takim układzie nerwowym centralnym, jak u żachw. Pod ektodermą znajdujemy u nich, co prawda, elementy uważane za komórki zwojowe i nerwy. Jak mało pogląd ten jest ustalony, widzimy jednak chociażby z tego, że Claus np. uważa go za wątpliwy; wspomina on o możliwości przewodnictwa podrażnienia, jako o fackie przemawiającym za obecnością elementów nerwowych. Ale wszak z przewodnictwem podrażnienia spotykamy się nawet u roślin!

Doświadczenia nad odczynami ukwiałów robiłem w r. 1888 w Kielu i w 1889 i 1890 w Neapolu; opisałem je już poprzednio (1); w tym miejscu rozpatrzmy je znowu, gdyż pokazują one, jak bezpodstawne jest szukanie dla skomplikowanych odczynów równie skomplikowanych ośrodków odruchowych. Skomplikowane odczyny uwarunkowane są raczej budową i pobudliwością tworów obwodowych. Zaczniemy od doświadczeń nad ukwiałem *Actinia equina* (*mesembrianthemum*) z morza Niemieckiego. Gdy na otworze gębowym tego polipa położymy kulkę papieru, długo przedtym macerowaną w wodzie morskiej, to gęba go nie bierze; natomiast chwyta zwykle zaraz kawałek mięsa raka; tymczasem nasz język nie

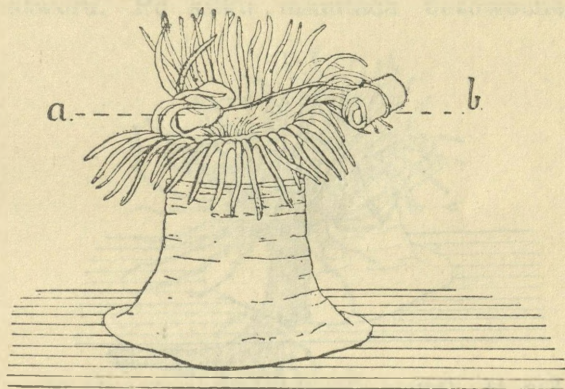


Fig. 10. Zdolność rozróżniania u ukwiałów. Czułki przyciskają do otworu gębowego kawałek mięsa—*a*, upuszczają natomiast kawałek papieru, nasyconego wodą morską—*b*

odróżni smaku tych przedmiotów. Na dwóch końcach krótkiej nitki uwiązałem kulkę papieru i kawałeczek mięsa i rzuciłem to wszystko na wyciągnięte czułki głodnego zwierzęcia. Zaraz czułki, które dotknęły mięsa, zagięły się i poniosły takowe do gęby (fig. 10, *a*); czułki *b*, które dotknęły papieru, nie reagowały wcale. Potym zmieniłem położenie tak, że czułki, które poprzednio dotykały papieru, teraz dotknęły mięsa. Skurczyły się one natychmiast, niosąc mięso do gęby, te zaś, które dotykały papieru, upuścili go. Kawałek mięsa został

wtłoczony do gęby z częścią nitki, natomiast papier z resztą nitki pozostał na zewnątrz (fig. 11). Przez następne 24 godzin nic się nie zmieniło; potem nitka została wypłuta, lecz bez mięsa; uległo ono prawdopodobnie strawieniu. Doświadczenie to powtarzałem często, zawsze z tym samym skutkiem; czasem tylko nitka została zwomitowana pręcej i wtedy wisiało na niej częściowo lub wcale niestrawione mięso. Dla wytłumaczenia tych zjawisk tajemnicze mechanizmy odruchowe w komórkach zwojowych są równie zbytne, jak w wypadku roślin owadożernych. Dyfundujące z mięsa ciała chemiczne wywołują wraz z podrażnieniem dotykowym zgięcie odnośnych czułków w ten sposób, że te ostatnie stają się wklęsłe po stronie mięsa i zaginają się wraz z nim ku otworowi

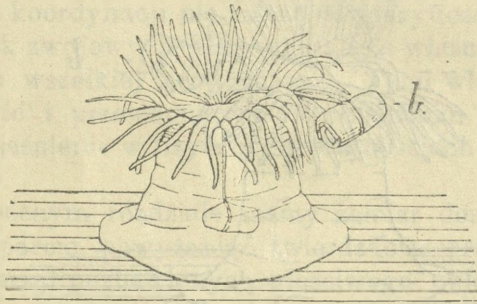


Fig. 11. Dalszy ciąg doświadczenia z fig. 10.

gębowemu. Zetknięcie mięsa z tarczą gębową powoduje zwiotczenie zwieracza otworu; nacisk czułków i praca tarczy wypychają mięso do wnętrza rurki trawiennej. Gdy jednak brak swoistych podnieć chemicznych, gdy np. zwierzę dostaje bibułę namoczoną w wodzie morskiej, wtedy nie nastąpi skurcz mięśni, przywodzących czułki do gęby. Czułki pozostają wiotkimi lub pod wpływem podnieć wiotczeją jeszcze bardziej, i wskutek tego oraz pod wpływem ruchu migawkowego kulka papieru spada.

2. Niektórzy twierdzą, że w pobliżu tarczy gębowej elementy nerwowe skupione są gęściej. Możliwe, że od tego właśnie zależy mechanizm odruchowy odczynów powyż-

szych. Dla wyjaśnienia tej sprawy zużytkowałem wyniki dawnych moich badań nad heteromorfozą. Znalazłem wówczas, że u pewnego ukwiału z morza Śródziemnego *Cerianthus membranaceus*, nacinając z boku ciało zwierzęcia, sprowadzić możemy wytworzenie nowych czułek i nowej tarczy gębowej. Częstość jednak na tarczy tej brakuje otworu. Fig. 12 wyobraża takie zwierzę: *a* jest to głowa normalna, *b*—głowa nowa. Po małym bardzo nacięciu wytwarzają się tylko oddzielne czułki bez tarczy. Zachowują się one wobec substancji odżywczych zupełnie tak samo, jak czułki dawnej gęby. Gdy takiej nowoutworzonej głowie podamy kawałek mięsa, czułki chwytają je i przyciskają do środka tarczy tam, gdzie powinna się znajdować gęba, a gdzie niema żadnego otworu. Po kilku minutach bezowocnego przy-

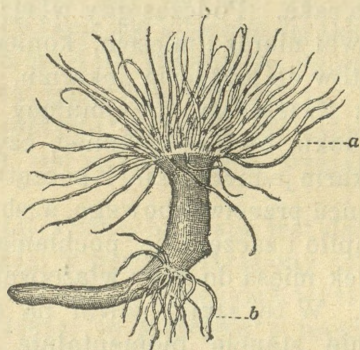


Fig. 12. Ukwiał (*Cerianthus*). *a*—głowa normalna; *b*—sztuczna głowa częściowa, bez otworu gębowego; czułki pomimo to przynoszą do niej kawałki mięsa.

ciskania czułki wiotczeją, i mięso spada. Odczyn ten trwał miesiące całe, przez cały czas obserwacji (2). W innych wypadkach druga głowa znajdowała się tak blisko dawnej, że z łatwością udawało się za pomocą tego samego kawałka mięsa drażnić czułki obu głów jednocześnie. Powstawała wtedy formalna walka pomiędzy czułkami obu systemów i każdy usiłował przyciągnąć mięso do swojej tarczy. Parker wykazał niedawno, że nawet oddzielny czułek chwy-

ta kawałek mięsa i pcha go w to miejsce, gdzie powinnyby się znajdować gęba (3). Rozważając te zjawiska bez żadnych uprzedzeń, przyjść musimy do wniosku, że odczyn czuzków uwarunkowany jest wyłącznie pobudliwością ich elementów i ugrupowaniem w nich elementów kurczliwych. Tak samo patrzeć należy i na następujące dalsze spostrzeżenia.

3. Gdy ukwiał—*Actinia equina*—przetniemy wpoprzek, wtedy część gębowa—nazwijmy ją głową—ma na swym końcu gębowym dawną właściwą gębę; z drugiego przeciwgębowego końca jama ciała jest również otwarta i pokarm może być przyjmowany tamtędy; ale czuzków tam niema. Dawna gęba właściwa zachowała tę samą wybredność, jak i poprzednio, przed przecięciem. Za to przeciwgębowy koniec głowy przyjmuje i pochłania kawałki papieru. Widziałem i takie przypadki, gdzie gardził papierem, chciwie pochłaniając mięso raka. Podczas gdy właściwa gęba takiej głowy gardziła nawet nieraz i mięsem, koniec przeciwgębowy zawsze był gotów do przyjęcia pokarmu.

Taki odcinek zwierzęcia, przyjmujący pokarm z obu stron, kładłem na boku, by się przekonać, czy mogą obie gęby przyjmować pokarm jednocześnie. Z początku zbliżyłem kawałek mięsa do końca przeciwgębowego, ażeby się otworzył. Jak tylko to nastąpiło i zaczęło się pochłanianie mięsa, zbliżyłem drugi kawałek mięsa do gęby właściwej, która również zaraz go chwyciła. W tej samej chwili na końcu przeciwgębowym połykanie stanęło momentalnie, gdyż mięśnie okrężne skurczyły się mocno. Po chwili jednak, gdy gęba właściwa przełknęła swój kęs, mięśnie końca przeciwgębowego puściły, i mięso wypadło przez otwór. Gdy karmiłem obie gęby, jedną po drugiej, wtedy ta, która połknęła pierwsza, oddawała swój kęs, gdy druga zaczynała pochłanianie. Wynika stąd, że fala ruchu robaczkowego rozpoczyna się od tego końca, który otrzymał pokarm.

Dotąd rozpatrywaliśmy tylko głowę wpoprzek przeciętego ukwiału. Zwróćmy się teraz do drugiej jego części — do nogi. U tej ostatniej strona gębowa przeistacza się niebawem w tarczę gębową, okoloną czużkami. Ale jeszcze nim to nastąpi, gęba przyjmuje kawałki mięsa i łyka je. Miałem to wrażenie, że ta nowa gęba nawet przed wytworzeniem tar-

czy i czułek podobniejsza jest do gęby normalnej, gdyż nie przyjmuje kulek papieru i ziarek piasku, a łyka chciwie kawałki mięsa.

4. Za to ważniejszą jest dla nogi pobudliwość dotykowa. Noga ukwiału zwykłego chwyta się mocno powierzchni ciał twardych. W tym procesie przywierania ma wielkie znaczenie charakter powierzchni twardego ciała. Zwierzę w braku innych ciał przywiera do szklanej ścianki akwarjum i posuwa się po niej na wszystkie strony. Gdy jednak w wędrówce tej zwierzę napotka np. muszlę omułka (*Mytilus*), natychmiast przytwierdza się do niej na stałe i nie opuszcza jej niezależnie od tego, czy muszla jest zamieszkała, czy pusta. To samo następowało na liściu wodorostu rosnącego w akwarjum. Zwierzę, siedzące na szkle, za dotknięciem liścia wodorostu, przenosiło się zawsze na ten ostatni, natomiast zjawisko odwrotne nie zdarzało się tak łatwo. Ta pobudliwość dotykowa nogi nie zmienia się po ucięciu głowy, lub większego odcinka gębowego zwierzęcia. Mechanizmy powstawania tego odczynu muszą mieć zatem swe siedlisko w nodze ukwiału, nie w komórkach zwojowych tarczy gębowej.

5. U zwierząt wyższych znana jest dążność do ustawiania się w przestrzeni w pewien określony sposób. Położenie takie nazywamy zazwyczaj u zwierząt wyższych położeniem równowagi. Widzimy to zjawisko u niektórych ukwiałów. Gdy wsadzimy *Cerianthus*'a, głową na dół, do próbki, napełnionej wodą morską, to po kilku minutach koniec nogi zaczyna się zaginać prostopadle ku dołowi. Fig. 13 przedstawia przebieg takiego doświadczenia, odrysowany z natury. Kilka minut przed godz. 12-tą zwierzę zostało umieszczone w próbce w podanym wyżej położeniu. O godz. 12 noga zaczęła się zaginać ku dołowi (fig. 13 a); po 13 minut. zgięcie posunęło się dalej w kierunku głowy (fig. 13 b); w 5 minut później noga dosięgła dna próbki (fig. 13 c). Zgięcie posuwało się stopniowo na elementy coraz dalsze, bliżej głowy położone; gdy noga oparła się o dno próbki, dalsze posuwanie się zgięcia ku głowie spowodowało podnoszenie się tej ostatniej (fig. 13 d i e); potym zwierzę wyprostowało się zupełnie i o godz. 1 znajdowało się w położeniu f. Proces usta-

wiania się odbył się więc w godzinę. W pozycji tej zwierzę pozostawało 2 dni, a potem wypełzło z probówki.

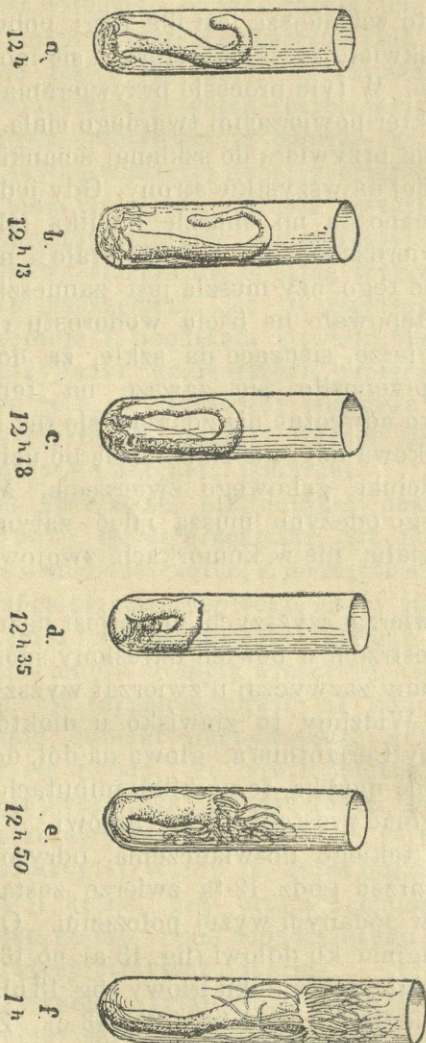


Fig. 13.

W analizie warunków, od których zależało w tym wypadku wyprostowanie się *Cerianthus'a*, uwzględnić należy dwie okoliczności: siłę ciężenia i podrażnienie dotykowe.

Z łatwością można wykazać, że odczyn-powyższy sprowadzić może już sama siła ciężenia. Szklanę, stojącą w akwarjum, przykrywamy poziomo siatką drucianą o oczkach tak wązkich, że *Cerianthus* da się przez nie przewlec tylko przy użyciu siły (fig. 14). Na siatce tej kładziemy *Cerianthus*'a. Po kilku minutach noga zwierzęcia zaczyna się zginać ku dołowi, przepychając się przez oczko siatki. U bieguna gębowego nie widzimy innych zmian, jak tylko bardziej skupione ugrupowanie czułków, nakształt pendzla, którego rączkę stanowi ciało zwierzęcia. Zwierzę pcha się coraz głębiej, aż

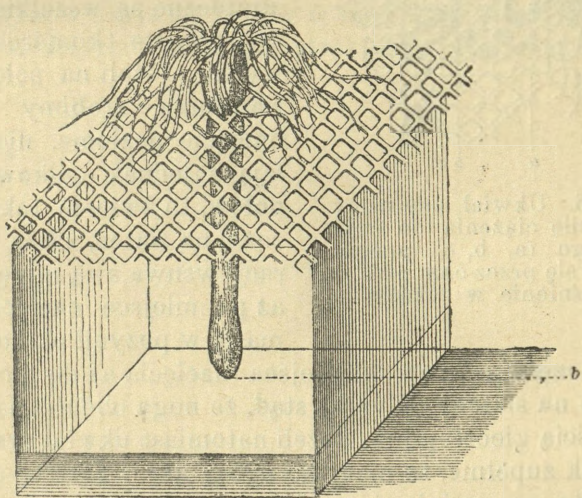


Fig. 14. *Cerianthus*, powracający do pozycji normalnej. Zwierzę, położone poziomo na siatce drucianej, przcisnęło się przez oczka i po upływie pół godziny stanęło w pozycji pionowej.

nareszcie staje w pozycji pionowej, jak wskazuje fig. 14. Położenie takie osiągnięte zostaje w ciągu pół godziny. Teraz, jak tylko zwierzę stanęło w pozycji wyobrażonej na fig. 14, przewracamy siatkę tak, że zwierzę odwrócone zostaje nogą do góry; zwierzę nie tylko nie stara się wyleźć z siatki, lecz przeciwnie noga zagina się napowrót ku dołowi, jak na fig. 13; zgięcie posuwa się coraz dalej od nogi ku głowie; jak tylko noga dotknie się siatki, zaraz stara się prze-

pchać przez nią, jak tylko może najdalej. Gdy siatkę odwrócimy, proces znów się powtarza. W ten sposób możemy zmusić zwierzę li tylko przy pomocy siły ciężenia do kilkukrotnego przewinięcia się przez oczka siatki. Fig. 15 wyobraża *Cerianthus'a*, który w ten sposób przewlekł się trzy razy przez oczka a, b, c. Jest to rysunek z natury. Mamy tu więc do czynienia z pobudliwością gieotropijną, z gieotropizmem dodatnim. Ponieważ ten rodzaj pobudliwości jest

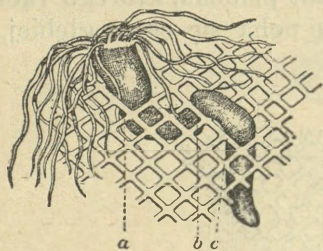


Fig. 15. Ukwiął zmuszony przez siłę ciężenia do trzykrotnego (a, b, c) przecięcia się przez oka nitki— objaśnienie w tekście.

bardzo pospolity u korzeni roślin, wynika stąd, że dla mechanizmu tych podrażnień zbytne są wszelkie własności swoiste komórek zwojowych. Jeżeli na połowie *Cerianthus'a* zrobimy głębokie nacięcie poziome, nie rozdzielające jednak całkowicie obu połów, to zwierzę takie, położone na siatce, zaraz po operacji wsuwa swą nogę w oczko aż po miejsce nacięcia i trzyma ją w pozycji pionowej. Natomiast część gębowa, od miejsca nacięcia aż do głowy, leży

poziomo na siatce. Wynika stąd, że noga obdarzona jest pobudliwością gieotropijną. Jeżeli natomiast ukwiął przetniemy wpoprzek zupełnie, to nie tylko ogon, ale i głowa—choć nie tak często—przewinie się przez oczka siatki.

Ukwiął, pionowo stojący w próbówce, lub zawieszony na siatce, pozostaje w tej pozycji rzadko kiedy dłużej, niż przez dwa dni; natomiast skoro tylko zapanuje w piasek, stoi pionowo przez nieograniczony przeciąg czasu. Obok siły ciężenia trzymać go musi w tym położeniu inna jeszcze podnieta. Moim zdaniem, jest to podrażnienie dotykowe, spowodowane przez piasek. Pobudliwość taką nazwałbym stereotropizmem dodatnim i wykazałem, że stereotropizm określa przyzwyczajenia życiowe całego szeregu zwierząt. Dodatni gieotropizm i dodatni stereotropizm skłaniają *Cerianthus'a* do wwiercania się pionowo w piasek, a stereotropizm dodatni zatrzymuje go nadto na zawsze w miejscu.

Widzimy więc u tych zwierząt bardzo skomplikowane odczyny, pomimo braku właściwego układu nerwowego centralnego w sensie zwierząt wyższych. A priori bylibyśmy skłonni do sprowadzania tych samych odczynów u zwierząt wyższych do skomplikowanych mechanizmów w układzie nerwowym centralnym. Doświadczenia nad ukwiałami uchronić nas powinny od takiego wniosku, dopóki nie będziemy mieli na to dość przekonujących dowodów. Odczyny zwierzęcia osiągnąć mogą wysokiego stopnia komplikacji, a rola układu nerwowego centralnego wciąż może ograniczać się wyłącznie do spójni protoplazmatycznej. Przyczyna złożonych odczynów kryje się przeto w morfologicznych, a zwłaszcza chemicznych warunkach strukturalnych narządów obwodowych.

V.

Doświadczenia nad szkarłupniami.

1. Układ nerwowy rozgwiazdy składa się: 1) z centralnego pierścienia nerwowego, otaczającego gębę i 2) z nerwów obwodowych, rozchodzących się promienisto od tego pierścienia do każdego z ramion zwierzęcia. Ten kompleks

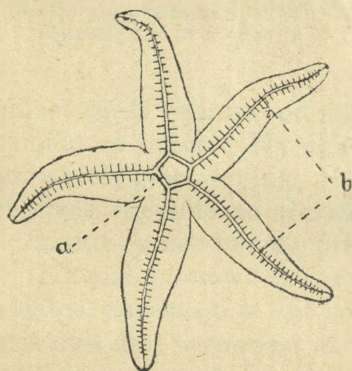


Fig. 16. Układ nerwowy rozgwiazdy. a — centralny pierścień nerwowy około otworu gębowego; b — obwodowe nerwy ramion.

włókien stanowi przewodzące połączenie protoplazmatyczne pomiędzy wszystkimi kurczliwymi i czuciowymi elementami zwierzęcia. U zwierząt takich, jak ukwiały i meduzy, związek ten utrzymuje się w ten sposób, że podrażnienie przenosić się może wprost z jednego elementu na drugi, bez pośrednictwa nerwów. Jest to fakt znany zapewne tak dawno, jak same rozgwiazdy, że zwierzę to, położone na grzbiecie, odwraca się w krótkim czasie grzbietem do góry.

Odwracanie to odbywa się u niektórych gatunków, jak np. u wyobrazonego na fig. 17, w ten sposób, że nóżki ambulakralne, pokrywające w wielkiej liczbie brzuszną powierzchnię rozgwiazdy, przeciągają zwierzę do normalnej pozycji. Nóżki te są to rurki mięśniowe za-

kończone płytkami. Za pomocą takiej płytki nóżka przywiera do powierzchni przedmiotów twardych, jak pijawka.

U rozgwiadzy, położonej na grzbiecie, naprzód nóżki wszystkich ramion wyciągają się i poruszają się na wszystkie strony, jak gdyby macały; wkrótce potem końce jednego lub kilku ramion odwracają się i dotykają brzuszną stronę gruntu (fig. 17). Nóżki tych ramion przywierają do gruntu, zwierzę wywija koźła i powraca do pozycji brzusznej. Nie-

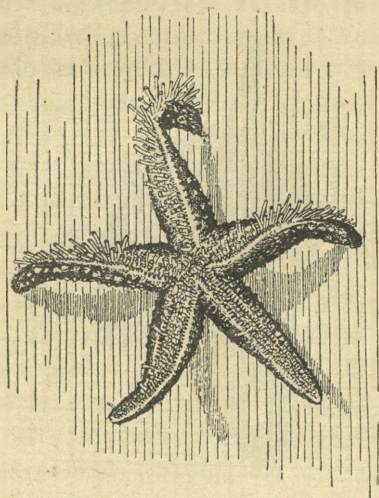


Fig. 17. Odwracanie się rozgwiadzy, położonej na grzbiecie. Nóżki ambulakralne trzech ramion lewych ciągną do dna zbiornika, pozostałe dwa są w stanie spoczynku. Zwierzę wywija koźła w lewo i przyjmuje położenie brzuszne.

zbędny jest tu jeden warunek, a mianowicie, żeby nie wszystkie pięć ramion naraz starało się zwierzę odwrócić. Gdyby nóżki wszystkich pięciu, lub nawet tylko czterech ramion ciągnęły jednocześnie, to odwrócenie się zwierzęcia byłoby niepodobieństwem. W istocie widzimy zawsze, że u normalnych pięcioramiennych rozgwiadz rozpoczyna odwracanie zawsze tylko troje ramion; pozostałe dwa trwają w stanie spoczynku. Jeżeli teraz przerwiemy komunikację nerwową pomiędzy ramionami, np. dwoma nacięciami w *a* i *b* (fig. 18), to u zwierzęcia, położonego na grzbiecie, kooperacja ramion

ustaje. Zwierzę, odrysowane na fig. 18, pozostawało na grzbiecie całe poobiedzie, chociaż ramiona jego pracowały nieustannie nad przywróceniem pozycji brzusznej. Normalna rozgwiazda odwracała się w kilka minut. Z doświadczeń tych wynika, że skoro dwa lub trzy ramiona ciągną zwierzę normalne w pewnym kierunku, to podnieta ta działa hamująco na ramiona pozostałe. Zahamowanie to ustaje, gdy przetniemy komunikację nerwową pomiędzy oddzielnymi ramionami, np. gdy przetniemy centralny pierścień nerwowy, jak

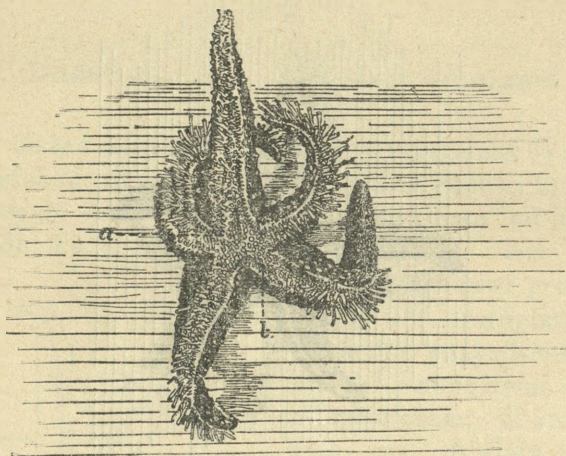


Fig. 18. To samo doświadczenie po przecięciu pierścienia nerwowego w 2 miejscach *a* i *b*. Brak komunikacji nerwowej pomiędzy lewymi a prawymi ramionami. Gdy zwierzę takie leży na grzbiecie, nóżki czterech a nawet wszystkich pięciu ramion pracują jednocześnie, i powrót do pozycji brzusznej jest niemożliwy.

na fig. 18. Romanes znalazł, że nawet pojedyncze ramię, zawierające tylko obwodowy nerw ramieniowy, odwraca się w położenie brzuszne, skoro je tylko położymy na grzbiecie (1). Pierścień obwodowy centralny ma więc tylko znaczenie przewodnika, a nie „ośrodka” tego odczynu.

2. Analizując ten odruch odwracania się rozgwiazdy, pamiętać musimy o dwu możliwościach. Albo siła ciążenia zmusza rozgwiazdy do odwracania się stroną brzuszną

do ziemi, albo też jest to zjawisko pobudliwości dotykowej, zmuszającej zwierzę do dotykania przedmiotów twardych brzuszną powierzchnią ciała, gdy tymczasem grzbiet ma pobudliwość wprost przeciwną. Siła ciężenia nie ma tu znaczenia; wynika to choćby stąd, że zwierzęta porzucają poziome dno akwarjum, przenosząc się na pionowe jego ściany. Oczywiście więc zwierzęta te nie są bynajmniej zmuszone do zwracania się powierzchnią brzuszną do ziemi. Preyer wykonał doświadczenie, z którego wynioskował, że odwracanie się rozgwiazd zależy od tego, że muszą one być zwrócone powierzchnią brzuszną ku dołowi (2). Zawieszał rozgwiazdę na środku akwarjum w ten sposób, że każde jej ramię przymocowane było nitką do korka, pływającego na powierzchni wody. Zwierzę, zawieszane grzbietem na dół, odwracało się natychmiast brzuchem ku dołowi. Budziło to niewątpliwie podejrzenie, że w tym akcie odwracania się rozgwiazdy mamy do czynienia z geotropizmem. Po wtórzyłem więc doświadczenie Preyera i przekonałem się o słuszności jego obserwacji; jednocześnie jednak zrobiłem doświadczenie kontrolujące, które Preyer pominął. Zawiesiłem rozgwiazdę na płycie korkowej, ale brzuchem na dół. I w tym wypadku zwierzę też się odwróciło i to grzbietem ku dołowi. A więc doświadczenie to nie dowodzi, ażeby zwierzę obierało pewną określoną pozycję; to zawieszenie wprawia zwierzę w stan niepokoju, wykonywa ono rozmaite wijące się ruchy, między innymi też ruch obrotowy. Przypuszczam daleko prędzej, że i to ostatnie doświadczenie przemawia za stereotropizmem powierzchni brzusznej rozgwiazdy, czyli innymi słowy: rozgwiazda jest niespokojna, gdy jej nóżki ambulakralne nie dotykają nigdzie ciała twardego.

3. Preyer przypisywał też rozgwiazdom „inteligencję“ (2). Wprowadzał jedno ramię węzowidła do kawałka rurki gumowej, aby zobaczyć czy zwierzę ma dość rozumu, aby się od tej przeszkody w ruchach uwolnić. Okazało się, że po pewnym czasie ramię wyswobadzało się z rurki. Powtórzyłem to doświadczenie i znalazłem, że węzowidła w tym wypadku nie troszczą się wcale o rurkę gumową. Wprawdzie zwierzę po upływie pewnego czasu gubi rurkę, o ile nie jest zbyt wązka. Ale jest to zawsze tylko rzecz przypadku;

władz umysłowych jest tu akurat tyle, co w sznurze, z którego skutkiem wiatru spada rozwieszona bielizna. Romanes znalazł, że rozgwiżdza, gdy drażnić jedno jej ramię, cofa się w tył w kierunku tegoż ramienia (1). I to też ma pozory aktu inteligentnego; zwierzę zdaje się być w możności wybawiania się z przykrego położenia. Prof. W. W. Norman zwrócił jednak moją uwagę na to, że, gdy drażnimy jedno ramię rozgwiżdzy, nóżki tego ramienia wciągają się i ramię się unieruchamia. Dotyczy to jednak wyłącznie ramienia drażnionego; pozostałe są tymczasem czynne. Według zasady równoległoboku siła musi więc w tym wypadku nastąpić poruszenie, oddalające zwierzę od źródła podniety. Mamy tu inteligencji nie więcej, jak u łodzi żaglowej, tak samo posłusznej zasadzie równoległoboku.

4. U wielu szkarłupni spotykamy bardzo wyraźnie występujący odczyn, pospolity zresztą w całym państwie zwierzęcym, polegający na popędzie do pełzania w górę po prostopadłej powierzchni. Popęd taki spotykamy u organizmów roślinnych, jak np. plazmodje śluzorośli, u których Sachs sprowadza to do gieotropizmu ujemnego. Widzimy to samo u kwiatów, np. u *Actinia Mesembryanthemum* z Morza Śródziemnego. Z owadów spotykamy ten odczyn u biedronek.

U szkarłupni zjawisko to bardzo jest rozpowszechnione. Przytaczam tu opis tych zjawisk, podany przeze mnie w jednej z moich prac dawniejszych.

Ktokolwiek przy spokojnym morzu obserwuje zwierzęta, siedzące na skałach lub palach w pobliżu powierzchni fal, uderzony jest wielką obfitością szkarłupni. Niektóre z nich, np. bardzo pospolita w zatoce Neapolitańskiej strzykwa *Cucumaria cucumis*, przebywa tylko w pobliżu powierzchni morza aż do 30 metrów głębokości. Co do *Cucumaria cucumis* wykazać można, że musi ona na płaszczyznach prostopadłych piąć się w górę, jak plazmodje lub biedronka i że zmusza ją do tego wyłącznie siła ciężenia. *Cucumaria cucumis* ma wydłużone pięciogranne ciało, długie na 10 cm. lub więcej, opatrzone u gębowego końca czułkami ułożonymi promienisto, o drzewiastych rozgałęzieniach. Wzdłuż każdego z pięciu kantów znajdujemy po 2 szeregi małych

nózek, przy których pomocy zwierzę może piąć się w górę nawet po gładkich szybach. Umieszczone w akwarjum, zwierzęta te pełzają po dnie, dopóki nie natrafią na prostopadłą ścianę; wtedy zaczynają się piąć po niej w górę aż pod samą powierzchnię wody i sadowią się tam. Pozycja ta zwykle jest stałą, i od tej chwili zwierzę pozostaje przytwierdzone do swego miejsca.

Gdy takiemu zwierzęciu pozwolimy się usadowić na prostopadłej szybie, którą można w akwarjum obracać dowolnie około osi poziomej, to będzie ono niezmordowanie pełzać w górę, ile razy obrócimy szybę o 90° . Nie mamy tu do czynienia z ruchem kompensacyjnym, wywołanym przez siłę odśrodkową; podczas samego obrotu szyby zwierzę pozostaje w spoczynku; dopiero o wiele później, w kwadrans lub półgodziny, rozpoczyna swą wędrówkę w górę. Nie jest to również wpływ wpadającego z góry światła dziennego. W akwarjum tak urządzonym, że światło wpada doń tylko z zewnątrz i z dołu, pełzają zwierzęta tak samo po prostopadłych powierzchniach w górę, i światło nie ma najmniejszego wpływu na kierunek ich ruchu. Tak samo, jak przy świetle, zachowują się zwierzęta i w zupełnej ciemności.

Możnaby mniemać, że może pożądanie tlenu zmusza zwierzęta do pięcia się w górę. Ale z łatwością da się wykazać, że tak nie jest. Dużą szklankę wprzód napełnioną wodą, by usunąć z niej powietrze, wstawiamy do akwarjum do góry dnem; wtedy wszystkie zwierzęta, znajdujące się pod szklanką, zaczynają się wspinać w górę aż pod same dno szklanki. Czynią to one nawet wtedy, gdy wykonamy doświadczenie w sposób wyobrażony na fig. 19. W akwarjum AA znajduje się mostek BB, którego część pozioma $B_1 B_1$ zanurzona jest pod powierzchnią wody M; w miejscu O znajduje się okrągły otwór, nad którym stawiamy do góry dnem szklankę *abcd*, usunąwszy z niej wprzód powietrze. Przez rurkę *g*, odpowiednio wygiętą, dopływa strumień świeżej wody pod słabym ciśnieniem. Zwierzęta przenoszą się w górę i sadowią się albo pod dnem *cd*, albo w pobliżu tego ostatniego na ściankach prostopadłych (fig. 19).

Ciśnienie hydrostatyczne również nie jest czynnikiem, zmuszającym zwierzęta do pięcia się w górę. W płytkiej

miseczce, gdzie wysokość wody wynosi zaledwie 1–2 cm., tak iż zwierzęta znajdują się prawie pod samą powierzchnią wody, przenoszą się one jednak na ściankę prostopadłą i zasiadają na niej, chociaż odległość ich od powierzchni wody nie ulega żadnej zmianie. Geotropizm i hidrotropizm są przy takich warunkach doświadczenia wykluczone.

Doświadczenia na centryfudze nie dały żadnych wyników. Podczas obracania jej zwierzęta pozostawały bez ruchu. Jedyńm warunkiem, dla którego zwierzęta przenoszą się na płaszczyzny i pną się po nich w górę, może być tylko siła

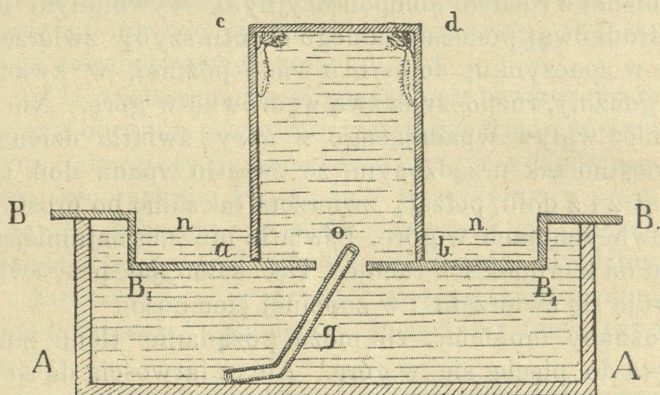


Fig. 19. Geotropizm u *Cucumaria cucumis*. Zwierzęta znajdują się w naczyniu *a b c d*, napełnionym wodą morską; przez rurkę *g* dopływa świeża woda. Zwierzęta znajdują się u samej góry naczynia.

ciężenia; przymus, wywierany przez nią, wyobrażam sobie na podobieństwo tego, któremu ulega motyl, wychodzący z obsłonek poczwarki. Skrzydełka zaraz po wyjściu nie są jeszcze rozpostarte, zwierzę biegnie w ciągłym niepokoju po poziomej powierzchni, aż natrafi na płaszczyznę prostopadłą; wtedy pełza po niej w górę i na szczycie siedzi stosunkowo dość długo z głową do góry, aż po rozpostarciu skrzydeł inne znowu okoliczności wyprowadzą je ze stanu spokoju.

Ta zależność od siły ciężenia sprawia, że *Cucumaria* przebywa w pobliżu powierzchni morza. Gdy nawet jaka larwa przypadkiem zabłądzi do odleglejszych głębin, to wskutek

gieotropizmu ujemnego póty będzie musiała piąć się niezmordowanie w górę, aż dojdzie do punktu najwyższego, albo też śmierć położy kres tej wędrówce.

Podobnie do *Cucumaria* zachowują się niektóre rozgwiazdy, jak *Asterina gibbosa*. Wszystkie doświadczenia, jakie robiłem na *Cucumaria*, udawały się i z *Asterina gibbosa* z tą różnicą, że niesłychanie żarłoczna *Asterina*, znalazszy się na szczycie powierzchni prostopadłej, gdy nie napotka tam pożywienia, nie pozostaje tam na stałe, jak *Cucumaria*; już po dwóch dniach, a nawet wcześniej, zaczyna pełzać na nowo, lub nawet opada na dno. *Asterina gibbosa* przebywa również tylko w pobliżu powierzchni morza.

Tak samo, jak gieotropizm ujemny, działa oczywiście heljotropizm dodatni. *Asterina tenuispina* przebywa, jak *Asterina gibbosa*, pod samą powierzchnią morza. Większą ilość egzemplarzy obu gatunków pomieszałem na jednej kupce w akwarjum, gdzie światło dochodziło z jednej tylko strony, w prawie poziomym kierunku. *A. tenuispinae* popęzły na dnie do światła, *A. gibbosae* rozproszyły się po całym dnie i powędrowały po prostopadłych ściankach w górę; światło nie wywarło żadnego wpływu na kierunek ich ruchu. W morzu, gdzie przeważny wpływ na rozmieszczenie zwierząt mogą mieć tylko prostopadle padające promienie światła dziennego, heljotropizm dodatni pędzi tak samo *Asterinam tenuispinam* ku powierzchni wody, jak gieotropizm ujemny *Asterinam gibbosam*.

Preyer w obszernej swej pracy „O ruchach rozgwiazd“ wspomina pokrótce „o dążeniu tych zwierząt ku górze“, zauważonym podczas doświadczeń nad wspinaniem się rozgwiazd. Odnośne miejsce brzmi w artykule Preyera jak następuje: „Wynikające ze wszystkich tych doświadczeń silne dążenie rozgwiazd i węzowideł ku górze nie da się objaśnić ani brakiem powietrza lub pożywienia, ani zmianami temperatury lub prądu wody, ani pożądaniem światła; wspinanie się w górę zachodzi nawet wtedy, kiedy brak tych wszystkich powodów. Wznoszenie się zostaje prawdopodobnie spowodowane przez jakieś szczególniejsze właściwości dna lub nawet miejsca, gdzie się zwierzę właśnie znajduje, wskutek których miejsce to staje się nieodpowiednim dla dłuższego pobytu

zwierzęcia. Pasożyty, jakie nieraz znajdowałem w rowkach ambulakralnych u *Luidia* i innych, mogą też być przyczyną ucieczki w górę; spowodowane przez nie podrażnienie, przechodzące z dołu, może się wydawać zależnym od poziomego dna (2)⁴.

Pierwsze twierdzenie, tak ogólnie wygłoszone, jest mylne, światło bowiem jest w rzeczywistości przyczyną, która pędzi *Asterinam tenuispinam* w górę. Co się tyczy drugiego twierdzenia, że przyczyną pędu się w górę są właściwości dna, to zbija je następujące doświadczenie. *Asterina gibbosa*, zamknięta w sześciennym pudełku o szklanych ścianach, przenosi się z poziomego dna na wierzchołek prostopadłej ścianki bocznej. Gdy teraz obrócimy pudełko o 90° około osi poziomej, to zwierzę znów opuści swą ściankę, leżącą teraz poziomo i powędruje w górę po ścianie, którą poprzednio było opuściło (gdyż była ona wówczas poziomą) i tam pozostanie. Charakter ścianki nie jest więc przyczyną, dla której rozgwiazdy pną się w górę. Co się zaś tyczy przypuszczenia Preyera o pasożytach, to niewiadomo dla czego nie miałyby one tak samo spędzać zwierząt z ich stanowiska na ścianie pionowej; przecież wtedy podrażnienie przez nie spowodowane może się wydawać pochodzącym od prostopadłej ścianki. W rzeczywistości jednak *Asterina gibbosa* (a jeszcze bardziej *Cucumaria cucumis*) pozostają na najwyższym miejscu prostopadłej ściany. Podług mnie wydaje się daleko prawdopodobniejszą rzeczą, że ruchy prostopadłe niektórych rozgwiazd w górę zależą raczej od wpływu pionowo działającej siły ciężenia.

VI.

Doświadczenia z fizjologii mózgu robaków.

1. Z punktu widzenia fizjologii mózgu możemy podzielić robaki na dwie główne klasy: 1) takie, u których zwoje skupione są w okolicy głowy, a reszta ciała nie zawiera

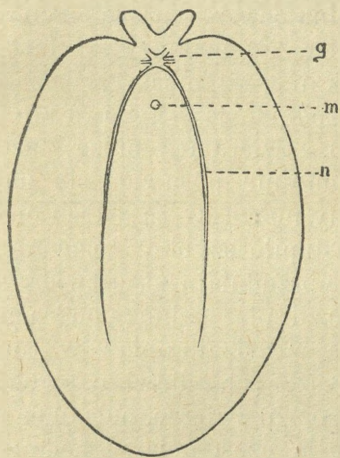


Fig. 20. *Thysanozoon Brocchii*.
wypł. morski; *g* — mózg; *m* — gęba;
n — nerw podłużny schematycznie
podług Langa.

zwojów segmentalnych [np. wypławkę] i 2) robaki, posiadające łańcuch zwojów segmentalnych [pierścienice]. Tu będziemy mówili tylko o wypławkach i pierścienicach. Rozróżniamy wypławkę morską i słodkowodną. Dziwna rzecz, że obie te formy, różniące się mało od siebie w budowie, reagują odmiennie na utratę zwoju gębowego.

Thysanozoon (Brocchii), fig. 20, jest to wypławek morski bardzo pospolity w zatoce Neapolitańskiej, długi na 1 — 3 ctm. i tyleż prawie

szeroki. Na przednim końcu ciała, łatwym do rozpoznania po dwóch czułkach, znajduje się mózg zwierzęcia (*g*—fig. 20). Składa się on z dwóch połączonych pomiędzy sobą zwojów, od których idzie szereg nerwów. Pośród tych ostatnich

wyróżniają się dwa wielkie nerwy podłużne, przebiegające wzdłuż całego ciała ku tyłowi (*n*—fig. 20). Nerwy te zawierają pojedyncze komórki zwojowe; właściwość tę, jak wiadomo, widzimy i w niektórych nerwach zwierząt wyższych. Na obwodzie nerwy tworzą splot (1). Właściwy układ nerwowy centralny tych zwierząt składa się więc z podwójnego zwoju na przednim końcu ciała. Thysanozoon pęłza, jak wszystkie wypławki, po ścianach akwarjum lub na powierzchni wody. W ruchach swych jednak różni się od wypławków skłódkowodnych przez to, że może też naprawdę pływać, bijąc bocznymi częściami ciała, jak motyl skrzydłami.

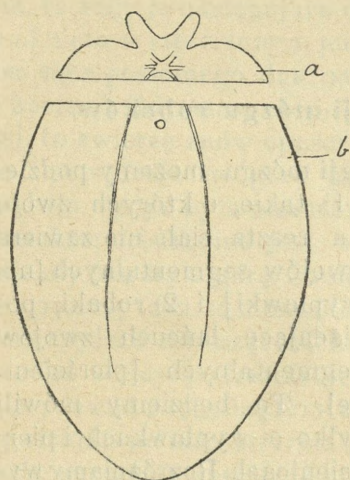


Fig. 21. Thysanozoon przecięty wpoprzek. Część przednia *a* — zawierająca mózg — kurczy się samorzutnie, część tylna pozabawiona jest samorzutności.

Przetnijmy Thysanozoon, sunący po powierzchni wody w akwarjum, nożyczkami wpoprzek na dwie części; wtedy tylna część — przeciwgębowa, (*b* fig. 21) opadnie zaraz na dno, jak martwa masa; tymczasem przednia część gębowa—(*a* fig. 21), zawierająca mózg, będzie spokojnie posuwać się dalej. Gdy nożyczki są ostre i cięcie nastąpiło szybko, to zachowanie przedniej części zwierzęcia nie zdradza żadnego podrażnienia w rodzaju objawów towarzyszących bólowi u zwierząt

wyższych. Przecinając ostrym nożem zwierzę, pęłzające po szybie, otrzymamy te same skutki; część gębowa będzie się spokojnie posuwała dalej, tylna zaś zatrzyma się natychmiast. Że u tych zwierząt posuwanie się naprzód jest wyłącznie funkcją części przedniej zawierającej mózg, to szczególnie dobitnie widać, gdy u zwierzęcia bardzo dużego (2 cm. długości) odetniemy mały tylko kawałeczek (*a* fig. 21), zawierający mózg. Wtedy ten mały kawałeczek przedni będzie spokojnie dalej pęłzał lub płynął, a kolosalny tułów w porównaniu z nim (*b*) pozostanie bez ruchu. Samorzutny ruch naprzód jest więc

u *Thysanozoon* funkcją tej części ciała, która zawiera mózg (2).

Obie części przeciętego *Thysanozoon* pozostają przy życiu i regenerują części brakujące. Tylko regeneracja w odcinku gębowym odbywa się prędzej, niż w przeciwgębowym, któremu musi odrosnąć głowa. Czy w tej ostatniej odrasta mózg, tego nie badałem. Kawałki takie zachowywałem przy życiu do czterech miesięcy. Samorzutność części przeciwgębowej nie powracała już, samorzutność części gębowej zachowana była stale.

Nózka *Cerianthus*'a o promienistej budowie fizjologicznej była przykładem stereotropizmu dodatniego we wszystkich kierunkach. U grzbietobrzuszných wypławków widzimy stereotropizm dodatni po stronie brzusznej, a ujemny po stronie grzbietowej; to znaczy, że zwierzę jest zmuszone dotykać brzuszną stronę ciał twardych, a grzbietową wody. Jeżeli zwierzę przytkniemy grzbietem do dna akwarjum, a brzuszną stronę do wody, odwróci się zaraz do pozycji brzusznej. Można by myśleć, że to wpływ siły ciężenia zmusza zwierzę do zwracania się brzuchem do ziemi. Ale tak nie jest; wypławki mogą bowiem bardzo długo pełzać po powierzchni wody, zwrócone grzbietem na dół. Siła ciężenia nie ma żadnego wpływu na pozycję tych zwierząt.

Zachodzi pytanie, czy te zjawiska stereotropizmu są u *Thysanozoon* funkcją mózgu tak samo, jak samorzutne posuwanie się naprzód. Dziwnym zbiegiem okoliczności tak nie jest. Wymóżdżony *Thysanozoon*, położony na grzbiecie, odwraca się do pozycji brzusznej, tylko odczyn ten przebiega wolniej, niż u zwierzęcia normalnego, lub nawet niż w części zawierającej mózg. Widzimy tu znowu, że układ nerwowy służy tylko do szybszego przebiegu odczynu. Odczyny na światło nie dają się u *Thysanozoon* wykazać.

Jeżeli zamiast przeciąć zwierzę w poprzek zupełnie, pozostawimy z jednej strony wążki mostek, łączący obie części (fig. 22, patrz str. 68), to część przeciwgębowa nie będzie mogła odbierać od mózgu po nerwach podłużnych żadnych bezpośrednich wpływów inercyjnych. Pomimo to byłoby możliwe przewodnictwo podrażnienia po bocznych splotach nerwowych.

Gdy zaraz po takiej operacji kładłem zwierzę na dno akwarjum, natychmiast część gębowa zaczynała się posuwać naprzód, natomiast część przeciwgębowa usiłowała przytwierdzić się do dna. Musiała jednak ustąpić przewadze ciągnącej ją części gębowej i brała udział w ruchu postępowym w sposób najzupełniej skoordynowany, jak gdyby nie było żadnego przecięcia. Po pewnym czasie część gębowa wykonywała zwrot w tył i przełaziła po grzbiecie części przeciwgębowej; ta ostatnia dawała się biernie ciągnąć i przewracała się grzbietem na dół; zaraz potem odwracała się jednak do pozycji

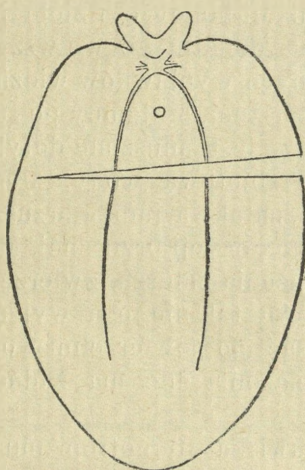


Fig. 22. Thysanozoon, przecięty częściowo.

brzuszej i zaczynała się poruszać czynnie w tym samym kierunku, co część gębowa. Tak więc zmiany kierunku wychodziły zawsze od części gębowej, zawierającej mózg, nie udzielając się nigdy bezpośrednio części przeciwgębowej. Gdy część gębowa poruszała się przez czas pewien w jednym kierunku ze stałą szybkością, to wkrótce ruch ten występował i w części przeciwgębowej. Część przeciwgębowa zachowywała się zatem nie zupełnie tak samo jak po wymóżdżeniu, była bowiem zdolna do ruchu postępowego, ale

i nie tak, jak normalny Thysanozoon, gdyż była pozbawiona samorzutności. Jeszcze bardziej jest to widoczne w następującym spostrzeżeniu. Rzuciłem zwierzę do zbiornika z wodą. Obie części wykonywały energiczne, spójczne ruchy pływające. Część gębowa przyplwiała niebawem do pionowej ścianki szklanej akwarjum. Wskutek zmiany kierunku ruchu części przedniej, mostek, łączący obie części, ulegał skręceniu i część przeciwgębowa dotykała grzbietem szkła, będąc zwrócona stroną brzuszną do wody. Teraz część przeciwgębowa wykonywała ruchy pływające, zdążając za pełzającą częścią gębową. Przy ruchu stałym część tylna

bierze czynny udział w posuwaniu się naprzód i nie jest tylko biernie ciągniona; widoczne to jest też z tego faktu, że część tylna może nieraz nastąpić swym wolnym brzegiem na grzbiet części przedniej, zwłaszcza gdy ta ostatnia zacznie się nagle wolniej poruszać.

Te doświadczenia wykazują, że kawałek *Thysanozoon*, pozbawiony mózgu, nie może się już poruszać samorzutnie,

t. j. bez udziału dostrzegalnych podniet zewnętrznych. Ale tak samo nie udaje się wywołać ruchu postępowego u wymóżdżonego *Thysanozoon* przez działanie jakiegobądź podniety zewnętrznej. Gdy go dotkniemy, to na miejscu dotknięcia następują miejscowe skurcze, ale nie ruch postępowy. Gdy odetniemy boczny kawałek równoległe do płaszczyzny pośrodkowej ciała, następuje skurcz brzegu przecięcia, niekiedy tak znaczny, że zwierzę zwiija się spiralnie. (Ten skurcz brzegu rany występuje zresztą zawsze, niezależnie od kierunku cięcia). Część boczna, nie zawierająca mózgu, nie wykonywa żadnych ruchów postępowych. Gdy jednak w drugiej części brzeg rany skurczy się tak mocno, że nastąpi spiralne zwiniecie się, to ruch postępowy nie będzie wtedy prostolinijny, lecz kołowy. Natomiast nie daje się wywołać w *Thysanozoon* ruchów kołowych przez jednostronne zniszczenie mózgu.

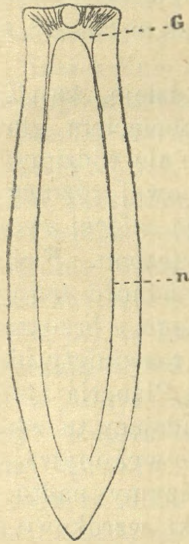


Fig. 23. *Planaria torva* — (wyplawek słodkowodny); *g* — mózg; *n* — nerw podłużny. Podl. Jijima.

2. Mózg i układ nerwowy wyplawków słodkowodnych (fig. 23) jest tak podobny do mózgu i układu wyplawków morskich, że dla naszych celów zbyteczny byłby specjalny ich opis. Istotna różnica polega na tym, że oba nerwy podłużne zawierają większe, prawie że segmentalne skupienia komórek zwojowych. Można by się spodziewać, że i funkcje mózgu będą u wyplawków słodkowodnych podobne do funkcji wyplawków morskich. Wcale tak jednak nie jest. Mamy tu jeden przykład więcej, jakich wiele podałem w daw-

niejszych moich pracach, że zwierzęta, morfologicznie bardzo do siebie zbliżone, mogą wykazywać największe różnice w odczynach fizjologicznych. Gdy wypławka słodkowodnego, jak np. *Planaria torva*, przetniemy w poprzek, to wtedy obie części, zarówno tylna jak przednia, będą równie żwawo pęłzać dalej. Samorzutność ruchu postępowego nie jest więc wcale u *Planaria torva* funkcją mózgu. Każdy niezbyt drobny kawałek zwierzęcia obdarzony jest samorzutnością. Zwierzęta, pozbawione głowy, pęłzają tak samo, jak normalne, częścią gębową naprzód (2).

Z kolei powstaje kwestja, czym się to dzieje, że u *Thysanozoon* samorzutność ruchów ustaje z obcięciem głowy, a tymczasem u wypławków słodkowodnych nie widzimy tego. Jest się skłonny do przypisywania owej różnicy tej okoliczności, że wypławki słodkowodne mają więcej zwojów w przebiegu nerwów podłużnych, niż *Thysanozoon*. Fizjologia porównawcza wykazuje nam całą bezzasadność tego poglądu. Zwój podprzełykowy raka rzecznego z brzuszny łańcuchem zwojów stanowi daleko wyżej rozwinięty układ zwojowy, niż nerwy podłużne wypławka *Planaria torva*. Pomimo to, zobaczymy dalej, że rak, posiadający te zwoje, ale pozbawiony zwoju nadprzełykowego, nie wykonywa już samorzutnie ruchów ku przodowi. Zobaczymy nadto, że żaba, której wycięto mózg wielki i wzgórki wzrokowe, nie porusza się już samorzutnie naprzód, chociaż posiada w rdzeniu pacierzowym daleko więcej zwojów, niż *Planaria torva*. Ta sama żaba odzyskuje jednak samorzutność ruchów, gdy usuniemy jej jeszcze trochę mózgu, a mianowicie płat wzrokowy i część spoidłową rdzenia przedłużonego.

Wykonywanie samorzutnych ruchów ku przodowi tak dalece nie stanowi specyficznej funkcji pojedynczych zwojów lub komórek zwojowych, że spotykamy je u pływaków wodorostów i u bakterji. Na razie nie umiemy powiedzieć, od czego to zależy, że *Thysanozoon* z obciętą głową nie może się poruszać naprzód, gdy tymczasem wypławków słodkowodny zachowuje samorzutność ruchów. Może być, że różnica pomiędzy niemi ma ten sam charakter, co różnica pomiędzy hidromeduzą a krążkopławem. U krążkopława obie części, i brzeg i środek, biją w wodzie morskiej rytmicznie, kiedy

u hidromeduzy tylko brzeg, posiadający pierścień nerwowy, jest do tego zdolny. Możemy jednak wykazać, że różnica pomiędzy obu klasami nieraz zależy nietylko od różnic morfologicznych, ile od chemicznych i fizycznych. Zmniejszenie ilości jonów Ca w wodzie morskiej wywoływało bicie samorzutne środka hidromeduzy. To samo ewentualnie być może i z wyplawkami. Dalsze doświadczenia pokażą może, że przy zmianach w składzie wody morskiej tylna połowa *Thysanozoon* będzie w stanie wykonywać ruchy samorzutne.

Szczególne ciekawe jest zachowanie się *Planaria torva* względem światła. Zwierzęta są w ogólności wrażliwe na różnice oświetlenia, t. j. ze zmianą natężenia światła zmieniają się ich ruchy. Przeniesione nagle z ciemności na światło, zaczynają się poruszać. W pierwszej chwili światło ma też wpływ na kierunek ruchu; zwierzęta posuwają się ku tej stronie naczynia, która zwrócona jest do pokoju, na kształt zwierząt o heljotropizmie ujemnym, lecz nie zbierają się tam, jak te ostatnie, a rozsypują się na wszystkie strony i poruszają się we wszystkich kierunkach, aby nareszcie spocząć w jednym miejscu naczynia, oświetlonym słabiej od reszty. Robi to takie wrażenie, jak gdyby wzmożenie oświetlenia wprowadzić je miało w ruch, a osłabienie uspokajać. Dla tego za dnia spotykamy je w ciemniejszych miejscach naczynia, albo na dolnej powierzchni kamieni. Przypuszczam, że w nocy zwierzęta te—może zbudzone „głodem”—zaczynają się ruszać, a gdy się rozwidni, zbierają się znowu w stosunkowo ciemnych miejscach. Kilkakrotnie osłaniałem z rana czarnym papierem jedną z bocznych połów szklanego naczynia. Za dnia nie zmieniło się nic. Ale na drugi dzień rano znajdowałem wszystkie zwierzęta w okrytej części akwarjum. Można było to tylko tym tłumaczyć, że w nocy zwierzęta te pęłzały po całym naczyniu, a rano zbierały się na spoczynek w najciemniejszym miejscu. Zwierzęta te posiadają u bieguna gębowego nietylko mózg, ale i stosunkowo wysoko rozwinięte oczy. Postanowiłem zbadać, czy wyplawek z uciętą głową, pozbawiony mózgu i oczu, będzie pomimo to oddziaływał na światło tak samo, jak i normalny. Wbrew wszelkim oczekiwaniom tak jest. Z wieczora przeciąłem około 60 wyplawków *Planaria torva* wpoprzek, za mózgiem i okiem,

ale w bliskości przedniego końca. Wszystkie kawałki włożyłem do naczynia o prostych ścianach, przykrytego w połowie czarnym papierem. Na drugi dzień rano znalazły się prawie wszystkie części tylne, tak samo jak i gębowe, w przykrytej części akwarjum, rozrzucone dość równomiernie. W nieprzykrytej części było bardzo mało, zarówno gębowych jak i przeciwgębowych kawałków, skupionych w jednym kącie od strony pokoju. W kącie tym tak samo było względne minimum oświetlenia. Dokładnie powtórzone doświadczenie ze zwierzętami normalnymi dało te same wyniki, co ze zwierzętami z obciętemi głowami. Gdy zwierzęta z obciętemi głowami zebrały się w przykrytej połowie i znajdowały się tam w zupełnym spokoju, to można było z łatwością spokój ten zakłócić, zdejmując nagle ciemny papier, nie wstrząsając przytym naczyniem. Zwierzęta zaczynały się ruszać, pełzały na wszystkie strony, przedewszystkim ku stronie pokojowej i ostatecznie zbierały się znowu w miejscu stosunkowo najslabiej oświetlonym. I ten odczyn przebiegał tak samo, jak u zwierząt normalnych, z tą różnicą, że czas odczynu na zmianę oświetlenia był dłuższy u zwierząt wymóżdżonych, niż u normalnych. Części, zawierające mózg i oczy, zaczynały reagować w minutę po oświetleniu, kawałki bez mózgu mniej więcej w 5 minut. Jako źródło podniety stosowałem tylko rozproszone światło dzienne. Jeżeli wypławki normalne umieścimy w naczyniu o przekroju w kształcie cylindra kolistego, to nie skupią się one (jak zwierzęta o heljotropizmie czystym) po stronie okiennej lub pokojowej, ale po lewej i prawej. Zupełnie tak samo zachowują się wypławki, którym obcięto głowę wraz z mózgiem i oczami. Wszystkie te doświadczenia udają się już na drugi dzień po operacji; można używać do nich tylko zupełnie świeżego materiału. W ciepłą pogodę tylnym kawałkom odrasta głowa z oczami i zapewne z mózgiem już po upływie tygodnia.

Dawniej, jeżeli zwierzę reagowało na światło, ogólnie było przyjęte wnosić stąd, że musi ono mieć oczy; ponieważ i o tym nikt nie wątpił, że ruchy odruchowe zależą od układu nerwowego centralnego, przyjmowano zatym bez dalszych zastrzeżeń, że zwierzę takie musi mieć także i układ nerwowy centralny. Ja zaś, przekonawszy się, że ustawianie się

zwierzęcia względem światła, zależy od tych samych poszczególnych warunków, co i ustawianie się organów roślinnych względem tejże samej podniety, wyciągnąłem stąd — rzecz prosta—wniosek, że ustawianie się zwierząt względem światła bezwarunkowo nie może zależeć od cech właściwych tylko oku i mózgowi, gdyż rośliny nie mają wcale tych narządów. Czułość oka na światło raczej polegać musi na tym, że oko ma pewien warunek wspólny z roślinami heljotropijnemi, a mianowicie, że posiada elementy, ulegające zmianie pod wpływem światła. Poza tym elementy te nie potrzebują bynajmniej być ani morfologicznie, ani chemicznie identyczne u rozmaitych organizmów. Zupełnie analogiczne twierdzenie da się wyprowadzić i co do mózgu. Gdy zwierzę, posiadające mózg, wykazuje ten sam odczyn, co roślina, nie mająca go, to wynika stąd, że odczyn na światło nie może być wynikiem „specyficznego energii” mózgu; przeciwnie, w wypadku tym mózg spełnia tylko czynność możliwą u roślin, które nerwów nie mają. Czynność ta nie powinna być niczym innym, jak tylko przewodnictwem podrażnienia, spowodowanego przez światło; przewodnictwo to, jak wiadomo, zachodzi i u roślin, lecz tam załatwiają je odmienne urządzenia. Dalszą konsekwencją tego poglądu było twierdzenie, że u zwierząt, mających oczy, elementy czułe na światło nie potrzebują się bynajmniej ograniczać wyłącznie do oczu. Mogą się one znajdować i w innych miejscach powierzchni ciała. W samej rzeczy już Graber (3) opisał doświadczenia nad traszkami i dżdżownicami, które tłumaczył w podobny sposób.

Nadto należało się spodziewać, że niektóre zwierzęta mogą reagować na światło, chociaż nie mają właściwego łuku odruchowego w układzie nerwowym centralnym, skoro np. *Ciona intestinalis* wykazuje typowe zjawiska odruchowe po zniszczeniu układu nerwowego centralnego. Wreszcie pozostawała możliwość spółistnienia obu warunków u jednego i tego samego zwierzęcia. Ten ostatni, najbardziej skrajny wypadek ma miejsce u *Planaria torva*.

Wobec tego wszystkiego zbyteczną jest niemal rzeczą zaznaczać, że kawałki wyplawka *Planaria torva*, pozbawione mózgu, są równie mało obojętne na położenie grzbietowe, jak

i zwierzęta nieoperowane. Wszelkie próby wywołania u tych zwierząt ruchów przymusowych przez jednostronne skaleczenie mózgu, pozostały bez skutku, jak u *Thysanozoon*.

Rozgwiadzy stanowią, zdaniem niektórych badaczy, kolonje złożone z tylu osobników, ile jest ramion. Widzieliśmy, że ramiona te, dopóki istnieje komunikacja nerwowa, (przez pierścień nerwowy centralny) reagują harmonijnie. Uukwiałów, u których wytwarzaliśmy sztucznie wielogłowość, nie widzieliśmy tej harmonji; np. przy chwytaniu pożywienia dwie głowy walczyły ze sobą. Za moją inicjatywą dr. van Duyne przeprowadził w pracowni mojej próby sztucznego wytwarzania wielogłowości u wypławków. Na fig. 24 widzimy taki wypławek dwugłowy. Otrzymywaliśmy nawet wypławki z 4 a nawet z 6 głowami. Jeżeli dwie głowy były dostatecznie od siebie oddzielone, jak na figurze 25 (patrz stron. 75), nie poruszały się już więcej harmonijnie w tym samym kierunku, lecz w przeciwnych kierunkach. Napięcie bywało niekiedy tak silne, że zwierzę kompletnie rozdzierało się na dwoje (6).

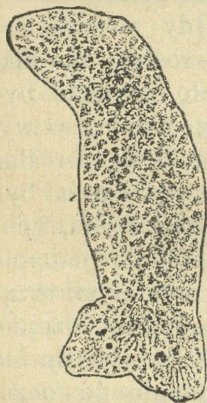


Fig. 24. Wypławek sztucznie dwugłowy (v. Duyne).

3. Pierścienice rozpoczynają teraz szereg zwierząt o segmentalnym układzie systemu nerwowego centralnego. Ten typ budowy spotykamy potem u stawonogów i kręgowców. Najwłaściwiej będzie uważać zwierzę segmentalne za kolonję, złożoną z tylu osobników lub zwierząt, ile jest segmentów ciała, resp. zwojów. Każdy taki segment sam w sobie porównywać wtedy możemy z zachwą, której układ nerwowy centralny składa się z jednego tylko zwoju. Włókna i komórki każdego zwoju tworzą most protoplazmatyczny pomiędzy skórą a mięśniami odnośnego segmentu. Ale proces podrażnienia, odbywający się w jednym segmencie, nie ogranicza się wyłącznie do tego ostatniego: oddzielne zwoje różnych segmentów łączą się pomiędzy sobą włóknami nerwowymi, t. zw. spoidłami podłużnymi. W ten sposób proces podrażnienia, powstający

w pewnym segmencie, przenosi się na zwoje sąsiednie i tak dalej, aż wreszcie osiąga końca zwierzęcia.

Układ nerwowy centralny pierścienic składa się z brzusz-
nego łańcucha zwojów, odpowiadającego rdzeniowi pacierzow-
wemu kręgowców. Za mózg uważać możemy zwój nadprze-
łykowy, chociaż określenie to jest zbyt dowolne wobec nie-
wielkiej analogji istniejącej pomiędzy kręgowcami a roba-
kami. Zwój nadprzełykowy połączony jest z podprzełykowym
dwoma spoidłami, po jednym z każdej strony. Fig. 26 (patrz
str. 76) przedstawia mózg nereidy, odznaczający się pod
względem anatomicznym wysokim stopniem rozwoju. Istot-
ne pytanie, tu nas obchodzące, brzmi: czy mózg jest tylko
zwojem segmentalnym i niczym więcej, czy też spełnia on

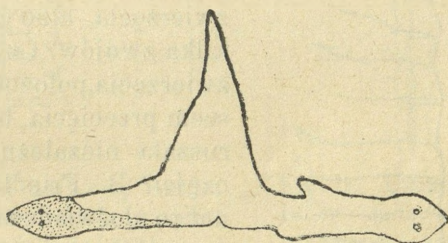


Fig. 25. Wyplawek z 2 głowami, które ciągną w przeciwnne strony
i powodują rozdarcie wspólnego ciała zwierzęcia.

funkcje narządu wyższego rzędu, regulującego lub kierujące-
go czynnościami reszty zwojów?

Zacniemy od analizy czynności nerwowych dżdżowni-
cy i na początek rozpatrzmy posuwanie się jej naprzód.
Czy ten ruch skoordynowany, w którym biorą udział wszyst-
kie odcinki ciała, zależny jest od mózgu (O; fig. 27 i 28, patrz
str. 77)? Przenoszenie się pierścienic z miejsca na miejsce,
np. dżdżownicy, jest sprawą bardzo prostą. Ważną rolę od-
grywają w nim szczerbki boczne, niewidzialne u dżdżowni-
cy gołym okiem; funkcjonują one na podobieństwo kończyn,
dających zwierzęciu oparcie na ziemi. Właściwe mięśnie
ruchowe zawarte są w obrębie worka skórnomięśniowego. Skła-
da się on z włókien okrężnych i podłużnych. Gdy zwierzę
zaczyna się poruszać, przedewszystkiem kureczą się włókna

określone. Wskutek tego robak staje się cienkim i długim. Szczecinki skierowane są ku tyłowi i wskutek oporu gruntu zwierzę może się tylko naprzód posuwać. W ten sposób głowa wysuwa się naprzód. Jak tylko osiągnięte zostaje maxi-

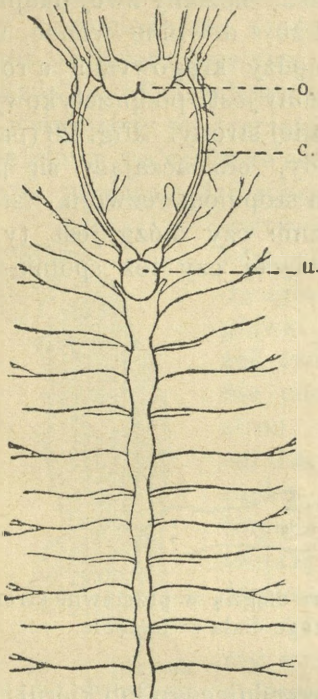


Fig. 26. Mózg i szereg zwojów segmentalnych pierścienicy (*Nereis*): o — zwój nadprzetykowy czyli mózg; c — spoidło podłużne (pierścień okołoprzetykowy); u — zwój podprzetykowy (podł. Claparède'a).

imum wydłużenia, mięśnie podłużne kurczą się i zwierzę się skraca. Ponieważ jednak szczecinki zwrócone są w tył, skrócenie może nastąpić tylko w ten sposób, że tylny koniec ciała przybliży się do głowy, lecz nie odwrotnie. Cóż się stanie, jeżeli łańcuch zwojów przetniemy pośrodku ciała zwierzęcia, albo gdy usuniemy kilka zwojów? Czy wtedy część zwierzęcia, położona przed miejscem przecięcia, będzie się poruszała niezależnie od tylnej części? B. Friedländer wykonał to doświadczenie i znalazł, że koordynacja trwa dalej pomimo przecięcia układu nerwowego centralnego (4). Gdy część przednia zaczyna się posuwać, wtedy i część tylna bierze w tym udział w tym samym tempie i w tym samym kierunku. To obala przypuszczenie, jakoby koordynacja u zwierząt tych była zależna od specjalnego ośrodka, znajdującego się

w mózgu. Jakże się więc ta koordynacja odbywa? Gdy się przód zwierzęcia wyciągnie i ma się następnie skrócić przez skurcz masy muskulatury podłużnej, to przez to skóra części tylnej ulega wyciągnięciu; to ostatnie działa prawdopodobnie jako podnieta, wywołująca odruchowo, albo może i bezpośrednio, skurcz masy muskulatury podłużnej części tylnej. W ten sposób

możliwa jest koordynacja ruchów obu części, pomimo przerwanej komunikacji nerwowej.

Friedländer dowiódł tego jeszcze i w ten sposób, że przecinał zwierzę wpoprzek zupełnie i łączył obie połowy nitkami. Nawet wtedy można było niekiedy obserwować, jak

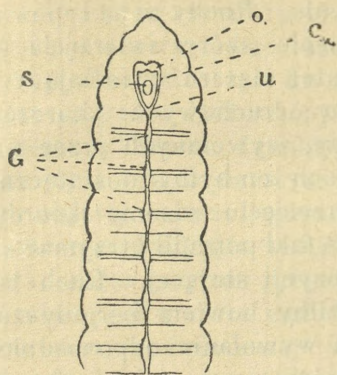


Fig. 27. Układ nerwowy centralny dżdżownicy, widziany z góry: *o*—zwój nadprzelykowy, *c*—spoidło, *u*—zwój podprzelykowy, *s*—przelyk, *G*—zwoje łańcucha brzuszego.

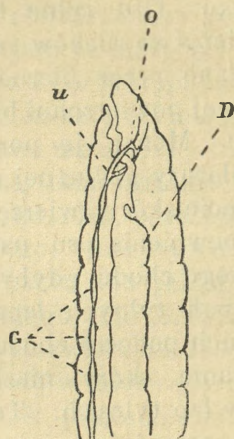


Fig. 28. Układ nerwowy centralny dżdżownicy, widziany z boku: *o*—zwój nadprzelykowy czyli mózg, *u*—zwój podprzelykowy, *D*—jelito, *G*—zwoje łańcucha brzuszego.

część tylna brała czynny i skoordynowany udział w ruchach części przedniej ¹⁾.

Jaka jest rola układu nerwowego centralnego w tej koordynacji? Jest on tylko dobrym przewodnikiem podrażnienia ²⁾. Ale nawet gdy to przewodnictwo zostanie przerwane, to urządzenia obwodowe są dostateczne dla zapewnienia ruchu skoordynowanego.

¹⁾ Z faktów tych wynika, że mózg nie ma żadnego kierowniczego znaczenia w koordynacji ruchów postępowych dżdżownicy.

²⁾ Friedländer wykazał nadto, że żwawe ruchy, jakimi odpowiada dżdżownica na nagłe podrażnienie, nie przenoszą się do tylnej części ciała w razie przecięcia łańcucha zwojowego.

Możnaby sądzić, że koordynacja ruchu postępowego jest zasadniczo odmienna u kręgowców i u robaków. Istnieje jednak jedno spostrzeżenie Goltza, dowodzące, że u psów przynajmniej tak nie jest. Gdy psa z przeciętym rdzeniem pacierzowym podniesiemy za łapy przednie, tak żeby tylna część ciała zwieszała się prostopadle, spostrzeżemy dziwne zjawisko. Oto tylne łapy wpadną w ruch wahadłowy na podobieństwo ruchów przy chodzeniu. Ruchy te są zapewne wywołane przez bierne naciągnięcie skóry zwierzęcia na brzusznej powierzchni bioder wskutek ciężaru zwieszających się łap. Można je porównać do odruchowych skurczów muskulatury podłużnej dżdżownicy, wywołanych przez naciągnięcie skóry zwierzęcia. Odruch ten byłby dostateczny dla zapewnienia psu nawet po przecięciu rdzenia skoordynowanego chodu, gdyby tylko pies taki potrafił utrzymać się na swych tylnych łapach w pozycji stojącej. Ruch łap przednich podczas chodu sprowadziłyby bowiem perjodyczne naciąganie skóry, niezbędne dla wywołania odpowiednich ruchów łap tylnych. Tak więc, różnica w zachowaniu się psa z przeciętym rdzeniem pacierzowym a dżdżownicy z przeciętym rdzeniem brzuszным pod względem ruchu postępowego wcale nie zależy tak dalece od odmiennych funkcji narządów centralnych; uwarunkowana ona jest raczej różnym stopniem rozwoju narządów obwodowych, a mianowicie skóry i narządów ruchu. Gdyby pies miał zamiast swoich długich wielostawowych nóg krótkie kikuty, to mielibyśmy po przecięciu rdzenia taki sam obraz zachowania koordynacji ruchu postępowego jak u dżdżownicy. Dane warunki pobudliwości narządów obwodowych i prosty układ segmentalny elementów nerwowych wystarczają dla podtrzymania chodu, gdy takowy raz się rozpocznie. Słuszność tego wniosku potwierdzają doświadczenia, wykonane w mojej pracowni na pierścienicy morskiej, nereidzie, przez d-ra S. S. Maxwell'a (5). U zwierząt tych koordynacja ruchów przedniej i tylnej części ustaje prawie zupełnie po przecięciu łańcucha zwojowego. Ale zwierzę to posiada głębokie wcięcia pomiędzy segmentami i wskutek tego niemożliwe jest równomierne naciągnięcie całego worka skórnomicznego. W każdym razie budowa łańcucha brzuszego jest u nereidy

i dżdżownicy do tego stopnia jednakowa, że nie możemy tam szukać przyczyn różnicy w zachowaniu się obu zwierząt (porówn. fig. 26 i 28). U dżdżownicy udało się Maxwell'owi potwierdzić spostrzeżenia Friedländera. Ja sam otrzymałem podobne, choć nie tak wyraźne wyniki na pijawkach (2).

Gdy dżdżownicę przetniemy wpoprzek, to wtedy tylna część, pozbawiona mózgu, wykonywa również ruchy postępowe. Fakt ten również przemawia za tym, że mózg nie może mieć pierwszorzędnego znaczenia dla ruchu postępowego.

4. Zachodzi teraz kwestja, czy pozostałe czynności charakterystyczne dżdżownicy są funkcjami mózgu, czy funkcjami segmentalnymi. *Lumbricus foetidus*, umieszczony w zamkniętym przezroczystym naczyniu, zdradza przedewszystkim objawy stereotropizmu dodatniego. Jak tylko które ze zwierząt dosięgnie wklęsłej strony kantu lub jakiegobądź rowka, zaraz zaczyna pełzać wzdłuż niego, nie opuszczając go więcej. Po wtóre można dowieść, że zwierzęta te są czułe na różnice oświetlenia; uspokajają się w miejscach oświetlonych słabiej od sąsiednich. Kierunek promieni ma przytym niewielkie znaczenie. Zdaje się także, że kiedy jedno lub kilka zwierząt spocznie w jakim miejscu, to potym innezwierzęta również skorsze są do obierania sobie tego samego miejsca spoczynku. Jest to przykład „towarzyskości” u zwierząt niższych. Najprawdopodobniej mamy tu do czynienia z pobudliwością chemotropijną. Substancje lotne, które robak ten z siebie wydaje, wywierają wpływ uspokajający na inne robaki tego samego gatunku; przez to zetknięcie się z innymi egzemplarzami, zwłaszcza tego samego gatunku, przyczynia się do łatwiejszego przechodzenia w stan spoczynku. Te podniety chemiczne działają więc jak pułapka, zupełnie tak samo, jak względne minimum natężenia światła działa na wypławki i dżdżownice. Na uwagę zasługuje ta okoliczność, że na zwierzęta zdolne do odczuwania różnic, jak np. dżdżownice, promienie, przechodzące przez szkło czerwone, t. j. mniej łamliwe, działają słabiej od więcej łamliwych promieni, przechodzących przez szkło niebieskie. Dżdżownice uspokajają się pod szkłem czerwonym łatwiej, niż pod niebieskim.

A teraz, jak zachowują się zwierzęta z uciętemi głowami? *Lumbrici foetidi* wykazują zupełnie taki sam stereotropizm, jak zwierzęta normalne. Doszedłszy do wklęsłej strony kantu naczynia, nie opuszczają go tak łatwo. Zwierzęta z uciętemi głowami uspokajają się w miejscach względnie słabiej oświetlonych, natomiast wzmożenie światła pobudza je do ruchu. Można również wykazać, że światło, przechodzące przez szkło błękitne, działa w tym względzie jak światło mocniejsze, a przechodzące przez szkło czerwone—jak słabsze.

We wszystkich tych doświadczeniach kawałki, pozbawione głowy, pełzają równie dobrze końcem ogonowym naprzód, jak i końcem głębowym.

Dziwnym zbiegiem okoliczności czas odczynu na podniety świetlne nie jest o wiele dłuższy u zwierząt bez głowy, niż u normalnych. Zwierzęta znajdowały się w ciemnym pudełku, w którym mogły być wystawiane nagle i bez wstrząśnienia na rozproszone światło dzienne. W 13 — 18 sekund po puszczeniu światła następowały pierwsze poruszenia dżdżownic z uciętemi głowami. Taki sam mniej więcej przeciąg czasu mijał i u robaków normalnych.

Lumbricus foetidus przebywa w gnijącej ściółce i w mierzwie stajennej; jest to wielce prawdopodobne, że trzymają go tam własności chemiczne niektórych części składowych. Gdy w pudełku jedną połowę dna przykryjemy białą zwilżoną bibułą, a drugą cienką warstwą zgniłej słomy, to robaki normalne, umieszczone na bibule, zbiorą się wkrótce na mierzwie. Zupełnie tak samo zachowują się i części tylne robaków przeciętych wpoprzek. Umieszczone na bibule, nie są one wprawdzie zwabione bezpośrednio przez substancje lotne mierzwy. Skoro tylko jednak w swych ruchach postępowych dotkną się mierzwy, natychmiast przenoszą się na nią i już jej potem nie opuszczają. Po upływie krótkiego czasu znajdujemy zawsze wszystkie robaki pozbawione mózgu w mierzwie. Umieszczone na kupce zgniłej ściółki, wpełzają zwykle bardzo szybko do środka. Jest to skutek nie tylko działania światła, gdyż odczyn ten tak samo zachodzi w ciemności (2).

Widzimy więc, że dżdżownice z obciętemi głowami zachowują wszystkie odczyny właściwe zwierzętom normalnym.

Zwój nadprzelykowy nie posiada żadnego naczelnego, kierowniczego znaczenia.

Wogóle we wnioskach co do roli naczelnej zwoju nigdy nie można być zanadto powściągliwym. O wiele wyżej rozwinięta pierścienica, nereida, zagrzebuje się w piasek. Po ucięciu głowy, czynność ta ustaje. Można by sądzić, że zależy to od utraty mózgu, byłoby to jednak zupełnie błędne. Doświadczenia dawniejsze skłoniły mnie do przypuszczenia, że to „samorzutne“ czyli „instynktowe“ zakopywanie jest to tylko odruch wywołany przez dotykowe podrażnienie piaskiem. Próbowałem więc, czy nie uda się wykazać tego odruchu — w pewnych szczególniejszych warunkach — u zwierząt pozbawionych mózgu. Część zwierzęcia, pozbawioną mózgu, położyłem na piasku; pozostała w spokoju, jak zwykle. Wtedy zacząłem koniec przedni zlekka przysypywać piaskiem. Zaraz i druga część zwierzęcia zaczęła wykonywać typowe poruszenia, pogrążające zwierzę w piasek. Natychmiast gruczoły nóżek zaczynają wydzielać kleistą substancję, zlepiającą ziarnka piasku i umacniającą ściankę wygrzebanego otworu. Wydzielanie to towarzyszy zawsze zagrzebywaniu się zwierzęcia. Jest to to samo wydzielanie, które u innych robaków wytwarza domki, przez nie zamieszkałe.

Dla czego zwierzę przestaje zagrzebywać się po ucięciu głowy? Po prostu dla tego, że przy zagrzebywaniu się posługuje się narządami gębowymi, które zostają obcięte razem z głową. Tak więc przeszkadza nereidom zakopywać się nie utrata mózgu, lecz utrata obwodowego narządu głowowego. Mózg ma tylko znaczenie zwoju segmentalnego odnośnych narządów obwodowych.

4. Przechodzimy teraz do opisu nereidy, u której znajdziemy charakterystyczne napozór funkcje mózgowe. W związku z tym zajmiemy się kwestją, dla czego zwój nadprzelykowy spełnia u dżdżownicy tylko funkcje zwoju segmentalnego, gdy tymczasem u nereidy ma rozleglejsze zadania.

Nereida, raz zagrzebawszy się w piasku, mieszka w tej samej rurce przez czas dłuższy. Po usunięciu jednego zwoju nadprzelykowego (0; fig. 26), zwierzę traci zdolność do życia

osiadłego. Niema ono odtąd, jak stwierdził Maxwell, ani chwili spoczynku. Pełza nieustannie wkoło po piasku, ale wcale nie próbuje się zagrzebać. Spotykamy natomiast w tych ciągłych wędrówkach pewną cechę, właściwą i niektórym zwierzętom wyższym po pewnych uszkodzeniach mózgu, a mianowicie tę, że zwierzęta nie dają się powstrzymać przez żadną przeszkodę, lecz usiłują, że tak powiem, przebić się przez nią, chociażby to nie miało żadnego sensu (5).

Nereidy normalne, umieszczone w prostokątnym akwarjum, którego dno pokryte jest warstwą piasku, pełzają wzdłuż ścian, o ile im nie przeszkadza. Jest to skutek stereotropizmu. Nereida bez zwoju nadprzetykowego robi to samo z tą tylko różnicą, że dotarszy do rogu, nie skręca, ale usiłuje do pewnego stopnia przebić się przez ścianę. Gdy więcej robaków operowanych umieścimy w jednym naczyniu, to często przedstawi się naszym oczom obraz taki, jak na fig. 29 (patrz rys. str. 83). Zwierzęta dostają się do rogu i usiłują przebić się przez ścianę. W tym stanie pozostają one przez godziny całe i wreszcie giną wśród bezowocnych wysiłków wysunięcia się naprzód. Brak im bowiem odczynu, jaki u zwierząt normalnych wywołuje podrażnienie uciśkowe przedniego końca ciała. Do przykładów tych można dołączyć wiele innych. Czytelnik, obeznany z fizjologją mózgu, poznał już zapewne, że te nereidy przypominają bardzo psy, operowane przez Goltz'a, którym wycięto przednie połowy półkul mózgowych. Można powiedzieć, że nereidy bez mózgu tak się zachowują, jak gdyby zwój nadprzetykowy umożliwił działania hamujące.

Nereidy, trzymane w naczyniu, do którego zamiast piasku włożone zostały rurki szklane, długie na 20 ctm. których szerokość większa jest nieco od grubości zwierzęcia, włożą natychmiast do wnętrza tych ostatnich i pozostają tam stale. Jest to skutek stereotropizmu. Gdy np. do miseczki z 6-ma nereidami włożymy 6 takich rurek, to z pewnością po kilku godzinach będą już wszystkie zwierzęta usadowione, po jednym w każdej rurce. Łatwo zdarzyć się może, że nereida wejdzie do rurki już zajętej. Wtedy przybysz zaledwie dotknie dawnego mieszkańca, cofa się zaraz, ale tylko wtedy, gdy ma mózg nieuszkodzony, i opuszcza rurkę. Ale gdy

zwój nadprzelykowy został usunięty, obecność innego robaka nie wywiera najmniejszego wpływu tamującego na usiłowania dostania się do rurki. Robak stara się wcisnąć koniecznie, choćby miał to życiem przypłacić. Gdy oba robaki — i nowy i dawny mieszkaniec — pozbawione są zwojów nadprzelykowych, to trą się głowami tak długo, że się rany otwierają. Chcąc zwierzęta utrzymać przy życiu, musimy rurkę rozbić, aby je w ten sposób rozłączyć. Porówny-

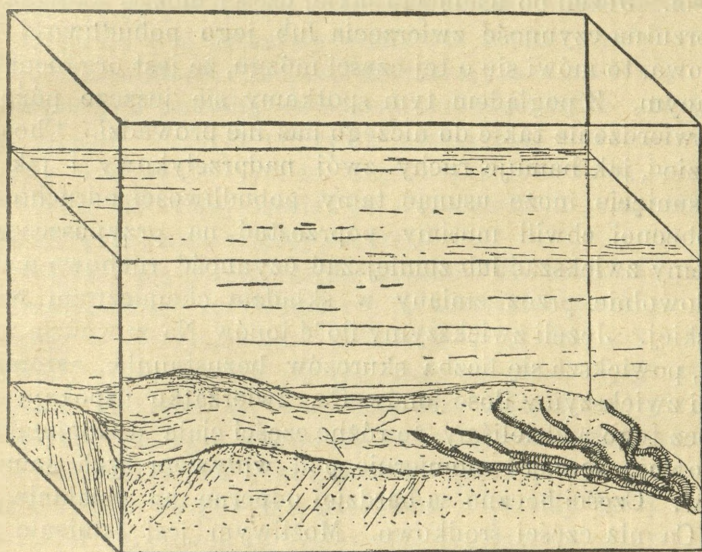


Fig. 29. Nereidy, pozbawione mózgu. Zbierają się w kącie naczynia i padają ofiarą próżnych usiłowań przebicia się przez ścianę naczynia (podł. Maxwell'a).

wając sposób postępowania takiej nereidy bez mózgu z postępowaniem normalnym, widzimy taką samą różnicę, jak pomiędzy obłąkanym człowiekiem a rozsądnym. Błędem byłoby jednak wyciągać z tej analogji wnioszek, że nereida z mózgiem obdarzona jest rozumem lub władzami umysłowymi. Rzecz ma się znacznie prościej. Szczególniejsza pobudliwość, wskutek której nereida cofa swą głowę i wędruje z powrotem, zależy od warunków strukturalnych przedniego

końca ciała i jego nerwów czuciowych, które idą do zwoju nadprzełykowego i za jego pośrednictwem komunikują się z pozostałym łańcuchem zwojowym. W razie wyłuszczenia zwoju nadprzełykowego, połączenie ulega zerwaniu; podnie-ty, działające na przedni koniec ciała, nie mogą już wywołać ruchów cofania się w tylnej części ciała.

Ale to nam jeszcze nie tłumaczy zmiany charakteru zwierzęcia pozbawionego mózgu, jego niezmordowanej ruchli-wości. Jeżeli po usunięciu jakiej części mózgu wzrasta się samorzutna czynność zwierzęcia lub jego pobudliwość odruchowa, to mówi się o tej części mózgu, że jest organem hamującym. Z poglądem tym spotkamy się jeszcze później. Ale twierdzenie takie do niczego nas nie prowadzi. Chcemy wiedzieć, jak hamuje ruchy zwój nadprzełykowy i jak je-go usunięcie może usunąć tamy pobudliwości odruchowej. W obecnej chwili musimy poprzestać na przypuszczeniu. Możemy zwiększać lub zmniejszać czynność ruchową medu-zy dowolnie przez zmiany w składzie chemicznym wody morskiej. Jeżeli zwiększymy ilość jonów Na w wodzie mor-skiej, powiększa się liczba skurczów bezustannie; natomiast jeżeli zwiększymy ilość jonów Ca, zwierzątko uspokaja się. Oprócz tego widzieliśmy, że różne części ciała u *Gonionemus* zachowują się nierównomiernie pod wpływem tych samych jonów. Części boczne są bardziej odporne na działanie jonów Ca, niż części środkowe. Możliwym jest istnienie podobnej różnicy pomiędzy segmentami, należącymi do zwojów nadprzełykowego i podprzełykowego. Możliwą jest rzeczą, że jony lub inne jakie składniki krwi wpływają na zwój nadprze-łykowy lub jego segmenty w taki sposób, że powodują zmniejszenie ruchliwości, kiedy tymczasem te same składni-ki krwi nie wywierają tego wpływu na zwój podprzełykowy lub jego segmenty. Ale krew nie jest jedynym czynnikiem który brać tu należy pod uwagę; zwój nadprzełykowy pier-ścienic ma połączenie nerwowe z trzewiami. Sprawy, odby-wające się w przewodzie kiszkiowym, t. j. procesy chemiczne wydzielania i trawienia, mogą na drodze nerwowej wywierać swój wpływ na całość organizmu tylko tak długo, dopó-ki zwój nadprzełykowy jest nienaruszony. Po usunięciu te-go ostatniego ustaje całkowity wpływ tego t. zw. sympatycz-

nego układu nerwowego na całokształt organizmu. Być może, że podrażnienia płynące do układu nerwowego od nerwu sympatycznego warunkują następstwo stanu spoczynku i stanu czynnego, właściwe zwierzęciu normalnemu; brak podrażnień z tego źródła usuwa powody spoczynku.

Po utracie zwoju podprzelykowego nereida, jak spostrzegł Maxwell, staje się nienormalnie spokojną. Zwierzęta takie pełzają o wiele mniej, niż normalne, i nie próbują wcale zagrzebywać się w ziemię. Przyczyna tego ostatniego objawu polega na tym, że nerwy ruchowe mięśni przelykowych wychodzą ze zwoju podprzelykowego; usunięcie więc tego zwoju pociąga za sobą częściowe lub całkowite porażenie tych mięśni. Przelyk odgrywa ważną rolę w świdorowaniu dziury. Porażenie tychże mięśni przelykowych stanowi przyczynę, dla której nereida po utracie zwoju podprzelykowego nie przyjmuje więcej pokarmu.

Musimy się jednak zaraz zastrzec, że usunięcie zwoju podprzelykowego sprowadza nie *u wszystkich* pierścieni zaburzenia w przyjmowaniu pokarmu. Pijawka, jak znalazł Maxwell, może bardzo dobrze ssać po utracie tego zwoju. U pijawki bowiem, jak to wykazał Mc. Caskill, nerwy ruchowe aparatu ssącego wychodzą ze zwoju nadprzelykowego. Zwój podprzelykowy jest u pijawki tylko pierwszym ogniwem łańcucha zwojowego, natomiast u nereidy łączy się on z takimi narządami obwodowymi segmentów głowowych, które nadają specyficzny charakter obyczajom zwierzęcia, jak np. z narządami przelyku, służącymi do zagrzebywania się zwierzęcia.

Co do nieustannej ruchliwości nereidy po usunięciu zwoju nadprzelykowego i spokoju jej po usunięciu zwoju podprzelykowego, to musimy zaznaczyć jeszcze, że rana, jako taka, nie odgrywa tu żadnej roli. Obserwacje Maxwell'a były robione po zagojeniu się rany. Gdy zrobimy ranę jak przy usunięciu odnośnego zwoju, ale go pozostawimy, to nie nastąpi żadne z opisanych wyżej zaburzeń. Pomimo rany zwierzę zagrzebuje się zaraz po operacji.

Takich różnic w zachowaniu się zwierzęcia, jak u nereidy, nie spotykamy u dżdżownicy po usunięciu mózgu. Od czego zależy ta różnica? Czy u dżdżownicy zwój nadprzely-

kowy jest tylko zwojem segmentalnym, a u nereidy natomiast „zwojem naczelnym”—mózgiem w sensie antropomorficznej fizjologii układu nerwowego¹⁾? Nadto u nereidy znajdujemy o wiele wyższy stopień zróżniczkowania narządów głowy, niż u dżdżownicy. Widzieliśmy zaś już w poprzednich wykładach, że pozorne funkcje mózgu lub zwojów zależą w istocie od narządów obwodowych. U nereidy zróżniczkowanie segmentów głowy różni się znacznie od pozostałych, u dżdżownicy zaś o wiele mniej. Dość porównać głowę nereidy (fig. 30) z głową dżdżownicy (fig. 27).

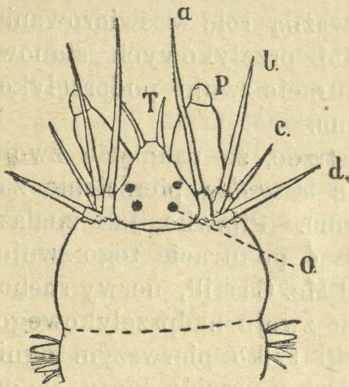


Fig. 30. Głowa nereidy (podług Quatrefages'a).

U kręgowców głowa wyróżnia się tak samo rodzajami pobudliwości i narządami (narządy zmysłów, narządy jamy ustnej, krtani i t. p.), których brak w pozostałych segmentach. O okoliczności tej nie należy zapominać przy ocenianiu stanowiska zwojów mózgowych względem innych segmentalnych zwojów ciała... To, co skłania fizjologów do nadania danemu zwojowi charakteru „kierowniczego”, polega częstokroć tylko na większym zróżniczkowaniu, na szczególniejszych rodzajach pobudliwości narządów obwodowych

¹⁾ Jestem skłonny przypuszczać, że mamy tu przed sobą różnicę podobną do tej, jaką znaleźliśmy pomiędzy krążkopławem a hidromeduzą.

odnośnego segmentu, a wcale nie na większym zróżniczkowaniu mózgu.

Na zakończenie rozpatrzmy pokrótce zachowanie się mięśni po wycięciu zwojów, gdyż nieraz jeszcze mówić będziemy o zachowaniu się mięśni po operacjach mózgowych.

W razie utraty lub wrodzonego braku jakiej części rdzenia pacierzowego, mięśnie szkieletu, należące do odnośnego odcinka rdzeniowego, ulegają, jak wiadomo, zanikowi. Nic podobnego nie spotykamy u pijawek lub dżdżownic po usunięciu części łańcucha zwojowego. Według mnie, różnica zależy od tego, że u robaków mięśnie, pozbawione swego zwoju, mogą jeszcze pobierać impulsy bezpośrednio od mięśni sąsiednich; tymczasem u kręgowców, jak tylko rdzeń pacierzowy ulegnie zniszczeniu, niema dostatecznej komunikacji protoplazmatycznej pomiędzy mięśniami szkieletu a resztą ciała, wystarczającej dla doprowadzenia podrażnienia. Zato w mięśniach naczyń krwionośnych kręgowców możliwe jest przewodnictwo podrażnienia bezpośrednio od jednego elementu do drugiego; dla tego też mięśnie naczyniowe pozostają nienaruszone nawet u zwierząt wyższych po zniszczeniu odpowiedniego odcinka rdzenia pacierzowego. Natomiast u nereidy spotykamy po przecięciu łańcucha zwojowego zjawiska, przypominające objaw Broudeest'a. Tylko część ciała spłaszcza się, ta zaś, która jest w związku z mózgiem, pozostaje okrągłą. Wskazuje to na zwiotczenie masy mięśniowej okężnej w tej części ciała zwierzęcia, która znajduje się za miejscem przecięcia.

Wyniki naszych dociekań fizjologicznych nad czynnościami układu nerwowego centralnego u pierścienic pozostają w zupełnej zgodzie z badaniami prof. C. O. Whitman'a nad budową morfologiczną ich ośrodkowego układu nerwowego. Dochodzi on do wniosku, że mózg pierścienic nie jest narządem wyższym od wszystkich innych zwojów segmentalnych.

VII.

Doświadczenia nad fizjologją mózgu stawonogów.

1. Doświadczenia nad zwierzętami najniższemi nauczyły nas, że odczyny właściwe zwierzętom uwarunkowane są: 1) przez różne rodzaje pobudliwości ich elementów i ugrupowanie tych ostatnich na powierzchni ciała, oraz 2) przez ugrupowanie włókien mięsnych ¹⁾. Układ nerwowy centralny jest to tylko szybszy i łatwiej pobudliwy przewodnik. U pierścieni, których ciało i układ nerwowy centralny mają budowę segmentalną, każdy zwój jest stacją przejściową dla czuciowych i ruchowych nerwów odpowiedniego segmentu. Jeżeli głowa ma wpływ przeważny na zachowanie się zwierzęcia, większy niż jakibądź inny segment (np. jak u nereidy), to zależy to, podług mnie, od zgrupowania przy końcu gębowym większej liczby rozmaitych rodzajów pobudliwości, i od zróżniczkowania tamże większej liczby narządów obwodowych (narządy zmysłów, gęba), niż w pozostałych odcinkach. W tym samym sensie wpływa i ta okoliczność, że układ nerwowy sympatyczny bierze tam swój początek ze zwoju nadprzelykowego. Tak więc, nie obecność zwoju nadprzelykowego warunkuje u niektórych pierścieni większą

¹⁾ Układ nerwowy centralny nie zarządza odpowiadaniem na podniecie—jest to raczej przewodnik, łączący punkt podrażnienia z mięśniem, przepuszczający słabsze nawet podniecia; nadto przepuszczający je szybciej, niżby to było możliwe przy drażnieniu mięśni bezpośrednio.

liczbę odczynów i większą ich komplikację w segmentach głowy, ale większa liczba różnych rodzajów pobudliwości i specyficznych narządów, zgrupowanych na przednim końcu ciała. Nadto zachodzą zapewne chemiczne różnice pomiędzy oddzielnymi segmentami zwierzęcia. Zobaczymy teraz, że takie same, czysto segmentalne pojmowanie układu nerwowego centralnego ma wszelką rację bytu i co do stawonogów. Analizę funkcji mózgowych u tych form zacniemy od skrzypłocza (*Limulus polyphemus*). Zoologowie uważają skrzypłocza za formę bardzo starą. Jeżeli żywotność sprzyja zarówno wiekowi gatunku, jak wiekowi osobnika, wtedy opinia zoologów jest zrozumiała, gdyż niepodobna wyobrazić sobie zwierzęcia o twardszym życiu. Za moją inicjatywą przedsięwzięła panna Ida Hyde doświadczenia nad funkcjami różnych części układu nerwowego centralnego u skrzypłocza ze szczególnym uwzględnieniem ośrodków oddechowych (1). Faivre bowiem wygłosił co do tych ostatnich twierdzenie, znajdujące się w oczywistej dysharmonji z segmentalną budową układu nerwowego centralnego. U postaci, których narządy oddechowe (skrzela) leżą w okolicy odwłoka, powinnyby nerwy oddechowe odchodzić od brzuszego łańcucha zwojowego. Tymczasem, podług Faivre'a, zwój podprzełykowy, leżący w okolicy głowy, ma mieć wpływ „koordynujący” na ruchy oddechowe. Pływak ma nawet posiadać trzeci ośrodek oddechowy w zwoju metatorakalnym. Pogląd, że w głowie znajduje się zwój koordynujący, powstał oczywiście pod wpływem stosunków właściwych kręgowcom. Ale wszak u kręgowców pierwszy zawiązek przepony, istotnego mięśnia oddechowego, znajduje się w pobliżu głowy i dopiero podczas dalszego rozwoju następuje przemieszczenie przepony, oddzielające ją od odpowiadającego jej segmentu nerwowego. Takie przemieszczenia podczas wzrostu nie zachodzą jednak w tym stopniu u stawonogów. Faivre w ogólności uległ zupełnie wpływom fizjologii kręgowców, a zwłaszcza doktrynerskim poglądom Flourens'a; to spowodowało go na manowce w fizjologii zwierząt bezkręgowych.

Układ nerwowy centralny skrzypłocza składa się z następujących części (fig. 31 patrz rys. str. 90.): zwój nadprzełykowy 0, zwykle zwany mózgiem, pierścień okołoprzełykowy

wy (fig. 31, C), otaczający przelyk złożony z włókien i zwojów, zwój podprzelykowy U i łańcuch brzuszny z sześcioma zwojami odwłokowemi. Od tych części odchodzi cały szereg włókien obwodowych. U skrzypłocza segmentalny charakter ośrodków nerwowych wyrażony jest niemal idealnie:

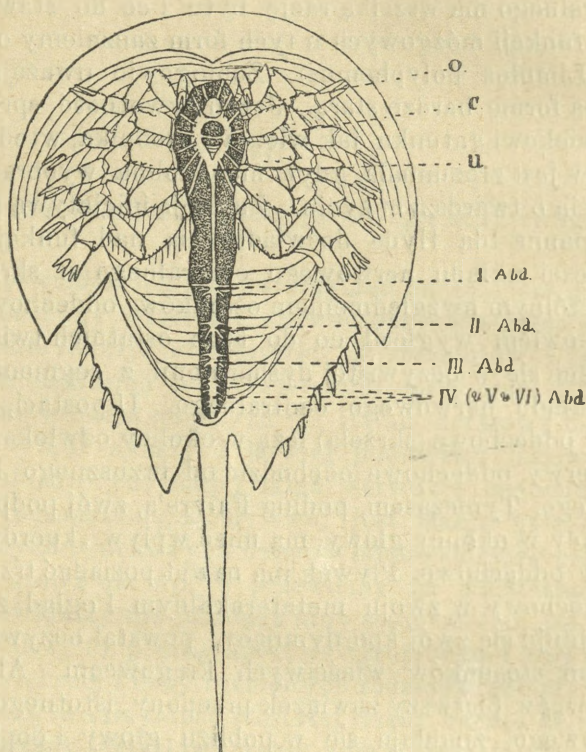


Fig. 31. *Limulus polyphemus* z odsłoniętym układem nerwowym centralnym. O—zwój nadprzelykowy. C—spoidło. U—zwój podprzelykowy. I Abd—do IV (V i VI) — zwoje odwłokowe segmentów oddechowych.

każdy narząd obwodowy ma swój ośrodek nerwowy w tej części układu nerwowego, która należy do jego segmentu. Najwyraźniej może widać to z następującego doświadczenia, p. Hyde. U skrzypłocza usunięto cały układ nerwowy centralny, za wyjątkiem małego kawałka pierścienia okołoprze-

łykowego (C; fig. 31) po lewej stronie i zwojów brzusznych (I—VI abd. fig. 31). Obie pozostawione części nie były, rzecz prosta, połączone ze sobą. Pozostawiona część pierścienia okołoprzelykowego leżała na wysokości trzech odnóży szczękowych służących do wprowadzania pokarmu. Te trzy odnóży zachowały swe funkcje, i ruchy odpowiednie powstawały na drodze odruchowej za położeniem kawałka mięsa na odnóżach. Pozostałe odnóży były całkowicie porażone za wyjątkiem skrzeli odwłokowych.

Zwierzę to, istna maszyna do jedzenia i oddychania, było karmione sztucznie i dało się utrzymać przy życiu.

Następnie Patten wykazał, że każda poszczególna nogoszczęka przyjmuje pokarm w sposób zupełnie normalny i niesie go do gęby, jeżeli tylko zachowana jest ta częśćka pierścienia okołoprzelykowego, z której wychodzą jej nerwy. Te nogoszczęki odróżniają chemiczne i dotykowe własności podawanego im pożywienia tak samo, jak czułki ukwiałów, i nie przyjmują pokarmu, nie odpowiadającego pewnym warunkom chemicznym i mechanicznym. Pod względem znaczenia tych zjawisk i ich mechanizmu zachodzą oczywiście pomiędzy zachowaniem się czułek ukwiałów a odnóży gębowych skrzyplacza tylko te różnice, jakie wynikają z budowy szkieletu.

Jeżeli u skrzyplacza usuniemy połowę (dajmy na to prawą) zwoju nadprzelykowego (O; fig. 31), to zwierzę nie może już chodzić prosto, lecz porusza się po kole, którego krzywizna mniejsza lub większa zwraca się ku stronie nieuszkodzonej (lewej). Są to znane ruchy obrotowe (maneżowe). O mechanizmie tych ruchów będzie mowa w jednym z rozdziałów następnych.

Po usunięciu całego zwoju nadprzelykowego zwierzę może jeszcze przyjmować pokarm, gdy takowy umieścimy na narządach gębowych. Natomiast zdaje się tracić samorzutność w ruchach postępowych. Zachowuje też nadaną mu sztucznie nienaturalną postawę. Operacje były robione w okresie płodzenia. Skrzyplacze samce pozostawały zupełnie obojętne na otaczające je samiczki. Za to noga usiłowała usunąć z powierzchni ciała drażniące ją ciało obce. To samo robią i żaby z uciętą głową. Wszystkie spostrze-

żenia powyższe dotyczą zwierząt, których rany były zupełnie zagojone i które pomyślnie wytrzymały operację (1)

Przecięcie pierścienia okołoprzetykowego (C; fig. 31) po jednej stronie wywołuje najprzód ruchy manieżowe, ale ku stronie uszkodzenia. Trwa to jednak tylko do chwili zagojenia rany. Po usunięciu połowy mózgu ruchy manieżowe znikają po jakimś czasie. Po usunięciu niektórych zwojów pierścienia okołoprzetykowego, odpowiadające tym zwojom odnóża zostają porażone na zawsze.

Po usunięciu zwoju podprzetykowego (U; fig. 31) zwierzę jest bardzo spokojne i nieraz dniami całymi leży w tym samym miejscu. Ale oddychanie idzie zupełnie normalnie, co obala dla tej klasy zwierząt przeciwne twierdzenie Faivre'a. Poza spokojem i porażeniem mięśni wyprostnych stawu tułowiodwłokowego (wskutek uszkodzenia odnośnych nerwów) zwierzę jest zupełnie normalne.

Cztery, resp. sześć zwojów odwłokowych (fig. 31) zawia-
duje pięcioma parami skrzeli na odwłoku zwierzęcia. Po usunięciu całego układu nerwowego centralnego, za wyjątkiem tych zwojów, rytmiczna czynność oddechowa nie ulega żadnej przerwie.

Natychmiast po operacji, połączonej ze znaczną utratą krwi, oddychanie może ustać na godzinę lub dłużej. Jeżeli w tym czasie dotkniemy blaszek skrzelowych, to podnieta ta wywołuje szereg rytmicznych ruchów oddechowych, które jednak wkrótce ustają. Ale po pewnym przeciągu czasu skrzela samorzutnie rozpoczynają na nowo swą czynność oddechową, przerywaną tylko od czasu do czasu kurczem. Zresztą te przerwy w ruchach oddechowych są zjawiskiem spotykanym i u normalnego skrzyplacza. Gdy zwierzę leży spokojnie, ruchy oddechowe mogą się przerywać na godzinę lub dłużej. Pomijamy tu niektóre objawy, zdarzające się niekiedy u skrzyplaczy normalnych, częściej jednak u operowanych, jak np. wydech kurczowy.

Zwoje odwłokowe są więc ośrodkiem dla automatycznych ruchów blaszek skrzelowych odwłoka. Wszystkie skrzela oddychają jednocześnie i w tej samej fazie. Możliwą jest rzeczą, że wdech zaczyna się od pierwszego skrzela i stąd przechodzi szeregiem na następne, ale dosyć szybko, ażeby się mogło zdawać, że wszystko odbywa się jednocześnie.

Podług przyjętego powszechnie poglądu, należałoby przypuścić dwie alternatywy: albo tylko jeden zwój, np. pierwszy z czterech odwłokowych pracuje automatycznie, a inne otrzymują podrażnienie od niego, albo jeżeli każdy z czterech zwojów czynny jest rytmicznie, to istnieje gdzieś ogólny ośrodek koordynacji. Po przecięciu łańcucha brzuszego pomiędzy dwoma zwojami, dajmy na to między drugim i trzecim, wszystkie skrzela oddychają jednak dalej, jak zwykle. Można również odosobnić jakikolwiek zwój, przecinając spodła przed nim i za nim, a pomimo to odnośne skrzela nie przestanie oddychać. Dowodzi to, że każdy zwój jest siedliskiem automatycznej czynności perjodycznej. Czymże się to dzieje, że wszystkie zwoje, dopóki są ze sobą połączone, oddychają równomiernie co do częstości i fazy? Co się tyczy ilości ruchów oddechowych, to pozostaje ona jednakową nawet po rozdzieleniu zwojów przez przecięcie łańcucha. Polega to prawdopodobnie na tym, że ilość oddechów uwarunkowana jest temperaturą i chemicznym stanem krwi. Zawartość dwutlenku węgla i niektóre inne ciała, zwłaszcza wytwarzane w mięśniach (Zuntz i Geppert), określają ilość oddechów. Natomiast faza jest w zwojach rozdzielonych rozmaita. Skrzela powyżej miejsca przecięcia mogą znajdować się w pozycji wdechowej, a tymczasem skrzela, leżące poniżej, będą się znajdowały w pozycji wydechowej. U zwierzęcia normalnego różnic takich nie spotykamy nigdy. Podług mnie, koordynacja reguluje się tu zupełnie tak samo, jak w sercu i u meduzy. Zwój pracujący najprzód, resp. najszybciej, pobudza inne, połączone z nim, za pośrednictwem nerwów; stąd identyczność fazy. Za poglądem tym przemawia i ta okoliczność, że jakkolwiek przetniemy komunikację nerwową pomiędzy zwojami, to tam, gdzie połączenie pozostanie zachowane, skrzela pracować będą zawsze w jednakowej fazie. Gdyby w którym ze zwojów znajdował się ośrodek koordynacji, w takim razie oddzielona od niego grupa zwojów musiałaby być czynną w nieskoordynowany sposób, a to się nigdy nie zdarza.

2 U zwierząt wyższych w czynności oddechowej znajdujemy istotnie te same niemal stosunki co u skrzyplacza. W części piersiowej rdzenia pacierzowego mamy cały szereg

zwojów segmentalnych, które wysyłają nerwy do mięśni oddechowych klatki piersiowej odpowiednich segmentów. Zwoje te sięgają aż do części szyjowej rdzenia i z 4-ej (3 i 5) pary nerwów rdzeniowych wychodzą włókna nerwu przeponowego, idące do przepony; przepona należy w rzeczywistości do odnośnych segmentów szyjowych, a znajduje się tak nisko tylko wskutek przemieszczeń, związanych ze wzrostem organizmu. W podręcznikach fizjologii oczekiwaćby należało następującego przedstawienia rzeczy: procesy chemiczne, zachodzące nieustannie pod wpływem ciepła (temperatury ciała) w organizmie lub w tych zwojach segmentalnych, wywołują perjodyczną czynność tych zwojów i odpowiadających mu mięśni oddechowych, których koordynację rozumieć należy tak, jak to ma np. miejsce u skrzyplóca. Ale takiego opisu będziemy w większej części podręczników szukali napróżno. Zamiast niego znajdujemy dane następujące: czynność automatyczna mięśni oddechowych ogniskuje się o wiele wyżej, a mianowicie w pewnym miejscu rdzenia przedłużonego, w pobliżu ujścia nerwu błędnego, które Flourens nazwał *noeud vital*. Miejsce to nazywamy ośrodkiem oddechowym. Uzasadnienie takiego poglądu opiera się na dwu faktach: 1) zniszczenie tego niewielkiego punktu spowoduje zatrzymanie oddechu i 2) przecięcie rdzenia pomiędzy *noeud vital* a początkiem nerwu przeponowego powoduje również zatrzymanie oddechu. Te fakty zupełnie nas jednak nie uprawniają do wniosku wyciągniętego z nich przez Le Gallois, Flourens'a, a z niemi i przez większość fizjologów współczesnych, jakoby siedliskiem automatycznej czynności oddechowej były nie zwoje segmentalne mięśni oddechowych, a znacznie wyżej położony *noeud vital*. W takim razie moglibyśmy równie słusznie przypuszczać, że i u skrzyplóca ognisko rytmicznej czynności oddechowej leży znacznie wyżej, dajmy na to, w zwoju podprzełykowym; po usunięciu bowiem tego zwoju u skrzyplóca, oddech ustaje na pewien czas. Widzimy jednak, że u skrzyplóca przerwa jest tylko chwilowa; jest to rodzaj wstrząsu, gdyż oddychanie może się na nowo rozpocząć nawet wtedy, gdy usunięty zostanie cały układ nerwowy centralny, za wyjątkiem zwojów odwłokowych. Ale i u kręgowców zatrzymanie oddechu nie

jest stałym następstwem zniszczenia noeud vital lub przecięcia rdzenia pacierzowego pomiędzy noeud vital a 3 kręgiem szyjowym. Langendorff zrobił ważne odkrycie, że kręgowce z obciętą głową (u których noeud vital został usunięty) zdolne są jeszcze do wykonywania samodzielnych ruchów oddechowych (2). Należało tylko używać do tych doświadczeń zwierząt młodych, resp. nowonarodzonych, u których działanie wstrząsu nie jest tak silne. Jeżeli się uda za pomocą sztucznego oddychania utrzymać zwierzę tylko tak długo przy życiu, póki nie osłabnie wstrząs pooperacyjny, w takim razie oddychanie samorzutne powraca. Przekonany jestem, wbrew całej teorii Flourens'a, że możebną jest rzeczą utrzymać na stałe przy życiu kręgowca, pozbawionego noeud vital. Ale dla czego oddychanie ustaje czasowo po odcięciu oddechowych zwojów segmentalnych od wyższych części układu nerwowego centralnego? Odpowiedź na to pytanie byłaby po części wytłumaczeniem tajemniczych następstw wstrząsu. Być może, że istnieje pewien stały wpływ, wywierany przez niektóre elementy nerwowe zwoju podprzetykowego lub rdzenia przedłużonego na segmentalne zwoje oddechowe, w skutek którego te ostatnie są czynne automatycznie. Niszcząc noeud vital, niszczymy ewentualnie drogę, po której płyną te stałe podrażnienia do oddechowych zwojów segmentalnych, znajdujących się w rdzeniu pacierzowym. Ale skąd idą te podrażnienia, i jaki jest ich charakter? Badając ruchy oddechowe skrzypłocza, miałem wrażenie, że pierwsze porusza się operculum, i że ruchy oddechowe segmentów niższych następowały potym stopniowo.

U niższych kręgowców, np. u żaby, której zwoje segmentalne leżą w rdzeniu przedłużonym, oddychanie odbywa się przez usta. Zwoje segmentalne dla oddychania skrzelowego u ryb leżą także w rdzeniu przedłużonym. Czy można przypuścić, że u ssaków zwoje segmentalne dla oddychania skrzelowego są w dalszym ciągu czynne, chociaż oddychanie skrzelowe albo ustne zanikło? Jeżeliby tak miało być, moglibyśmy zrozumieć, że zwój segmentalny dla oddychania skrzelowego w rdzeniu przedłużonym pierwszy zaczyna być czynnym. Jego czynność staje się bodźcem dla czynności następnego, niższego zwoju segmentalnego i t. d. Jeżeli

przetniemy rdzeń pacierzowy pomiędzy opuszką a nerwem przeponowym, oddychanie ustaje, ale jeżeli potrafimy utrzymać zwierzę dostatecznie długo przy życiu, dolny zwój segmentalny znowu zacznie oddychać automatycznie.

Że wpływ wstrząsu po takiej operacji nie zależy od wyczerpania zwoju przeponowego, wynika z następującego doświadczenia. W. T. Porter dokonywał połowicznego przecięcia rdzenia pacierzowego pomiędzy opuszką i początkiem nerwu przeponowego (3). Jeżeli jedna połowa, np. lewa, była przecięta, lewa połowa przepony nie brała udziału w ruchach oddechowych, a ruchy oddechowe prawej połowy trwały w dalszym ciągu. Ale po przecięciu prawego nerwu przeponowego, lewa połowa przepony zaczynała znów poruszać się rytmicznie, podczas gdy prawa połowa przepony nie brała udziału w oddychaniu. Niepodobna naturalnie obecnie wytłumaczyć, dla czego przecięcie prawego nerwu przeponowego powoduje ponowne oddychanie lewej połowy przepony, tak samo, jak niepodobna wytłumaczyć, dla czego zaba, która utraciła zdolność do ruchów samorzutnych, po usunięciu wzgórka czworaczego zaczyna znowu poruszać się samorzutnie, jeżeli usuniemy zwoje wzrokowe i część spoidłową opuszki.

Od każdego zwoju łańcucha brzuszno odchodzi u skrzypłocza dwa nerwy: przedni i tylny. Ciekawą było rzeczą przekonać się, czy pomiędzy temi dwoma nerwami zachodzi taka sama różnica funkcji, jak pomiędzy przednimi i tylnymi korzonkami nerwów rdzeniowych u kręgowców. O stawonogach utrzymywano, że są to kręgowce, biegające na grzbiecie; podług Faivre'a nietylko miał istnieć u nich rozdział korzonków ruchowych od czuciowych, odpowiadający prawu Bell'a, ale nadto w przeciwieństwie do kręgowców, brzuszna strona zwoju miała być czuciową, a grzbietowa — ruchową. Napewno tak nie jest co do korzonków nerwowych, wychodzących ze zwojów skrzypłocza. Jeżeli przetniemy nerw tylny i drażnić będziemy jego odcinek obwodowy, to otrzymamy ruchy wdechowe tej połowy skrzela, do której nerw ten dochodzi. Wszystkie inne skrzela pozostają w spokoju. Nerw ten zawiera więc włókna ruchowe. Gdy drażnimy odcinek centralny, całe zwierzę wpada w stan naj-

wyższego podniecenia. Nerw tylny zawiera przeto i czuciowe włókna. Po przecięciu nerwu przedniego, drażnienie odcinka obwodowego nie wywiera żadnych skutków, za to drażnienie odcinka centralnego wprawia całe zwierzę w stan podniecenia. Nerw przedni jest więc wyłącznie czuciowym. Skrzyplocz nadaje się lepiej do rozstrzygnięcia tej sprawy, niż mniejsze stawonogi. Ale u tych ostatnich znajdujemy taki stan rzeczy, że Vulpian (4) a ostatnio też i Bethe (5) energicznie zbijają mniemanie, jakoby łańcuch zwojowy stawonogów miał być odwróconym rdzeniem pacierzowym kręgowców pod względem grzbietowo-brzusznym.

3. Za następnego przedstawiciela z dobrze zbadaną fizjologją mózgu obierzemy sobie raka rzecznego. Fig. 32 (str. 98) przedstawia obraz schematyczny układu nerwowego centralnego homara, identyczny prawie z układem nerw. centr. raka rzecznego. W O widzimy zwój nadprzelykowy z nerwami oczu i rożków. Dalej odchodzi od nich układ nerwowy sympatyczny, idący do trzewiów. Dalej idą ku tyłowi oba spoidła przelykowe C do zwoju podprzelykowego U. Ten ostatni, pozornie pojedynczy, zawiaduje jednak 6 parami narządów segmentalnych, a mianowicie odnożami gębowymi. Badanie mikroskopowe wykazuje, że ten zwój podprzelykowy składa się w rzeczywistości z 6 oddzielnych zwojów. Takie zlanie się zwojów z zatarciem ich układu segmentalnego jest rzeczą bardzo częstą. W fizjologii kręgowców miało to skutek fatalny, gdyż spowodowało zupełne nieuwzględnienie segmentalnej budowy układu nerwowego centralnego. Za zwojem podprzelykowym idzie 5 zwojów tułowia (I—V T; fig. 32) dla segmentów nożyc i dla 4 par odnoży ruchowych. Dalej następuje 5 zwojów odwłoka (I—V Abd. fig. 32), które posyłają nerwy do odnoży pławnych i do ogona, będącego narządem sterowania. Najlepsze doświadczenia nad układem nerwowym centralnym tych zwierząt bez zaprzeczenia robił Bethe i jego opisu będziemy się przeważnie trzymać. Wiele faktów podawanych przez Bethe'go znam z własnej obserwacji i dla tego pewien jestem, że naszkicowany przez niego obraz zgodny jest z rzeczywistością.

Jeżeli u raka rzecznego przetniemy oba spoidła C (fig. 32), łączące zwój nadprzelykowy O z pozostałym mózgiem, Wstęp do fizjol. i psych.

to otrzymamy zwierzę, którego zachowanie nie będzie zależ-

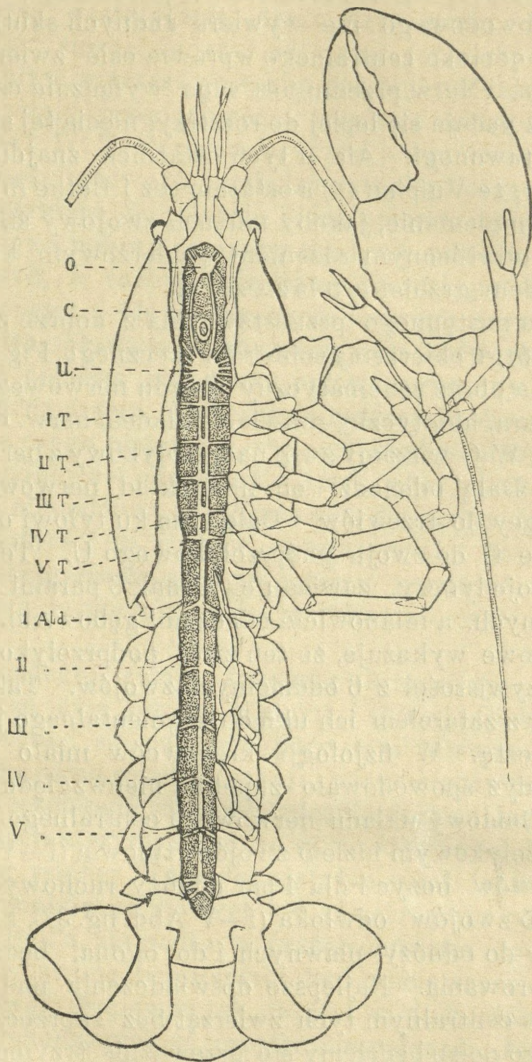


Fig. 32. Homar z odsłoniętym układem nerwowym centralnym. *O*—zwój nadprzełykowy; mózg *C*—spoidło podłużne; *U*—zwój podprzełykowy; *I—V T*—zwoje piersiowe; *I—V Abd.*—zwoje odwłokowe.

ne od wpływu mózgu. Rak taki nie wykonywa samorzut-

nych ruchów postępowych. Podrażniony zaczyna się poruszać, ale uszedszy około 20 ctm., zapada znowu w stan spoczynku. Co do braku samorzutnych ruchów postępowych, jest to ten sam obraz, jaki Flourens błędnie naszkicował dla kręgowca pozbawionego półkul mózgowych. Dzisiaj wiemy jednak, że pies bez półkul mózgowych ma aż nadto samorzutności w swych ruchach, i że schematyzm Flourens'a był błędny.

Pierścienice i stawonogi są do siebie bardzo zbliżone pod względem układu nerwowego centralnego. Po usunięciu zwoju nadprzełykowego, nereida wykazuje nadmiar ruchów postępowych, a rak rzeczny tymczasem nie porusza się samorzutnie. Skąd tak zasadnicza różnica? Mnie się zdaje że różnica jest tylko pozorna, albo, lepiej powiedziawszy, zależy ona od względów ubocznych. Ward znalazł bowiem, a Bethe to potwierdził, że nogi takich raków rzecznych, pozbawionych mózgu, znajdują się w nieustającym ruchu, albo trzą się jedna o drugą, albo wykonywają ruchy wahadłowe. Tylko do ruchu postępowego nie dochodzi. Moim zdaniem jednak, zależec to może od ubocznego następstwa wynikającego z wyeliminowania zwoju nadprzełykowego. Nogi takiego zwierzęcia znajdują się w pozycji niezwyklej. Są one mocniej, niż zwykle, zgięte w stawie biodrowym. Napięcie przeto mięśni wyprostnych musiało stosunkowo wiele ucierpieć wskutek operacji. Takie względy mechaniczne mogą być bardzo prawdopodobną przyczyną utrudnienia lokomocji, gdy tymczasem możliwe są jeszcze proste wahadłowe ruchy nóg, nie wymagające żadnego wysiłku. Dopiero gdy do układu nerwowego centralnego przebieje się impuls, pochodzący z podniety zewnętrznej, wtedy może fala inerwacyjna wystarczyć do pokonania na krótką chwilę oporu stawianego lokomocji. Ciekawa to okoliczność, że u raków po utracie mózgu przeważa w pewnych stawach napięcie zginaczy. To samo spotykamy bowiem u psów po utracie przednich części półkul mózgowych; u ludzi po krwotokach mózgowych widzimy to samo, przynajmniej w mięśniach ramienia.

Z ruchów wahadłowych Bethe wnosi, że mózg jest narządem hamującym. Można co do tego powtórzyć te same

uwagi, jakie wypowiedzieliśmy w tym względzie o pierścienicach.

Oslabienie muskulatury u raków rzecznych po usunięciu mózgu objawia się przez to np., że nożyce ich nie mogą ścisnąć tak boleśnie, jak u raków normalnych.

Po tym, cośmy powiedzieli o segmentalnym charakterze układu nerwowego centralnego, należy oczekiwać, że rak rzeczny, po usunięciu zwoju nadprzetykowego, będzie pomimo to dobrze przyjmował pokarm, gdyż zwoje segmentalne narządów gębowych znajdują się w zwoju nadprzetykowym. Podaję tu własny opis Bethe'go: „Zwierzę bez zwoju nadprzetykowego może jeść i przytym dokonywa wyboru. Wprawdzie nieraz nożyce nóg chodowych chwytają kamyczki, kawałeczki drzewa i t. p. i niosą je do gęby, ale skoro tylko przedmioty te znajdują się dość blisko gęby, zostają natychmiast porzucone. Za to kawałek mięsa zostaje zawsze włożony do gęby i zżuty. Połykanie jest utrudnione tak samo, jak u raczyńca. Częstokroć kąsek pozostaje długo niepołknięty między nogoszczękami i wreszcie spada. Kawałki papieru, namoczone w soku mięsny, ulegają takiej samej przeróbce. Nawet kamyczki, zmoczone sokiem mięsny, zostają poniesione do gęby, ale zwierzę ich nie żuje, lecz upuszcza zazwyczaj zaraz po dotknięciu nogoszczękami“. Charakter podniety stanowi więc o skutku, tak samo jak u polipów. Układ nerwowy centralny raka ma więc tylko znaczenie narządu, przewodzącego podrażnienie; jest to funkcja, którą równie dobrze spełniać może protoplazma nerwowa, jak roślinna, lub tkanka mięsna o własnościach takich, jak mięsień sercowy lub moczowody. U raka rzecznego pierwotny segmentalny układ elementów nerwowych jest tak dobrze zachowany, że wykluczenie mózgu nie narusza protoplazmatyczno-nerwowego związku pomiędzy powierzchnią segmentów gęby i tułowia a mięśniami odnoży każdego z nich.

Zwierzęta te, pozbawione mózgu i położone na grzbiecie, odwracają się natychmiast do pozycji brzusznej. Przy odwracaniu się takim do pozycji normalnej czynne być mogą, jak to widzieliśmy wyżej, dwie podniety: 1) siła ciężenia (geotropizm) i 2) podniety dotykowe, a właściwie stereotropijne. Rak, którego mózg nie jest już połączony z resztą ukła-

du nerwowego centralnego, powraca jeszcze do pozycji brzusznej, gdy go położymy na grzbiecie. Ponieważ wszystkie odczyny gieotropijne ogniskują się w narządach, których nerwy przechodzą przez zwój nadprzełykowy, przeto mamy tu do czynienia z działaniem podniet dotykowych. Zdolność do powracania do pozycji normalnej znika u raka rzecznego z usunięciem zwoju podprzełykowego.

Ciekawe spostrzeżenia zrobił Bethe na rakach, którym przeciął spoidło okołoprzełykowe tylko po jednej stronie. Przecięcie dokonane było po stronie prawej. Jeżeliśmy dotknęli takiego zwierzęcia po lewej stronie głowy, wtedy nożyce strony podrażnionej, a potem i strony przeciwnej, chwytaly zupełnie dokładnie za miejsce podrażnienia. Obok tego następowała ucieczka w tył. Takie same podrażnienie głowy po prawej stronie pozostawało bez żadnego odczynu nożyc. Nawet przy silnych podnietach nożyce nie chwytaly za miejsce podrażnienia. Podnieta, wywołująca odruch skoordynowany, może więc przenosić się ze zwoju nadprzełykowego tylko po spoidle podłużnym tej samej strony. Zda się, że to jest zjawisko ogólne u wszystkich stawonogów, gdyż Bethe znalazł to również u raczyńca, rawki i kałużnicy. Dotyczy to nietylko przewodnictwa w spoidle okołoprzełykowym, ale i we wszystkich spoidłach podłużnych. Po przecięciu spoidła okołoprzełykowego występuje często, ale nie zawsze, ruch manieżowy ku stronie zdrowej. Zwierzę takie może też iść prosto, chociaż z pewnym wysiłkiem.

Po przecięciu prawego spoidła okołoprzełykowego, zmniejsza się napięcie mięśni prawej strony odwłoka. Wskutek tego odwłok skrzywia się i jest wklęsły z lewej strony.

Rozszczepienie mózgu po linii pośrodkowej, przerywające komunikację pomiędzy obu połowami, znosi ruchy kompensacyjne słupków ocznych. Dziwniejszą jeszcze jest rzeczą, że zwierzęta takie nie przekładają pobytu w ciemności, jak zwierzęta normalne.

Przecięcie spoidel podłużnych między zwojami gębowymi (zwój podprzełykowy) a nożycowemi uniemożliwia chodzenie, chociaż nogi nie ulegają porażeniu. Jest to uderzające, gdyż zwój podprzełykowy zawiera segmentalne ele-

menty nerwowe odnoży gębowych, ale nie nóg chodowych. U innych raków natomiast usunięcie zwoju podprzetykowego nie pociąga za sobą porażenia ruchów chodowych. Wyjątek, jaki w tym względzie stanowi rak rzeczny, zależy może, zdaniem moim, od tego, że usunięcie zwoju podprzetykowego wywiera pewien trwały wpływ na czynność niektórych grup mięśni, niezbędnych do chodzenia. Nie wydaje mi się koniecznym przypuszczenie, jakobyśmy tu mieli do czynienia z odstępstwem od prawa segmentalnego układu elementów nerwowych (ośrodków) kończyn. Wynika to już stąd, że nogi takiego zwierzęcia wcale nie są porażone, lecz, przeciwnie, znajdują się w nieustającym ruchu i trą się wciąż bądź o odwłok, bądź jedna o drugą. Co więcej nawet: „skoro tylko kleszczom jednej nogi chodowej podamy kawałeczek mięsa lub papieru, zaraz wysuwają się inne nogi, chwytają mocno przedmiot podany i niosą go do gęby”, pomimo zupełnego braku komunikacji nerwowej pomiędzy nerwami narządów gębowych a nerwami nóg. Oczywiście odnoża gębowe odmawiają częstokroć przyjęcia i dalszej ekspedycji kawałków mięsa, podanych przez nogi. Znowu jesteśmy tu skłonni po popełnieniu błędu, a mianowicie do porzucenia, na zasadzie doświadczeń wiwisekcyjnych, teorii o segmentalnej budowie układu nerwowego centralnego i do lokalizowania funkcji za wysoko. Należy jednak pamiętać, że wiwisekcjom w obrębie układu nerwowego centralnego towarzyszą działania uboczne; zadaniem krytyki naukowej jest uwzględnienie tych słabych stron metody wiwisekcyjnej. Prawdopodobnie mamy tu do czynienia tylko z zakłóceniem chodu wskutek zaburzeń napięcia oddzielnych mięśni.

Co się tyczy izolowania dalszych zwojów, leżących niżej od podprzetykowego, to w ogólności da się o nich powiedzieć to samo, cośmy stwierdzili poprzednio u szkrzypłocza. Dopóki zwój jakiego segmentu pozostaje w związku z odnośnymi narządami, dopóty funkcje tego segmentu są zachowane. Wprawdzie Bethe znalazł kilka wyjątków; ale te wyjątki mogą polegać na działaniu hamującym samej operacji.

Przyjrzymy się teraz pokrótce doświadczeniom Bethe'go na niektórych innych stawonogach.

4. Rawka nie może pływać samorzutnie po izolowaniu zwoju nadprzelykowego, t. j. po przecięciu spoidła podłużnych od zwoju nadprzelykowego do zwojów gębowych. Wogóle ustają samorzutne ruchy postępowe. Ale pod działaniem podniety zwierzę porusza się normalnie. Siedliskiem mechanizmu nerwowego odruchu chodowego są 3 zwoje nóg chodowych; to znaczy, że mogą one chodzić nawet wtedy, gdy przerwana jest komunikacja ze zwojami, leżącymi przed nimi. U szarańczy wędrownej (*Pachytylus cinerascens*) izolacja zwoju nadprzelykowego prowadzi do zniesienia ruchów postępowych. Zwierzęta takie czyszcą jeszcze swe różki przednimi nogami, jak to czynią zwierzęta normalne, po podrażnieniu rożków. Podług Bethe'go podnieta, wywołująca te odruchy zlokalizowane, jest sam akt przecięcia. Jak u raka rzecznego i rawki spotykamy u nich po operacji anormalne pozycje nóg.

Po usunięciu zwoju nadprzelykowego i podprzelykowego przez obcięcie głowy, zwierzę może jeszcze pod wpływem podrażnienia przejść kilka kroków, a przede wszystkim skoczyć kilka razy. Zgadza się to z wyobrażeniem naszym o czysto segmentalnym układzie połączeń nerwowych. W tym względzie bardzo są ważne doświadczenia Yersin'a na świerszczach, które przytaczam podług pracy Bethe'go gdyż oryginalna praca Yersin'a była mi niedostępna. Chodzi tu o zwierzęta z przeciętymi obu spoidłami podłużnymi pomiędzy zwojem podprzelykowym a pierwszym zwojem tułowia; zwierzęta owe zdołał badacz całymi tygodniami utrzymywać przy życiu. Położone na grzbiecie odwracały się bardzo dobrze; pod wpływem podrażnienia robiły kilka kroków naprzód lub w bok, zależnie od miejsca podrażnienia, czasami przewracając się. Pod wpływem podrażnienia próbowały jeszcze wlatywać, lecz nie mogły się wzbić w powietrze. Yersin obserwował nawet operowanego w ten sposób samca „który wypuścił był już jedną spermatoforę i posadzony na podobnie operowanej samiczce, wykonał akt zapłodnienia najzupełniej prawidłowo“.

Pszczółki pozostawały tylko krótki czas przy życiu po wycięciu zwoju nadprzelykowego. Uderzająca jest niezwyk-

ła ruchliwość pszczoły po tej operacji, tak samo, jak to widzieliśmy u raka rzecznego.

Pszczoły z mózgiem rozszepionym wzdłuż na dwie symetryczne części wykazywały widoczne zboczenia funkcji tylko w stosunku do ula. „Wsadzone do niego z powrotem, nie troszczą się wcale o towarzyszy. Łażą w koło po deseczce wlotowej, ale ani nie dążą ku wejściu, ani, posadzone przy wejściu, nie wchodzą śmiało do wnętrza“.

Pszczoły z obciętą głową, pozbawione zwoju nadprzelykowego i podprzelykowego, mogą jeszcze chodzić, chociaż, co prawda, niezręcznie. Położone na grzbiecie, odwracają się przy pomocy nóg. „Drażnione po stronie brzusznej, obejmują nogami drażniący przedmiot (ołówkę), ciągną go do siebie, zginają odwłok i starają się ciąć“. Ale nie wszystkie zwierzęta dają tak pomyślne wyniki. Rzecz prosta, miarodajne są tu, jak i w całej fizjologii mózgu, te zwierzęta, które wykazują najmniej zaburzeń, gdyż wyczerpanie i wstrząs pooperacyjny mogą wprowadzić w stan patologiczny i resztę układu nerwowego centralnego.

Jak tego a priori spodziewać się można na podstawie teorii segmentalnej, odruch cięcia żądłem możliwy jest dopóty, dopóki zachowany jest zwój odwłokowy. Bethe wykazał, że odcięty od ciała odwłok, drażniony po stronie brzusznej, zgina się zupełnie dokładnie, dosięgając wysuniętym żądłem miejsca podrażnienia. Obok tego wytryska jad. Odruch trwa nawet po odcięciu wszystkich odcinków odwłoka, prócz ostatniego.

U kałużnicy (*Hydrophilus*) usunięcie zwoju nadprzelykowego nie tylko nie przerywa ruchu postępowego, lecz, przeciwnie, wywołuje nieustanne chodzenie wkoło; zachodzą jednak pewne modyfikacje, wskazujące, że względne napięcie mięśni antagonistów w nogach uległo zmianie. Zwierzę wymija przeszkody. Chrząszcz, pozbawiony zwoju nadprzelykowego, rzucony do wody, odpływa szybko z przyciągniętą pierwszą parą nóg. Kałużnica normalna szuka spoczynku pod ciemnymi przedmiotami. Kałużnica, której cięcie podłużne rozszepiło zwój nadprzelykowy, nie wykazuje tego odczynu, chociaż światło może jeszcze wywierać na zwierzę

wpływy innego rodzaju. Zwierzę idące można bowiem zatrzymać przez nagłe oświetlenie lub zaciemnienie.

Zwierzę z przeciętym prawym spoidłem okołoprzelykowym słabiej opiera się o postawioną przed nim przeszkodę prawymi nogami, niż lewymi. Dowodzi to, podług mnie, osłabienia mięśni wyprostnych prawej strony, które są czynne przy opieraniu się. Oprócz tego prawe nogi znajdują się w nieustannym ruchu. Być może, że zachodzi jedno i drugie. Mniejszy opór mięśni wyprostnych ułatwia ruchy wahadłowe nóg. To samo widzimy u raka rzecznego, u pszczoł i t. p. Po wycięciu zwoju nadprzelykowego i podprzelykowego zwierzę zdolne jest do ruchu postępowego tylko pod wpływem podrażnienia. Ale zdolność do skoordynowanego ruchu postępowego nie ustaje. Położone na grzbiecie, zwierzę usiłuje się jeszcze odwrócić do pozycji brzusznej, lecz wysiłki nóg są bezowocne. Po zanurzeniu w wodzie następują jeszcze ruchy pławne, lecz zwierzę nie posuwa się naprzód.

Co się tyczy doświadczeń nad pozostałymi zwojami tego zwierzęcia, to przechodzą one zakres pracy niniejszej. Przytoczymy tylko najważniejszy dla nas wynik, do którego Be-the dochodzi: „Ani zwój podprzelykowy, ani zwój przedni tułowia nie są siedliskiem odruchu odwracania się lub koordynacji pływania i chodu, jak twierdzi Faivre. Zdaje się raczej, że odruchy te są umiejscowione dla każdego segmentu w odpowiednim zwoju tułowia“.

Ostatnie twierdzenie wyraża istotną prawdę, tyczącą się wszystkich złożonych układów nerwowych centralnych. Pojedynczy segment zwierzęcia o budowie segmentalnej uważać można za prosty organizm odruchowy, na podobieństwo żachwy; rozbiór odruchów opiera się w obu wypadkach na tych samych podstawach i prowadzi do tych samych wyników. Komplikacja, przyłączająca się u zwierząt o budowie segmentalnej, jest następująca: proces podrażnienia, zachodzący w jednym odcinku, przechodzi na zwoje sąsiednie i wywołuje tam procesy podobne. Możliwe jest przytym, że przebieg procesu lub jego postać stanowić może o rodzaju ruchu odruchowego. W każdym razie czynność, odbywająca się,

w jednym zwoju, wywołuje również podobny proces w zwoju sąsiednim. Oddziaływanie wzajemne na siebie procesów, zachodzących w rozmaitych zwojach, sprowadza się do tych samych warunków, jakie uwzględniliśmy, mówiąc o koordynacji czynności rozmaitych odcinków serca. Osobne środki koordynacyjne są zupełnie zbyteczne. Przy wyłuszczeniach i przecięciach miarodajny jest jeden jeszcze wzgląd, mianowicie ten, że przecięcie sprowadza czasem przemijające, a niekiedy nawet stałe zmiany w tych częściach, które znajdują się w bezpośrednim połączeniu protoplazmatycznym z miejscem operacji. Te działania hamujące lub wstrząsowe uważam za zmiany chemiczne. Najwyższy stopień tych zmian stanowią sprawy zwyrodnienia. Jest to rzeczą niezmiernie dziwną, że wstrząs, następujący po operacji w obrębie układu nerwowego centralnego, wywiera daleko większe działanie w kierunku kaudalnym względem miejsca operacji, niż w kierunku cerebralnym. Te działania wstrząsowe są bez porównania słabsze u zimnokrwistych, niż u ciepłokrwistych. Nie posiadamy dzisiaj dostatecznej liczby faktów, tłumaczących nam istotę skutków wstrząsu.

VIII.

Doświadczenia nad mięczakami.

Dane, jakie znaleźć można po dziś dzień w literaturze o czynnościach układu nerwowego centralnego mięczaków, są bardzo skąpe. Pomimo to są one nader cenne, jako dalsze dowody, przemawiające na korzyść poglądu, że samorzutność prosta i rytmiczna oraz sprawy odruchowe nie zależą bynajmniej od swoistych właściwości zwojów. U raków zwoje przelykowe leżą względnie blisko zwojów nóg chodowych, wskutek czego ostatnim zagraża niebezpieczeństwo wstrząsu przy usuwaniu pierwszych. Bardzo być może, że od takiego wstrząsu zależy ustanie samorzutnej lokomocji, np. u raka rzeczynego po wycięciu zwojów przelykowych. U brzuchonogów zwój nożny (P—fig. 33 str. 108) stanowiący most przewodnictwa pomiędzy ruchowemi a czuciowemi włóknami nerwowemi narządów lokomocji, znajduje się zazwyczaj dość daleko od mózgu (G—fig. 33). W każdym razie brzuchonóg, pozbawiony mózgu, zachowuje samorzutność ruchów. Steiner obserwował to u ściążnicy, bardzo przezroczystego ślimaka morskiego, długiego na 10 ctm. (1). U ślimaka tego noga zamieniła się w narząd pławny. Ani jednostronne, ani dwustronne zniszczenie zwoju podprzelykowego nie wywiera najmniejszego wpływu na charakter lub liczbę samorzutnych ruchów postępowych. Steiner podaje, że czasem trafiają się ściążnice, które postradały poprzednio głowę; samorzutna ruchliwość tych zwierząt ani trochę nie jest zmniejszona. Natomiast po zniszczeniu zwoju nożnego ustaje wszelka lo-

komocja. Steiner kończy w te słowa: „Tak więc zwój nożny zawiaduje sam całkowitą lokomocją zwierzęcia”. Ten antropomorficzny wniosek idzie stanowczo za daleko. Ze spostrzeżenia tego mamy prawo wyciągnąć taki tylko wniosek, że włókna protoplazmatyczne, łączące skórę z mięśniem nogi zwierzęcia, przechodzą przez ten zwój. Dalej chciał się Steiner przekonać, czy u innych mięczaków, jak *Pleurobranchaea* i *Aplysia*, jednostronne przecięcie spoidła okołoprętykowego nie pociągnie za sobą ruchów kołowych. Nie udało mu się to tak samo, jak i u ściążnicy. U ślimaka morskiego, *Cymbulia*, jednostronne zniszczenie zwoju nożnego pociągało za sobą porażenie połowy narządu lokomocyj-

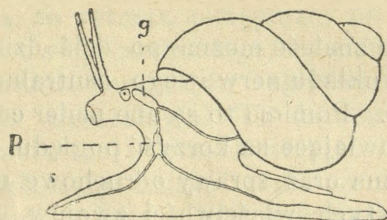


Fig. 33. Schematyczny rysunek układu nerwowego centralnego ślimaka (*Paludina vivipara*), zmieniony podług Leydig'a. *G* — mózg
P — zwój nożny.

nego. Oczywiście zwierzę, wiosłujące jednym tylko skrzydłem poruszać się musiało w kółko.

Mózg głowonogów jest bardzo złożony (fig. 34, patrz str. 109). Składa się z dwóch mas: grzbietowej i brzusznej, z których każda złożona jest z kilku zwojów. Zwoje grzbietowe i brzuszne połączone są spoidłami. Oprócz tego zwierzęta te mają cały szereg zwojów obwodowych, jak np. zwoje czułkowe (*Tg*; fig. 34). Ważną jest rzeczą dla teorii segmentalnej, że te zwoje czułkowe są dostateczne dla powstawania odruchów czułkowych, jak to wykazał Uexküll dla *Eledone*. Na podstawie doświadczeń robionych, na kręgowcach, wyobrażano sobie nieraz, że te zwoje obwodowe nie mogą pośredniczyć w odruchach.

Co się tyczy doświadczeń nad mózgiem głowonogów podaje Steiner następujące wyniki, zdobyte na ośmiornicy. „Usunięcie jednostronne zwoju grzbietowego albo przecięcie po jednej stronie obu spoidel nie sprowadza najlepszej zmiany w objawach życia zwierzęcia; po dawnemu porusza się samorzutnie, rzuca się z wielką zręcznością na zdobycz i pożera ją. Inny obraz otrzymamy po całkowitym usunięciu zwoju grzbietowego. W prawdzie oba rodzaje ruchów są zachowane: zwierzę pełza przy pomocy swych ramion lub też mknie, jak strzała, przez fale, opróżniając rytmicznie swój lejek. Ale ruchy te nie występują samorzutnie, tylko pod działaniem podniety; pokarmu również nie przyjmuje samorzutnie. Zwykle ośmiornica, górująca nad swym otoczeniem

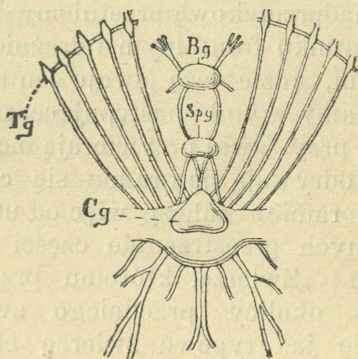


Fig. 34 Mózg Sepji (podług Claus'a). Cg—zwód mózgowy. Spg—zwód nadprzetykowy. Bg—zwód twarzowy. Tg—zwoje czułkowe.

wybitnymi władzami umysłowymi (?), śledzi swe otoczenie z natężoną uwagą; teraz zaś siedzi obojętnie jak idjota i tylko prawidłowy oddech dowodzi, że jeszcze żyje. Wzrok jest również zachowany, gdyż zwierzę cofa się za zbliżeniem pręta do oka“. Bardziej szczegółową niż doświadczenia Steiner'a, jest praca Uexküll'a nad Eledone (2). Na uwagę zasługuje jeszcze obserwacja tego autora, że zwierzę, po usunięciu zwoju mózgowego, okazuje niezwykle podniecenie. „Wszystkie odruchy były wzmożone. Za każdym zbliżeniem się kogobądź do zbiornika zwierzę odpyływało natychmiast, gdy

tymczasem zwierzęta zdrowe siedziały spokojnie. Gra barwy była czynna ciągle. Na drugą noc zwierzę uciekło ze zbiornika pomimo siatki ochronnej i zginęło marnie na podłodze". Uexküll wyciąga stąd wniosek, że w zwojach mózgowych znajdują się ośrodki hamujące. Widzieliśmy, że Bethe przyszedł do tego samego wniosku co do zwoju nadprzelykowego u stawonogów. To samo możnaby wnioskować z doświadczeń Maxwell'a nad nereidami.

Nerwy ramion wychodzą ze zwoju ramieniowego. Ten ostatni łączy się jednak bezpośrednio ze zwojem nadprzelykowym za pomocą spoidel przednich, a pośrednio także za pomocą spoidel tylnych. Ciekawą jest rzeczą, że przednia część zwoju nadprzelykowego wywiera przy podrażnieniu zupełnie odwrotne działanie na ruchy ramion, niż tylna część. Jeżeli całą masę nadprzelykową przetniemy między obu parami spoidel w kierunku frontalnym i drażnić będziemy oba końce w głębi, tam, gdzie leżą zwoje centralne, to podług Uexküll'a otrzymamy wyniki następujące: za podrażnieniem końca przedniego, przyssawki przywierają mocno; za podrażnieniem tylnego—odrywają się i ramię się cofa. Antagonistyczne czynności ramion zależą więc od utrzymania w całości wyodrębnionych przestrzennie części układu nerwowego centralnego. „Zwierzę, któremu przecięliśmy masę nadprzelykową w okolicy przedniego zwoju centralnego, zachowuje się jak typowe zwierzę chwytnie. Przywiera mocno do każdego podłoża i tylko z trudnością może się od niego oderwać; zwykle siedzi mocno z ramionami daleko wyciągniętymi, albo pełza z wielkim trudem. Posadzone na grzbiecie drętwy mocno obejmuje ją ze wszystkich stron ramionami, i ryba naprózno uderza swym narządem elektrycznym, daremnie usiłując pozbyć się niewygodnego jeźdźca. Z drugiej strony Eledone również tylko z musu dosiada swego wierzchowca, co widać z jej ciemnobrunatnego zabarwienia i wydzielania atramentu. Normalny głowonóg, jeżeli się wogóle przez pomyłkę rzuci na drętwe. — widziałem to tylko u ośmionoga, a nigdy w Eledone—nie pozostaje nigdy dłużej niż kilka sekund w tak groźnym sąsiedztwie". Podług mnie, z faktów tych należy wnioskować, że przednia i tylna część zwoju nadprzelykowego są związane z antago-

nistycznymi grupami mięśni. Okoliczność ta jest ciekawa ze względu na doświadczenia galwanotropijne, o których będziemy mówili później.

Dalej na zasadzie doświadczeń Uexküll'a wydaje się rzeczą prawdopodobną, że akt przyjmowania pokarmu związany jest z całością pierwszego zwoju centralnego, natomiast drugi i trzeci zwój centralny niezbędne są dla wszystkich pozostałych czynności ramion, jak posuwanie się, sterowanie, macanie.

Dla teorii naszej o segmentalnym charakterze lokalizacji unerwienia ważny jest znaleziony przez Uexküll'a fakt, że gęba, wycięta z ciała, nie połączona przeto z układem nerwowym centralnym, pomimo to, pod działaniem podniety, zdolna jest do wykonywania skoordynowanych ruchów żujących. Skóra i mięśnie są wtedy połączone za pomocą włókien nerwowych, przechodzących nie przez układ nerwowy centralny, a tylko przez zwój obwodowy, który Uexküll nazwał gębowo-trzewiowym. Jest to jeszcze jeden fakt przemawiający za tym, że zwoje są w odruchach tylko narządami przewodzącymi, t. j. połączeniem protoplazmatycznym, a nie zawierają żadnych tajemniczych narządów odruchowych.

IX.

Teoria segmentalna u kręgowców.

1. Wyraźnym dowodem segmentalnej budowy układu nerwowego centralnego u kręgowców są nerwy rdzeniowe. Względy natury fizjologicznej skłaniają mnie do postawienia kwestji, czy liczba zwojów segmentalnych jest całkowicie określona przez liczbę korzonków nerwów rdzeniowych, czy czasem pierwsza nie przewyższa drugiej. Co do głowy, to liczba segmentów pierwotnych stanowczo przewyższa liczbę nerwów mózgowych. Takie nerwy, jak słuchowy lub błędny, stanowią odnogę obwodową więcej niż jednego segmentu. Istotnie Dohrn, Locy i inni dowiedli z pewnością, że segmentów jest więcej. W głowie zarodka żarłacza Locy rozróżnia pierwotnie 14 segmentów. Ponieważ jedynym morfologicznym punktem wyjścia w ustanawianiu segmentacji są wcięcia, przeto oczywistą jest rzeczą, że segmentacja istotna iść może daleko dalej; przypuszczam nawet, że najwyższe nawet podawane cyfry segmentów nie dosięgają jeszcze cyfry rzeczywistej. Fizjologii więcej jeszcze zależy na rozstrzygnięciu tej kwestji, niż morfologii, gdyż od tego zawisła teoria ruchów skoordynowanych. Być bardzo może, że sprawa segmentów pośrednio ma znaczenie nawet co do półkul mózgowych, o ile t. zw. ośrodki kory mózgowej byłyby tylko wyodrębnionymi ujściami włókien nerwowych oddzielnych segmentów układu nerwowego centralnego.

O budowie segmentalnej rdzenia pacierzowego powiedzieć można, co następuje. Charakter segmentalny jest ze-

wnętrze naszkicowany przez nerwy rdzeniowe, wychodzące z rdzenia dwoma korzonkami: przednim ruchowym i tylnym czuciowym. Przypominamy, że korzonek tylny w przebiegu swym przechodzi przez zwój. Po przecięciu korzonka przedniego występują objawy porażenia mięśni odpowiedniego segmentu. Po przecięciu korzonka tylnego następuje znieczulenie odpowiedniego segmentu, t. j. właściwie staje się niemożliwym przewodnictwo fal podrażnienia, biegnących od obwodu do mięśni tego samego segmentu oraz do innych segmentów. Lecz operacja ta ma jeszcze inny wpływ na stan napięcia mięśni tego samego segmentu (a może i innych segmentów). W zwykłych warunkach stopień napięcia mięśniowego jest zmienny (prawdopodobnie zależnie od stanów chemicznych mięśnia). Mięsień, wyciągnięty przez dany ciężar, ma określoną długość. Jeżeli przetniemy korzonki tylne, gdy mięsień jeszcze znajduje się w połączeniu nerwowym ze swym segmentem, to mięsień ten wydłuży się (E. Cyon); dowodzi to, że napięcie zmniejszyło się wskutek przecięcia tylnych korzonków. Przecięciu więc towarzyszy działanie wstrząsowe, t. j. prawdopodobnie jakaś dzisiaj nam nieznana zmiana chemiczna w mięśniu. Ten wpływ korzonków tylnych na mięśnie widoczny jest np. w ruchach zwierzęcia, któremu przecięto tylne korzonki łap tylnych. Ruchy tych łap są anormalne. Jak wiadomo, ten segmentalny początek nerwów stosuje się również do nerwów mózgowych, tylko że tu stosunki segmentalne zacierają się w wysokim stopniu wskutek nierównomierności wzrostu. Nerw trójdzielny lub niektóre jego gałęzie uważać można za tylne korzonki nerwu twarzowego; nerw trójdzielny, przeważnie czuciowy, posiada zwój obwodowy (zwój Gassera), tymczasem nerw twarzowy, przeważnie ruchowy, nie ma zwoju; jak wiadomo, Bell, właściwie dopiero na zasadzie tych faktów, przyszedł do wniosku, że tylne korzonki rdzeniowe, zawierające zwoje, muszą być czuciowymi, przednie zaś—bez zwojów—ruchowymi. Bell znalazł już poprzednio (drogą wiwisekcyj), że przecięcie nerwu twarzowego sprowadza zakłócenia w przyjmowaniu pokarmu u tych zwierząt, które biorą pokarm wargami. Zakłócenia te

są oczywiście spowodowane przez osłabienie odpowiednich mięśni.

Dodamy słówko jeszcze o znaczeniu komórek zwojowych dla zachowania cylindra osiowego. Cylinder osiowy uważać można za wyrostek protoplazmatyczny komórki zwojowej, o tyle tylko pozostający przy życiu, o ile stanowi nieprzerwaną całość z komórką zwojową. Zależy to może od wpływu jądra: wiemy, że części komórki, nie zawierające jądra, giną. Komórki zwojowe korzonków tylnych znajdują się w zwojach kręgowych, zaś korzonków przednich — w rogach przednich. Po przecięciu korzonków tylnych ulega zwyrodnieniu część włókna, pozostająca w połączeniu z rdzeniem kręgowym, natomiast część połączona ze zwojem kręgowym pozostaje przy życiu i rośnie lub odradza się. Po przecięciu korzonków przednich ulega zwyrodnieniu koniec obwodowy, natomiast koniec połączony z rdzeniem pozostaje przy życiu i rośnie. Wspomnimy pokrótce tylko, że, podług szkoły Golgiego, włókna korzonków tylnych nie są zrosnięte z komórkami zwojowymi tylnych rogów, lecz tylko stykają się z nimi ¹⁾. Dla przewodnictwa podrażnienia okoliczność ta nie ma znaczenia. Czy przewodnictwo podrażnienia zależy od warunków elektrochemicznych, czy od zmian napięcia powierzchniowego, w obu wypadkach nie jest to bynajmniej konieczne, aby korzonki tylne były zrosnięte z włóknami czuciowymi; zupełnie dostateczne jest ścisłe zetknięcie. Zwrócił na to uwagę już Engelmann przed bardzo dawnymi czasy w wybornej swej pracy o przewodnictwie w moczowodach.

2. Co do umiejscowienia segmentalnego odruchów w rdzeniu pacierzowym rozporządzamy zupełnie dostatecznym materiałem dowodowym. U psa z rdzeniem przeciętym mniej więcej w okolicy piersiowej tylna połowa ciała jest zupełnie oddzielona od przedniej pod względem czynności ruchowych i czuciowych. Po operacji występują z początku ciężkie objawy wstrząsu, które wszakże później przechodzą;

¹⁾ Prace Apathy'egonasu wają pewne wątpliwości co do wyników metody Golgiego.

wrócimy do nich jeszcze później. W układzie nerwowym centralnym zwierząt wyższych rany goją się, zarastając wyłącznie tkankolączną blizną bez odradzania tkanki nerwowej; dla tego przerwa ciągłości po przecięciu takim pozostaje na zawsze. U zwierzęcia takiego część ciała, leżąca poniżej przecięcia, zdolna jest do wszystkich odczynów, właściwych odpowiednim segmentom. Stwierdził to Goltz na psach. Tarcie skóry pociąga za sobą drapanie łapą tylną tej samej strony. Przez drażnienie napletka wywołać można erekcję prącia oraz oddawanie moczu. Odruchy odbytnicy i pęcherza są zachowane, jak o tym wspominaliśmy wyżej, również odczyny naczynioruchowe. O ruchach oddechowych mówiliśmy poprzednio, że są to sprawy segmentalne. Goltz wykazał, że odruchy, w których są czynne mięśnie ramieniowe mają również charakter segmentalny (2). W czasie zapładniania u żab samiec trzyma samiczkę w objęciach. Jeżeli samcowi takiemu odciąć głowę i tylną część ciała, pozostawiając tylko kawałek złożony z ramion i odpowiedniego segmentu rdzenia, to wystarczy lekkie pocieranie skóry na brzusznej powierzchni tego kawałka do wywołania odruchu obejmowania.

3. Przechodzimy teraz do mózgu kręgowców; w uzasadnieniu teorii segmentalnej zmuszeni jesteśmy ograniczyć się przeważnie do mózgu zimnokrwistych dla tego prostego powodu, że operacje mózgowie w pobliżu rdzenia przedłużonego u ciepłokrwistych są prawie niepodobne do wykonania bez zatrzymania czynności oddechowej. U zimnokrwistych wstrząs ten jest słabszy. Za typ obieramy mózg żaby, jako opracowany najstaranniej. Mózg żaby (fig. 35, patrz str. 116) składa się w ogólnych zarysach z półkul mózgowych (GH, fig. 35), wzgórków wzrokowego (Th. O), płata wzrokowego, mózdzku (KH) i rdzenia przedłużonego. Na rysunku (fig. 35) widzimy początek nerwów mózgowych (V—XI). Postaramy się tylko wykazać, że oddzielne funkcje żaby są związane ze zwojami segmentalnymi i że nie mamy żadnego prawa mówić o „ośrodkach” poszczególnych funkcji, o ile termin ten nie ma być równoznaczny ze zwojem segmentalnym.

Rozpatrzmy najprzód chód skoordynowany. Przez długi czas uchodziło to za dogmat, że żaba tylko wtedy zdolna jest do chodu samorzutnego, kiedy ma półkule mózgowie. Twier-

dzenie to pochodzi od Flourens'a, który znalazł, że żaba pozbawiona półkul mózgowych nie porusza się samorzutnie (3). Później Schrader wykazał, że obserwacja ta jest mylna, że brak samorzutności następuje raczej dopiero po uszkodzeniu wzgórków wzrokowych (4). Czyż mamy stąd wnioskować, że zdolność do samorzutnego chodu umiejscowiona jest we wzgórkach wzrokowych. Byłoby to błędem, gdyż żaby po usunięciu całego mózgu włącznie z częścią spoidłową rdzenia

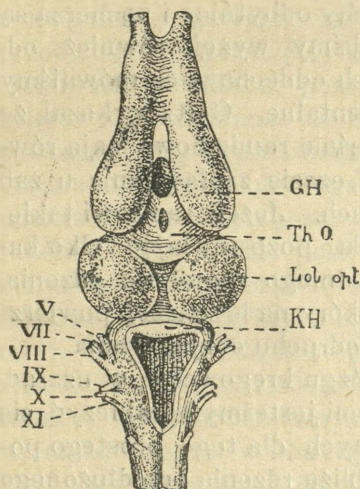


Fig. 35. Mózg żaby (podług Wiedersheim'a). *GH* — półkule mózgowe. *Th. Q.* — wzgórkowe. *Lob. opt.* — płaty wzrokowe. *KH* — mózdzek. *V—XI* — początki odnośnych nerwów.

przedłużonego, są jakby „opanowane nieprzepartą żądzą ruchu; łązą niezmordowanie wkóło w sposób zupełnie skoordynowany i uspakajają się dopiero, wlaszsy gdzie głęboko, w kącie zbiornika”. (Schrader). Zachowują się więc zupełnie tak samo, jak nereidy pozbawione mózgu w doświadczeniach Maxwell'a. Umiejscowienie Flourens'a jest przeto zbyt wysokie. Nadto zaznaczyć należy wyraźnie, że żaby Schrader'a, które postradały cały mózgu aż po część spoidłową włącznie, nie tylko że się ruszały, ale nawet wdrapywały się bardzo zrećnie. Spokój następujący po uszkodzeniu wzgórka czworacznego, jest więc zjawiskiem hamującym. Inną próbę umiejscowienia lokomocji w pewnym „ośrodku” zawdzięczamy Steiner'owi. Znalazł on, że żaby, po utracie części spoidłowej rdzenia przedłużonego, nie były zdolne do lokomocji i przyszedł na tej zasadzie do wniosku, że miejsce to ma jedyną i niepodzielną władzę nad wszystkimi ruchami ciała (5 i 6). Zupełnie przeciwnie wyniki Schrader'a (4) obalają wnioski Steiner'a (4) Autor ten obserwował zapewne zwierzęta blizkie śmierci; żaby jego żyły najwyżej tydzień po operacji, a tymczasem zwierzęta Schrader'a żyły po kilka miesięcy i przychodziły

zupełnie do zdrowia po operacji. Zwracam nadto uwagę na antropomorficzny charakter teorii ośrodków. Opis „ośrodka lokomocyjnego”, jaki podaje Steiner, przypisując mu „niepodzielną władzę” i t. p., odpowiada w zupełności wyobrażeniu panującego księcia.

Natomiast podług teorii segmentalnej należy oczekiwać, że tylko te części układu nerwowego centralnego niezbędne są do lokomocji, które odpowiadają segmentom muskulatury ramion i nóg. Lokomocja skoordynowana powinna więc być możliwą dopóty, dopóki pozostają nietknięte zwoje segmentalne mięśni ramion i nóg. Zgadza się z tym spostrzeżenie Schrader'a, że chód skoordynowany może być nawet po usunięciu całego mózgu z częścią spoidłową włącznie. Co więcej „można usunąć cały rdzeń przedłużony aż do wierzchołka pióra, a pomimo to będzie zachowana skoordynowana lokomocja”. Zaburzenia koordynacji ruchów występują dopiero z chwilą wyraźnego osłabienia wydolności kończyn przednich; osłabienie to jest tym wyraźniejsze, im dalej posuwa się cięcie od wierzchołka pióra ku początkom splotu barkowego. Wtedy zwierzę pada zupełnie na brzuch. Łapy przednie nie mogą unieść tułowia. Jeżeli drażnić będziemy zwierzę w jakim miejscu po środkowej linii ciała, dajmy na to u odbytu, wtedy tylne kończyny tegim rzutem posuwają ciało naprzód. Udział kończyn przednich ogranicza się do ruchów przebierających, zupełnie niedostatecznych, połączonych ze szczególniejszym drżeniem. Sądząc z rezultatów, nie mamy już skoordynowanego ruchu postępowego, o ile chodzi o współdziałanie kończyn przednich. Kończyny tylne pracują dalej normalnie. To samo, co u żab, ma również miejsce i u ryb. I tu następuje stan spoczynku, jeżeli usuniemy mózg aż do rdzenia przedłużonego. Byłoby to jednak zupełnym błędem wnioskować na tej zasadzie, że w rdzeniu przedłużonym znajduje się „ośrodek lokomocji”. Gdy żarłaczowi obetniemy głowę, tułów będzie pływał samorzutnie. Steiner robił to doświadczenie. Teoria segmentalna pozwala nam spodziewać się takiego wyniku. Narządem ruchu u pływającego żarłacza jest ogon, i dla jego funkcji niezbędne są tylko odpowiednie zwoje segmentalne rdzenia pacierzowego. U salamandry z przeciętym rdzeniem pacierzowym ruchy

pławne przedniej i tylnej części ciała są do tego stopnia skoordynowane, że wierzyć się niemal nie chce, że zwierzę to poddane zostało operacji. To samo ma miejsce u węgorza (1). Podobny stan rzeczy widzieliśmy u dżdżownicy. Tarcie po grzbiecie skłania żabę do skrzeczenia; Goltz znalazł, że u żaby pozbawionej mózgu aż po rdzeń przedłużony można wywoływać skrzeczenie ze ścisłością maszynową (2). Oczywiście podług teorii segmentalnej odruch ten jest związany z całością rdzenia przedłużonego, gdyż tam biorą początek nerwy ruchowe wydawania głosu. Teoria ośrodków znalazła, jakoby „ośrodek” tego odruchu był umiejscowiony gdzieś wyżej w mózgu. Schrader dowiódł przeciwnie, że żaba, utraciwszy cały mózg aż po rdzeń przedłużony, skrzeczy jeszcze odruchowo.

4. „Popęd przyjmowania pokarmu i samozachowawczy” umiejscowiany bywał w półkulach mózgowych, jak wszystkie instynkty. Analiza tego instynktu wykazuje, że składa się on z kilku odruchów, które się wzajemnie wywołują. Przedewszystkiem odruch wzrokowy. Żaba chwytą tylko przedmioty będące w ruchu (np. muchy). Nerw wzrokowy kończy się we wzgórku wzrokowym i zgodnie z tym oczekiwać należy, że po utracie półkul mózgowych, żaba nie przestanie chwytac much. Znalazł to Schrader. Autorowie dawniejsi dla tego sądzili, że półkula mózgowe niezbędne są do widzenia, gdyż, wprowadzeni w błąd przez wstrząs pooperacyjny, lokalizowali je za wysoko. Zresztą jeszcze Goltz dowiódł, że żaba bez półkul mózgowych omijać może przeszkody. To samo można powiedzieć o rybie bez półkul mózgowych. Pierwszy akt w przyjmowaniu pokarmu polega więc na odruchu wzrokowym. Jak tylko pokarm dotknie podniebienia, wywołuje natychmiast odruchy połykowe. Te odruchy odbywają się w obrębie grupy nerwu błędnego. Podług teorii segmentalnej odruchy te powinny jeszcze być możebne po usunięciu wszystkich części mózgu, leżących przed jądrami nerwu błędnego. Tak też jest. Dopóki rdzeń przedłużony jest zachowany, żaba połyka pokarm włożony jej do gęby.

Żaba oddycha przeważnie gębą i szyją. Odpowiednie segmenty nerwowe tych części ciała leżą w rdzeniu przedłużonym i na początku rdzenia pacierzowego. W razie przecię-

cia go za noeud vital (pióro), mięśnie pomimo to, jak znalazł Schrader, biorą dalej zupełnie skoordynowany udział w oddychaniu: zarówno te mięśnie, których nerwy biorą początek przed miejscem przecięcia, jak i te, których nerwy zaczynają się za nim.

Dawniej przypuszczano, że kompensacyjne ruchy żab związane są z narządami śródmózdzia. Schrader znalazł jednak, że żaby, którym usunięto mózg aż do rdzenia przedłużonego (początek nerwu słuchowego), pomimo to wykonywały ruchy kompensacyjne. Fizjologowie dawniejsi byli bowiem wprowadzeni w błąd przez wstrząs lub inne działania uboczne. Dla ścisłości przypominamy tylko, że odruchy ścięrania i obrony mają u żaby też wybitnie segmentalny charakter.

Daliśmy więc szkic ogólny najważniejszych odczynów żaby; okazało się, że niema żadnego umiejscowienia funkcji u tego zwierzęcia ani w mózgu, ani w rdzeniu; widzimy tylko same odruchy segmentalne, jak u pierścienic i stawonogów. Wobec wyników doświadczeń nad zwierzętami niższymi jest to pogląd zupełnie naturalny. Ale Schrader wypowiedział go jeszcze dawniej, zanim opisane zostały powyższe doświadczenia nad pierścienicami i stawonogami. Widać to z następującego końcowego ustępu rozprawy jego o mózgu żaby: „Podane tu doświadczenia uczą nas, że układ nerwowy centralny żaby można podzielić na szereg odcinków, zdolnych do samodzielnych funkcji. Przez to zamknięty w sobie morfologicznie organ centralny zbliża się pod względem fizjologicznym do układu nerwowego centralnego tych zwierząt niższych, u których morfologicznym wyrazem samodzielności czynnościowej są nerwy wychodzące z oddzielnych zupełnie węzłów zwojowych, połączonych tylko spoidłami. Doświadczenia te nie dowodzą wcale jakiegoś jedynowładztwa jednolitego aparatu centralnego, ani istnienia hierarchji rozmaitych ośrodków; każą one tylko dopatrywać się centralizacji w wielostronnych spojeniach stacji względnie samodzielnych.”

Możnaby mieć pewne wątpliwości, czy uwzględnione tu czynności żaby obejmują całokształt odczynów tego zwierzęcia. Podług mnie tak jest w głównych przynajmniej za

rysach. Bardziej złożone instynkty są to przeważnie szeregi odruchów segmentalnych—proponowałabym nazwę łańcuchów odruchowych—gdzie skutek poprzedniego odruchu jest podniętą, wywołującą następny. Za przykład takiego łańcucha odruchowego służyć nam może przyjmowanie pożywienia. Mucha przelatująca jest podniętą wzrokową w odruchu chwytania, zetknięcie się muchy z błoną śluzową jamy ustnej wywołuje odruch połknięcia. Każdy z tych odruchów oddzielnie jest ściśle segmentalny. Nawet skomplikowane czynności rozrodcze można rozłożyć na kilka odruchów segmentalnych. Chcąc sprowadzić odczyny żaby do odruchów segmentalnych, pamiętać musimy o różnych rodzajach pobudliwości w rozmaitych narządach. W rozdziale o instynktach zobaczymy, jak dalece chemiczne zwłaszcza warunki wpływają na rodzaj pobudliwości zwierzęcia, jak wszystkie okoliczności, wywołujące zmiany chemiczne w organizmie—temperatura, pokarm, substancje pćciowe—modyfikują pobudliwość zwierzęcia. Zrozumiemy wtedy, dla czego żaba zakopuje się na jesień z nastaniem chłódów, aby znów wyjść na świat z przebudzeniem się wiosny, a właściwie z nastaniem ciepłej pory. U żaby, tak samo jak u zwierząt niższych, odruch segmentalny jest uwarunkowany pobudliwością narządu obwodowego, oraz układem mięśni. Zwój segmentalny jest w istocie swej tylko połączeniem protoplazmatycznym pomiędzy powierzchnią ciała a mięśniami.

Wszystko, czegośmy dowiedli dla żab, dotyczy tak samo i ryb. Dalej doświadczenia Goltz'a, resp. Goltz'a i Ewald'a, nad rdzeniem pacierzowym psów dowodzą, że u tych zwierząt dla rdzenia pacierzowego prawo odruchów segmentalnych pozostaje w swej mocy. Tylko w okolicy rdzenia przedłużonego u ciepłokrwistych każda operacja połączona jest z potężnym działaniem wstrząsowym na zwoje segmentalne oddychania; wskutek tego brak jeszcze dowodów doświadczalnych co do zwojów rdzenia przedłużonego u wyższych zwierząt kręgowych. Próbowano radzić sobie drażnieniem elektrycznym. Doświadczenia takie dowodzą jednak tylko istnienia jakiejś komunikacji protoplazmatycznej pomiędzy miejscem drażnionym a zwojami segmentalnymi kurczących się mięśni. Jeżeli, drażniąc trzecią komorę, wywieramy wpływ

na oddychanie, to wynika stąd tylko, że w danym miejscu znajdują się włókna idące do segmentalnych ośrodków oddechowych. Byłoby jednak błędem wnosić stąd, że w 3 komorze znajdują się zwoje lub „ośrodki“ oddychania. Nieuwzględnienie tej okoliczności przeszkadza w znacznym stopniu do rozwinięcia teorii segmentalnej. Przyczyniły się do tego i inne okoliczności, podobnie działające. Przedewszystkiem fizjologia porównawcza mózgu i embriologia nie były nigdy dostatecznie uwzględniane. Ponieważ mózg kręgowców tylko w najwcześniejszym zawiązku zdradza charakter segmentalny, przeto tylko mała garstka wśród dotychczasowych jego badaczy zastanawiała się poważnie nad tym, że segmentalny charakter układu nerwowego centralnego musi być kluczem do istotnego zrozumienia jego funkcji. Drugą okolicznością jest zadziwiające działanie wstrząsowe na resztę mózgu, występujące po operacji w obrębie układu nerwowego centralnego. Fizjologia mózgu posługiwała się, jak wiemy, przeważnie metodą operacyjną w celu wykrycia, od jakiej części mózgu zależy przebieg normalny danego odczynu; za część taką przyjmowano to miejsce, którego uszkodzenie sprowadza najpewniej zakłócenie badanej funkcji. W rozbiórce ruchów oddechowych mieliśmy przykład tej procedury, widzieliśmy, jak nieuwzględnienie wstrząsu doprowadziło do zupełnego pominięcia segmentalnych zwojów oddychania, jak noeud vital poczytane zostało za źródło automatycznych ruchów oddechowych dla tego tylko, że z tego punktu da się osiągnąć najpotężniejszy wpływ wstrząsowy na segmentalne zwoje oddechowe. Tymczasem noeud vital jest prawdopodobnie tylko punktem, w którym przechodzą drogi c z u c i o w e z prawej i z lewej strony do zwojów segmentalnych oddychania. Umiejscowienie zwojów oddechowych nastąpiło więc za wysoko. Był to obrazek typowy dla wszystkich niemal umiejscowień w układzie nerwowym centralnym zwierząt ciepłokrwistych. Tłumaczy się to szczególniejszą właściwością wstrząsu, którego działanie odczuwa się w układzie nerwowym centralnym wyłącznie, lub przeważnie w kierunku kaudalnym. Po przecięciu rdzenia w części piersiowej występują przez czas pewien w kierunku kaudalnym, t. j. poniżej miejsca przecięcia, najcięższe zaburzenia (porażenia zwierza-

czy pęcherza i odbytnicy, zaburzenia naczynioruchowe, owrzodzenia skóry i t. p.) Po pewnym czasie zaburzenia te znikają jednak. Część ciała położona przed cięciem nie wykazuje wcale takich zaburzeń. Stąd wysnuty został wniosek, że zwoje nerwów naczynioruchowych łap tylnych, pęcherza i t. p. znajdują się przed miejscem przecięcia, dajmy na to, w rdzeniu przedłużonym. Dopiero Goltz dowiódł całym szeregiem doświadczeń, które później rozberzemy bliżej, że przemijające zaburzenia w tych częściach ciała, które leżą za miejscem przecięcia, są tylko przejawami wstrząsu. Dla czego wstrząs łatwiej wywiera działanie w kierunku odmózgowym, niż w kierunku domózgowym, tego dzisiaj nie wiemy. Będzie to może przewodnictwo „bez wzajemności” Engelmann'a, polegające na tym, że jeden i ten sam element w pewnym kierunku przewodzi lepiej, niż w odwrotnym.

Wspominaliśmy już o tym, że wstrząs u rozmaitych zwierząt występuje w rozmaitym stopniu, np. u zimnokrwistych jest słabszy, niż u ciepłokrwistych. U zimnokrwistych więc, resp. u mniej czułych ciepłokrwistych, niemasz tych względów, dla których tak często u zwierząt ciepłokrwistych i bardzo czułych na wstrząs umiejscawiano „ośrodki” za wysoko, t. j. pomiędzy zwojami segmentalnymi odnośnych metamerów a mózgiem. I w rzeczy samej okazało się potem, że procesy, które u zwierząt czułych na wstrząs umiejscowiono w rdzeniu przedłużonym, lokalizują się u zimnokrwistych niżej w odpowiednich metamerach. Zamiast przypisać pozorne odstępstwo ciepłokrwistych znanej powszechnie wrażliwości ich na wstrząs, usiłowano ocalić ten błąd za pomocą hipotezy, przenoszącej funkcje do tym wyższych okolic układu nerwowego centralnego, im wyższe stanowisko zajmuje dany gatunek w państwie zwierzęcym.

Segmentalny charakter układu nerwowego centralnego spadł do rzędu okoliczności całkiem obojętnej wobec błędnego przypuszczenia, że wszystko ogniskować się musi wysoko w górze, poza obrębem zwojów segmentalnych. Fizjologja w ten sposób wkroczyła całkowicie na tory psychologii metafizycznej, która podzieliła wszystkie odczyny ciała na „władze duszy”. Pogodzono się z myślą, że oddzielne odcinki układu nerwowego centralnego służą poszczególnym wła-

dzom duszy, resp. funkcjom. Każda „funkcja“ miała określone siedlisko w układzie nerwowym centralnym w „ośrodku” tej funkcji. Układ nerwowy centralny stał się zbiorowiskiem ośrodków określonych funkcji. Ile zwierzę daje odczynów, tyle jest funkcji i tyleż ośrodków. Cała kwestja udziału w odczynie pobudliwości obwodowej schodzi z porządku dziennego. Zagadka funkcji mieści się w ośrodku. Odtąd wyłącznym celem fizjologii było wskazywanie rozmaitym funkcjom siedliska w układzie nerwowym centralnym, lokalizowanie ośrodków. Fizjologia układu nerwowego centralnego kręgowców stoi dziś niepodzielnie niemal na tym stanowisku.

Dzisiejszej teorii ośrodków przeciwstawiamy teorię segmentalną układu nerwowego centralnego. Oddzielne segmenty układu nerwowego centralnego stanowią przewodzące połączenia protoplazmatyczne pomiędzy pobudliwą powierzchnią ciała a kurczliwymi mięśniami szkieletu, mięśniami naczyń krwionośnych, gruczołami i t. p. odpowiednich segmentów. Przedewszystkim obwodo w a struktura segmentu jest miarodajna dla wyników podniety. Gdy jednak znajdujemy w zwojach segmentalnych inne jeszcze swoiste urządzenia—jednym z takich warunków jest może ustawienie elementów, o czym mowa będzie poniżej—to urządzenia te są zawsze tego rodzaju, że jedne i te same elementy układu nerwowego centralnego biorą udział w najrozmaitszych odczynach. Podług teorii ośrodków istnieje dla każdego określonego odczynu (funkcji) ograniczona część układu nerwowego centralnego, dla niego tylko przeznaczona, t. zw. „ośrodek“ tej funkcji. Różnica pomiędzy obu stanowiskami staje się zupełnie wyraźną dopiero wtedy, gdy wzniesiemy się ponad poziom wyłącznej lokalizacji spraw i spróbujemy nakreślić obraz mechaniki odczynów zwierzęcych. Porównanie z innym narządem, a mianowicie z siatkówką, wytłumaczy nam jaśniej tę różnicę. Wzrokowe postrzeganie kształtu polega na tym, że rozmaite elementy siatkówki odbierają, zależnie od zajmowanego przez siebie miejsca na niej, rozmaite czucia przestrzenne. Ten sam element siatkówki może więc mieć udział w powstawaniu bardzo wielu rozmaitych obrazów. Tak wyobraża sobie rolę układu nerwowego centralne-

go teoria segmentalna; różne elementy układu nerwowego centralnego, resp. zwoje, odpowiadają elementom siatkówki przy postrzeganiu kształtu. Te same elementy, resp. zwoje, biorą udział w bardzo wielu „funkcjach”. O wpływie każdego elementu na wynik ostateczny stanowi jego położenie segmentalne, ustawienie i inne szczególne i ogólne własności. Spróbujmy sobie uprzytomnić, jak wygląda widzenie przestrzeni podług analogji z teorią ośrodków; przyjdziemy do potwornego wniosku, że każdy element siatkówki służy do percepcyjowania pewnego określonego obrazu, że przeto widzieć możemy tyle rozmaitych obrazów, z ilu elementów (np. czopków) składa się nasza siatkówka. Porównanie to nie uchybia w niczym spóczesnej teorii ośrodków: konsekwentni zwolennicy jej przypuszczają istotnie, że każdy obraz pamięciowy złożony jest w osobnej komórce, i że liczba komórek mózgowych określa liczbę możliwych obrazów pamięciowych. W dziedzinie ściślejszej fizjologii mózgu teorię ośrodków jzwalczali bardzo energicznie Brown-Séquard, Goltz i ja. Jest ona wszakże jednakowo błędna co do rdzenia pacierzowego, ak co do mózgu.

Pragnąłbym zwrócić uwagę czytelnika na fakt ten, że d-r Meyer niezależnie doszedł do tych samych wniosków o segmentalnym charakterze układu nerwowego ośrodkowego kręgowców, jak te, które były przedmiotem wykładu w rozdziale poprzednim.

X.

Skrzyżowania połowiczne, skojarzone zmiany postawy kończyn i ruchy przymusowe.

Uznajemy więc w układzie nerwowym centralnym kręgowców tylko zwoje i odruchy segmentalne. Nie uznajemy żadnych ośrodków wyższego rzędu w rodzaju „ośrodka koordynacji”. Zdołaliśmy wykazać, że pobudliwość i przewodnictwo podrażnienia dostateczne są dla zapewnienia koordynacji ruchom meduzy, bijącemu sercu, oddychaniu skrzypłocza. pełzaniu dżdżownicy i pływaniu salamandry; dwa te warunki wystarczają również w zupełności dla całkowitego określenia pozostałych zjawisk koordynacji u zwierząt wyższych. Jak się słusznie wyraził Schrader, spółdziałanie rozmaitych segmentów w jednej wspólnej czynności zależne jest tylko od sposobu ich połączenia. Nic nas nie zmusza do sprowadzania tego faktu do istnienia „ośrodków wyższego rzędu”. Niektóre z tych połączeń odznaczają się osobliwościami, nadającymi odczynom zwierząt szczególniejsze i charakterystyczne własności; takimi są skrzyżowania całkowite i połowiczne łączących włókien nerwowych.

Znany ogólnie przykład skrzyżowania połowicznego stanowią nerwy wzrokowe. Każde oko ma swój osobny nerw wzrokowy. Włókna, idące od skroniowych połów siatkówek, nie ulegają skrzyżowaniu, t. j. pozostają po tej samej prawej lub lewej stronie głowy i mózgu, tymczasem włókna, idące

od połów nosowych krzyżują się. Za skrzyżowaniem znajdujemy więc w pasmie wzrokowym lewym włókna, należące do skroniowej połowy lewego oka i do nosowej prawego. Po przecięciu jednego pasma, dajmy na to, lewego, ślepną lewe połowy obu oczu i pacjent nie rozpoznaje nic w prawej połowie pola widzenia. Nastąpiła ślepotą połowiczna. Ten sam przebieg mają włókna i dalej w mózgu.

Okoliczność tę warto rozpatrzyć jeszcze z innej strony. Elementy siatkówki znajdują się w położeniu normalnym (prostopadłym) względem płaszczyzny siatkówki. Tak więc, elementy lewych połów obu siatkówek mają jednakowe ustawienie, a mianowicie są skierowane na lewo i ku tyłowi, tymczasem elementy prawych połów są skierowane na prawo i ku tyłowi. Jest to kierunek, jaki mają ich włókna za skrzyżowaniem. Warto byłoby zbadać dokładniej, o ile istnieje od samego początku zgodność pomiędzy kierunkiem wzrostu a ustawieniem. W obu siatkówkach elementy ustawione identycznie mają też jednakowe wartości przestrzenne. Tak więc włókna prawowartościowych elementów siatkówek idą do lewej połowy mózgu, a włókna lewowartościowych elementów do prawej.

Takie same skrzyżowania połowiczne znajdujemy w sferze ruchowej.

Jeżeli siatkówkę jednego oka uważamy za narząd jednolity, chociaż właściwie jedną całość stanowią tylko jednakowo ustawione elementy obu siatkówek, to możemy przez chwilę rozpatrywać mięśnie każdego oka oddzielnie, jako narząd jednolity. Wtedy znajdziemy w mózgu pod względem ruchowym takie same skrzyżowanie połowiczne nerwów ocznych, jak pod względem czuciowym. Podczas ruchów bocznych naszych oczu mięsień prosty zewnętrzny naszego jednego oka i mięsień prosty wewnętrzny drugiego, czynne są jak jeden mięsień. Jeżeli przypuścimy istnienie wrodzonego związku pomiędzy elementami siatkówkowymi a ruchami oczu, w takim razie mięsień zewnętrzny prawy i wewnętrzny lewy muszą otrzymywać inercję od lewej połowy mózgu; tak więc włókna nerwowe ruchowe mięśni zewnętrznych muszą się krzyżować, a włókna nerwowe mięśni wewnętrznych

przebiegać muszą bez skrzyżowania ¹⁾. Zgrupowanie tych mięśni i ich nerwów w odrębne pęczki sprawia, że pojmowanie tych stosunków jako skrzyżowanie połowiczne mniej jest oczywiste, niż w zastosowaniu do siatkówek. W dziedzinie patologji widzeniu połowicznemu odpowiada *déviation conjuguée*, będąca wyrazem skrzyżowania połowicznego ruchowego. Takich skrzyżowań połowicznych możemy się tam tylko spodziewać, gdzie kończyny parzyste poruszane są w sposób skojarzony, t. j. tam, gdzie, jak w oczach, zwrot w lewo jednego elementu jest niemożliwy bez jednoczesnego zwrotu drugiego także w lewo. Nasze kończyny mogą się poruszać niezależnie jedna od drugiej; natomiast inaczej rzecz się ma u niższych kręgowców, jak ryby. Tutaj pletwy znajdują się w takim samym stosunku wzajemnym, jak oczy ludzkie. Ja pierwszy wykazałem, że, niszcząc jedno ucho lub miejsce, gdzie nerw słuchowy wchodzi do rdzeniu przedłużonego, wywołać możemy skojarzone zmiany postawy oczu i pletw (1) U żarłacza, u którego zniszczyliśmy lewy nerw słuchowy lub lewą połowę rdzenia przedłużonego, gdzie nerw ten wchodzi, lewe oko skierowane jest na dół, a prawe do góry. Ta skojarzona zmiana postawy obu oczu dowodzi, że wskutek operacji uległo zmianie w obu oczach stosunkowe napięcie mięśni podnoszących i opuszczających. W lewym oku przeważa napięcie mięśnia opuszczającego nad podnoszącym, w prawym rzecz się ma naodwrot. Ten ubytek napięcia mięśniowego po uszkodzeniu ucha należy do tej samej kategorii zjawisk, co i znaleziony przez Cyona ubytek napięcia mięśni danego segmentu, po przecięciu odpowiednich korzonków tylnych. Są to „wpływy wstrząsowe“, które oczywiście trwać mogą aż do końca życia zwierzęcia. Pletwy wykazują również skojarzone zmiany postawy. Pletwa lewa jest podniesiona w kierunku grzbietu, prawa jest mocno zgięta w kierunku brzuszny. O oczach powiedzieć można, że obróciły się w lewo około osi podłużnej ciała zwierzęcia, pletwy zaś obróciły się około tejże osi w prawo. Te zmiany postawy,

¹⁾ Skrzyżowanie to ma oczywiście miejsce w mózgu, a nie na obwodzie, jak w nerwie wzrokowym.

najwyraźniejsze w pletwach piersiowych, występują również we wszystkich innych pletwach z tą różnicą, że zmiana postawy jest tym mniejsza, im bardziej oddalony jest dany segment od miejsca operacji. Ze stanowiska segmentalnego układu zwojów łatwo to zrozumieć. Postawa pary pletw zależy wprost tylko od stanu, w jakim znajduje się jej zwój segmentalny. Na zwój ten wywiera wpływ (chemiczny) uszkodzenie innego, odległego zwoju segmentalnego. Wpływ ten jest tym słabszy, im bardziej oddalony jest zwój operowany. Opory, jakie spotyka przenoszenie się zmiany, rosną w miarę odległości.

Spostrzeżenia te pozwalają nam wyciągnąć jeden wniosek, dotyczący połączenia pomiędzy mięśniami a prawą i lewą połową odnośnych zwojów. Możemy przyjąć, że trwałym następstwem zniszczenia pewnej części mózgu jest *zmniejszenie* napięcia należących do niej mięśni, a nigdy *zwiększenie* napięcia. Z lewą połową słuchowego segmentu rdzenia przedłużonego są przeto pośrednio lub bezpośrednio związane te mięśnie, które po zniszczeniu tego segmentu wykazują *zmniejszenie* napięcia. Wobec tego lewa połowa tego segmentu łączy się z mięśniami podnoszącymi lewego oka i z opuszczającymi prawego, oraz z mięśniami opuszczającymi lewych pletw piersiowych i podnoszącymi prawych. Będzie to pewnego rodzaju skrzyżowanie połowiczne, jeżeli wyjdziemy z założenia, że wszystkie mięśnie danego oka, resp. pletwy, stanowią jedną wspólną całość. Takim zmianom napięcia ulegają jednak zapewne nie tylko mięśnie pletw, lecz również i kręgosłupa. Gdy mięśnie symetryczne narządów lokomocji mają rozmaite napięcie, wtedy zwykle podniety, wywołujące lokomocję, prowadzić będą nie do symetrycznych, lecz do asymetrycznych ruchów. Gdy w prawej pletwie piersiowej przeważają mięśnie opuszczające, a w lewej podnoszące, to czynność obu pletw razem działa jak para sił, i zwierzę musi się obracać około podłużnej osi ciała od prawej do lewej strony. Póki zwierzę płynie wolno, ruchy obrotowe nie następują, gdyż są kompensowane. Tarcie wody wystarcza do zniesienia słabych stopni ruchu obrotowego. Ale jak tylko zwierzę spróbuje płynąć szybciej lub jest wzburzone, natychmiast zaczyna się obracać. Te ruchy obrotowe noszą niezbyt

szczęśliwą nazwę przymusowych. U psów i królików spotykamy te same ruchy obrotowe po jednostronnych operacjach na rdzeniu przedłużonym. Kierunek, w którym się ryba posuwa, zależy od uderzeń ogona, służącego za ster; gdy ryba, płynąc zwraca się na prawo, to trzeba, żeby ogon poruszył się w prawo z większą siłą, niż ta, która jest potrzebna dla powrotu do pozycji obojętnej, resp. do zwrotu w lewo. Stan taki mógłby trwać stale, gdyby udało się osłabić mięśnie z lewej strony kręgosłupa. Następuje to również po zniszczeniu prawej połowy słuchowego segmentu rdzenia przedłużonego. Ryba zatacza koło na prawo. Takie same ruchy kołowe lub manieżowe następują po zniszczeniu podstawy lewego płata wzrokowego. Muszą więc istnieć włókna, idące od podstawy lewego płata wzrokowego do prawego segmentu słuchowego rdzenia przedłużonego. Po operacji takiej następuje jednostronne wzmożenie napięcia mięśni szkieletu, bezpośrednio niekiedy widoczne z tego, że ryba jest stale zwinięta w kółko i nie może się wyprostować. Ryba taka, oczywiście, nie może płynąć prosto przed siebie. Ale zazwyczaj różnice napięcia mięśni po obu stronach ciała są znacznie mniejsze. Ruchy manieżowe występują wtedy tylko napedowo, a mianowicie w chwili niepokojenia zwierzęcia.

Jednostronne przecięcie rdzenia pacierzowego i przedłużonego za segmentem słuchowym nie pociąga za sobą ruchów przymusowych (2, 3). Natomiast ruchy obrotowe i manieżowe następują po uszkodzeniu mózgu przed tym segmentem, mianowicie, skoro tylko natrafimy na miejsca pośrednio lub bezpośrednio połączone z segmentem słuchowym, np. w razie jednostronnego uszkodzenia półkul mózgowych u królika lub psa. Ruchy manieżowe, następujące u tych zwierząt po zniszczeniu jednej półkuli mózgu, skierowane są u królika ku stronie zdrowej, u psa ku stronie operowanej. Wszystkie fakty dowodzą, że odnośne skrzyżowania połowiczne odbywają się w segmencie słuchowym, nigdy niżej. U człowieka, o ile wiem, nie obserwowano nigdy ruchów manieżowych, co po części zależy zapewne od pionowego chodu. Ciekawe byłoby przekonać się, czy w pewnych cierpieniach (np. ucha wewnętrznego), gdyby chorym kazano chodzić na czworakach, nie nastąpiłby czasem ruch kołowy.

Widzieliśmy już, że jest to fakt znany oddawna, że i u stawonogów przez uszkodzenie połowy zwoju nadprzetykowego *mogą* nastąpić ruchy manieżowe, nie zaś *muszą* bezwzględnie nastąpić, jak to wykazała p. Ida Hyde, a zwłaszcza Bethe (4, 5). Według autora tego te ruchy kołowe następują

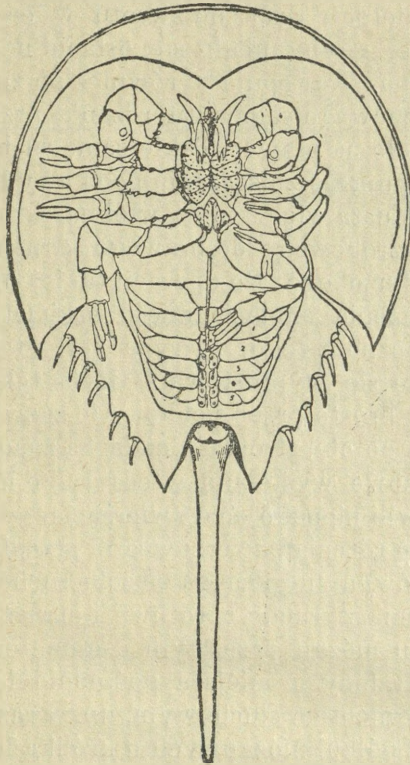


Fig. 36. Zmiany pozycji kończyn skrzyłocza po usunięciu prawej połowy mózgu po lewej stronie zginacza mają przewagę nad mięśniami wyprostnemi. Zwierzę wykonywa ruchy nerwowe w lewo. Podług miss Hyde.

u bezkręgowych wskutek bardzo rozlicznych zakłóceń napięcia mięśni. Często ulega zakłóceniu tylko napięcie mięśniowe kończyn jednej strony, a druga jest zupełnie normalna. Niekiedy zaś zdarzają się u raków skojarzone zmiany postawy kończyn po zniszczeniu połowy zwoju nadprzetykowego. Uexküll widział u głowonogów ruchy przymusowe po uszkodzeniu jednego ucha. Fig. 36 wyobraża przewagę zginaczy nóg nad mięśniami wyprostnemi w lewej połowie ciała. U zwierzęcia tego zniszczona została prawa połowa mózgu i wystąpiły ruchy manieżowe ku lewej stronie.

Dziwny użytek zrobił Steiner z ruchów manieżowych. Wyobraża on sobie, że zdolność do poruszania się prosto, przed siebie, jest specyficzną

„funkcją“ mózgu i przypuszcza, że na zasadzie tego kryterjum można będzie rozstrzygnąć, czy dany zwój zwierzęcia niższego uważać należy za mózg, czy nie. Dane fizjologii

porównawczej przemawiają przeciwko temu pogładowi. Zna-
ne są bowiem samorzutne ruchy postępowe wymoczków, nie
mających wcale układu nerwowego, a nawet organizmów ro-
ślinnych, jak pływaki wodorostów. Jest to ważna zasada
fizjologicznego rozumowania, że zjawisko, które zachodzi
ogólnie, nie może być funkcją *specyficzną* jakiegoś szczegól-
niejszego narządu, właściwego niewielu tylko postaciom.
Steiner wnet natrafił na fakt, wykazujący dobitnie całą błęd-
ność jego poglądu: żarłacz z uciętą głową żwawo pływa
w zbiorniku. Również i Schrader wykazał, że żaba, pozba-
wiona mózgu, zachowuje zdolność do samorzutnego ruchu
postępowego. Dalej utrzymywał Steiner: „Mózg określa się
przez ogólny ośrodek ruchowy w połączeniu z czynnością jed-
nego co najmniej z wyższych nerwów zmysłowych”. Okreś-
lenie to obok swej wielkiej prostoty ma jeszcze tę zaletę, że
poprzestać może na jednym tylko doświadczeniu; albowiem,
z dwu elementów, z których się definicja składa, jeden jest
zawsze dany anatomicznie. Jest nim wyższy nerw zmysło-
wy, którego obecność gwarantuje jego funkcję. Jedno jedy-
ne doświadczenie, które wykonać należy, ma dowieść, że
oprócz narządu zmysłowego istnieje jeszcze ogólny ośrodek
ruchowy. Dowód ten jest przeprowadzony wtedy, jeżeli jed-
nostronne usunięcie odnośnej części centralnej zmienia kie-
runek ruchów zwierzęcia w ten sposób, że zamiast prostoli-
nijnego, mamy ruch kołowy, znany powszechnie pod nazwą
ruchu przymusowego“ (6). Pogląd ten tak samo jest błędny
i z łatwością można go sprowadzić ad absurdum. Jednostron-
ne zniszczenie mózgu u człowieka nie pociąga za sobą żad-
nych ruchów przymusowych. Podług Steinera przeto pół-
kula mózgowa człowieka nie należą do mózgu. Po wtóre, pod-
ług Steinera, ucho musiałoby być mózgiem. Zniszczenie
ucha po jednej stronie sprowadza z wszelką pewnością u całej
szeregu zwierząt ruchy przymusowe, a obok tego nerw słu-
chowy jest wyższym nerwem zmysłowym. Zatrzymywaliśmy
się nad tym wszystkim, bo jest to typowy przykład, do cze-
go prowadzi w fizjologii igranie z pojęciami. Zadaniem na-
szym nie jest szukanie definicji słowa „mózg“, ale zbadanie
czynności układu nerwowego centralnego. Jest to sprawa

drugorzędnej wagi, jaką nadamy nazwę różnym częściom układu nerwowego centralnego.

Na zakończenie tego rozdziału zwracam uwagę na ostatnie doświadczenia Scherringtona oraz H. E. Heringa, z których zdaje się wynikać, że inercji mięśnia towarzyszy zwiótczenie jego antagonistów.

XI.

Związek wzajemny pomiędzy ustawieniem a czynnością niektórych elementów w zwojach segmentalnych.

Garrey i ja stwierdziliśmy w wykonanej wspólnie pracy, że prąd stały, przechodząc przez naczynie z wodą, zawierające kijanki *Amblystome* wywołuje szczególne zmiany w postawie tych zwierząt (1). Gdy prąd przechodzi wzdłuż ciała zwierzęcia w kierunku od głowy do ogona (fig. 37), tułów wygina

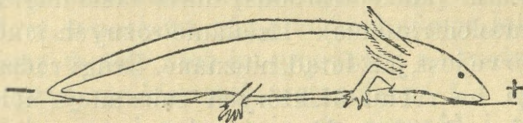


Fig. 37. Kijanka *Amblystome* pod działaniem prądu zstępującego.

się, grzbiet staje się wypukłym, a brzuch wklęsłym. Ta zmiana postawy zachodzi w ten sposób, że mięśnie strony brzusznej (zginacze kręgosłupa) przechodzą pod wpływem prądu



Fig. 38. Kijanka *Amblystome* pod działaniem prądu wstępującego.

w stan większego napięcia, niż napięcie mięśni grzbietowych, wyprostnych kręgosłupa. Natomiast, gdy prąd idzie od ogona do głowy (fig. 38), ogon i głowa unoszą się w górę. Grzbie-

towa strona staje się wklęsłą, a brzuszna wypukłą. Napięcie mięśni wyprostnych kręgosłupa staje się większe niż zginaczy. Mamy wyraźny opisthotonus. Dla otrzymania niczym niezamąconego obrazu, prąd powinien wślizgiwać się powoli. W razie wzmoczonego natężenia prądu, zmienia się także postawa nóg. Najłatwiej da się to opisać na nogach tylnych. Gdy prąd idzie od głowy do ogona, nogi tylne wyprężają się ku tyłowi (fig. 37). Zmiana postawy jest tego rodzaju, że zwierzęciu ułatwione zostaje posuwanie się naprzód w kierunku anody. Gdy prąd idzie od ogona ku głowie, tylne nogi wyprężają się ku przodowi (fig. 38), przez co ułatwione zostaje cofanie się ku anodzie.

Prąd wywiera skutek dwojaki. Przewodnictwo prądu odbywa się za pośrednictwem jonów. Gdzie tylko ruch jonów w układzie nerwowym centralnym ulega zatrzymaniu, tam następuje wzrost ich koncentracji oraz nastąpić muszą fizyczne lub chemiczne zmiany w substancjach koloidalnych. Ruch jonów może być powstrzymany przez błony półprzenikliwe na zewnętrznym krańcu neuronu, albo gdziekolwiek w jego wnętrzu. W miejscu nagromadzenia anjonów nastąpić muszą odmienne skutki (anelectrotonus) niż w razie nagromadzenia kationów (katelectrotonus). Działanie różnych jonów na elementy nerwowe jest, jak dotąd, nieznane. Drugi rodzaj wpływu prądu polega na ruchu niektórych substancji koloidalnych w jednym kierunku, a wody w przeciwnym.

Prąd zstępujący (od głowy do ogona) sprowadza u kijanek *Amblystome* napięcie zginaczy kręgosłupa, zaś prąd wstępujący napięcie mięśni wyprostnych kręgosłupa; dowodzi to, że ulegające wpływowi jonów *elementy nerwowe tych dwóch grup mięśni mają wprost przeciwne ustawienie w układzie nerwowym centralnym*. Maxwell i ja podaliśmy w naszej pracy (2) bardziej konkretny obraz tego ustawienia, ale szczegóły są tu na razie obojętne. Zaznamy tylko, że to ustawienie musi być jednakowe we wszystkich segmentach rdzenia pacierzowego. *Amblystome* bowiem, u której rdzeń przecięto w jednym lub kilku miejscach, zachowuje się wobec prądu tak samo.

Później przekonałem się, że raki rzeczne—do doświadczeń tych używałem osobników młodych i małych—zachowują się wobec prądu tak samo, jak kijanki *Amblystome*. Gdy

płaszczyzna pośrodkowa raka leży w kierunku linii prądu (w tym doświadczeniu są one wszystkie proste i równoległe do siebie), a głowa zwrócona jest do anody, zginacze tułowia kurczą się i w razie dostatecznej gęstości prądu, rak zwija się w całkowity pierścień. Grzbiet jest wypukły, brzuch wklęsły. Gdy prąd idzie od ogona do głowy, grzbiet prostuje się i mięśnie wyprostne tułowia kurczą się maksymalnie. Grzbiet nie może wygiąć się w drugą stronę, gdyż nie pozwala na to szkielet zewnętrzny raka. Tak więc, ulegające wpływowi prądu elementy ruchowe mięśni zginaczy i wyprostnych muszą mieć u raka to samo względne ustawienie, co i w ciele kręgowców. Przekonamy się zaraz, że dotyczy to nietylko mięśni zginaczy i wyprostnych tułowia, lecz że jest to zasadą całkiem ogólną.

Wspominaliśmy już, że prąd stały, przepływający w kierunku podłużnym ciała kijanki *Amblystome*, wywiera wpływ nietylko na napięcie mięśni zginaczy i wyprostnych tułowia, ale i na mięśnie kończyn. Jak to już zaznaczyliśmy pokrótce, napięcie zmienia się w ten sposób, że ułatwiony zostaje ruch zwierzęcia ku anodzie, a utrudniony ruch w kierunku katody. Np. gdy prąd idzie od głowy do ogona, nogi tylne wyprężają się ku tyłowi, a postawa nóg przednich ulega takiej zmianie, że ułatwiony zostaje ruch ku przodowi, a utrudnione cofanie się. Gdy prąd ma kierunek wstępujący — t. j. od ogona ku głowie — tylne nogi wyprężają się naprzód i postawa nóg przednich ulega odpowiedniej zmianie: zwierzę z łatwością może się cofać, lecz z trudem posuwa się naprzód. I widzimy w samej rzeczy, że zwierzęta, o ile poruszają się podczas przechodzenia prądu w pewnym określonym kierunku, czynią to zawsze ku anodzie.

Wynika stąd, że i w aparacie nerwowym ruchu postępowego istnieć musi u *Amblystome* ścisły związek pomiędzy ustawieniem rozstrzygających elementów nerwów ruchowych a ich funkcją. A mianowicie elementy nerwowe, zawiadujące ruchem zwierzęcia ku przodowi, muszą mieć względem osi podłużnej ciała położenie odwrotne od tych elementów, od których zależy cofanie się. Garrey i ja zwróciliśmy uwagę, że z doświadczeń Blasiusa i Schweizera nad węgorzami wynika, że inne kręgowce, np. młode węgorze, zachowują się podobnie

jak Amblystome. Jest to bardzo dziwne, że dotyczy to również i raków. Twierdzenie to opiera się na szeregu doświadczeń, wykonanych przeze mnie i przez Maxwell'a przeważnie na gatunku Palaemonetes (2). Rak ten używa do lokomocji 3-ej, 4-ej i 5-ej pary nóg. Przy ruchu postępowym 3-cia para ciągnie, a 5-ta pcha; 4-ta para zazwyczaj zachowuje się tak, jak 5-ta, i dla uproszczenia możemy ją pominąć. Prąd, przechodzący wzdłuż ciała zwierzęcia, w kierunku od głowy do ogona, sprowadza niebawem, jeżeli siła prądu wzrasta powoli, zmianę w pozycji nóg: w 3-ej parze przeważa napięcie zginaczy, w 5-ej mięśni wyprostnych. Zwierzę może więc z łatwością przyciągać się przy pomocy 3-ej pary, a odpychać się 5-tą parą; czyli prąd zmienia napięcie mięśni w ten sposób, że zwierzę może łatwiej posuwać się naprzód, a z trudem tylko się cofa. Może się więc z łatwością zbliżyć do anody, a z trudnością tylko lub nawet wcale nie może się zbliżyć do katody. Jeżeli natomiast puścimy prąd w odwrotnym kierunku od ogona do głowy, to 3-cia para się wypręży, a 5-ta zegnije, t. j. 3-cia para będzie mogła mocno się odpychać, a 5-ta ciągnąć. Zwierzę z łatwością się cofnie, lecz trudno mu będzie posunąć się naprzód. Widzimy więc, że i tu elementy układu nerwowego centralnego, zawiadujące ruchem postępowym, są względem osi ciała ustawione odwrotnie, niż elementy nerwowe, służące do cofania się. Ale możemy prawo to bardziej jeszcze rozwinąć. Palaemonetes nie tylko chodzi, ale też pływa bardzo dobrze, zarówno naprzód, jak w tył. Przy pływaniu naprzód odnoża pławne, do których musimy zaliczyć i pletwę ogonową ¹⁾, uderzają silnie w tył, a słabo ku przodowi; przy pływaniu w tył rzecz się ma wręcz przeciwnie. Jeżeli teraz puścimy prąd w kierunku od głowy do ogona, to odnoża pławne i ogon wyprężą się maksymalnie w tył, resp. w kierunku grzbietowym. Dowodzi to, że napięcie mięśni poruszających te narządy ku tyłowi, przewyższa napięcie antagonistów. Pod wpływem takiego prądu rak może z łatwością płynąć naprzód

¹⁾ Pletwa ogonowa zachowuje się względem prądu tak, jak brzuszne odnoża pławne, a nie jak tułów. W doświadczeniach nad galwanotropizmem należy o tym pamiętać. W pierwszej naszej publikacji i ja i Maxwell zapomnieliśmy o tym.

(ku anodzie), a z trudem tylko w tył. Przy odwrotnym kierunku prądu (od ogona ku głowie) ogon i odnoża brzuszne są bardziej naprzód zwrócone. Napięcia i ilość wyładowanej energii przeważa więc teraz w tych mięśniach, które poruszają odnoża pławne w kierunku głowy. Przeto zwierzę może z łatwością płynąć w tył, a za to z wielką trudnością lub wcale nie może płynąć naprzód. Tak więc elementy nerwowe, zawiadujące pływaniem naprzód, muszą być względem długiej osi ciała ustawione tak samo, jak elementy zawiadujące ruchem postępowym; natomiast elementy, zawiadujące pływaniem w tył, mają ustawienie odwrotne.

Dotąd nie uwzględnialiśmy, że Palaemonetes, jak wiele raków, może poruszać się w bok. Ruch ten odbywa się w ten sposób, że nogi po tej stronie, ku której zwierzę się porusza, silnie ciągną (skurcz zginaczy), a po przeciwnej stronie działają odpychająco (skurcz mięśni wyprostnych). Po przepuszczeniu prądu w poprzek ciała, dajmy na to, od prawej strony ku lewej, nogi prawej strony zegną, a lewe wyprężą się. Po prawej stronie rozwijają więc większą energję zginacze, po lewej mięśnie wyprostne. Prąd poprzeczny ułatwia zwierzęciu ruch ku anodzie w prawo, a utrudnia ruch ku katodzie w lewo. Tak więc elementy nerwowe, zawiadujące bocznym ruchem raka w prawo, muszą być względem długiej osi ciała ustawione odwrotnie, niż te, które zawiadują bocznym ruchem w lewo.

Maxwell i ja próbowaliśmy nakreślić obraz układu tych elementów, wychodząc z założenia, że są to właśnie neurony ruchowe. Nie mamy jednak żadnej racji uważać komórkę zwojową w całości za miejsce, gdzie wydzielone jony wywierają swe działanie chemiczne. Może to być jakibądź element komórki zwojowej lub włókno samo, wreszcie nie potrzeba nawet, aby część ta wyróżniała się pod względem histologicznym. Wszak chodzi tu tylko o procesy fizjologiczne i chemiczne, w których grają rolę względy innej zupełnie natury, jak względy histologiczne. Bądź co bądź, *pewną jest rzeczą, że elementy zasadnicze w układzie nerwowym centralnym, których czynność wywołuje ruchy ciała, mają w ciele pewne określone ustawienie, będące w prostym związku, jak się zdaje, z kierunkiem sprwadzonego przez nie ruchu.*

Ten przypuszczalny prosty stosunek pomiędzy ustawieniem elementów nerwowych a kierunkiem ruchów zależnych od nich nie jest dziwniejszym, niż fakty obserwowane przy drażnieniu poziomych kanałów labiryntu. Jeżeli lekko podrażnimy kanał, występują poruszenia oczu lub głowy w płaszczyźnie tego kanału. W tym przypadku mamy do czynienia z prostym stosunkiem pomiędzy ustawieniem kanału a płaszczyzną, w której porusza się narząd lub całe ciało zwierzęcia. Fakt ten jest równie tajemniczy, jak i fakty ogólniejsze, wspomniane w tym rozdziale. Skłonny jestem do przypuszczenia, że szczególniejszy stosunek, zachodzący pomiędzy półkulistym kanałem poziomym a ruchami wywołanymi przez podrażnienie tego kanału, znajduje swe wytłumaczenie w faktach opisanych w tym rozdziale. Możliwą jest rzeczą, że dośrodkowy koniec nerwu kanału poziomego wiąże się z ruchowymi elementami w opuszcze, od których zależne są ruchy odbywające się w płaszczyźnie kanału poziomego. Kiedy Flourens robił doświadczenia nad kanałami półkulistymi, znajdował uderzające podobieństwo pomiędzy skutkami zniszczenia tych kanałów a przecięciem odnoży mózdzku. Przyszedł on do wniosku, że musi istnieć jakiś związek pomiędzy kierunkiem włókien w odnożach mózdzku a ruchami zależnymi od nich. Badania jego nie są zupełnie ścisłe we wszystkich punktach, lecz myśl zasadnicza jest słuszna z pewnemi modyfikacjami.

Rozdział następnym o mózdzku da nam więcej szczegółów z jego spostrzeżeń.

W ten sposób możemy zrozumieć, dla czego jedna i ta sama podnieta optyczna lub wyobrażenie przestrzeni skierowuje oczy nasze na pewien określony punkt, zwraca tam naszą głowę, prowadzi palec, wreszcie wprawia w ruch nasze nogi tak, ażebyśmy się tam dostali. *Czynne przytym elementy układu nerwowego centralnego mają, być może, wszystkie jednakowe ustawienie; to, co nazywamy inercją, jest to proces, w którym gra rolę ustawienie tych elementów.* Warunkiem takim może być np. prąd elektryczny. Rozpatrywana tutaj kwestja fizjologii ruchów skoordynowanych wydawała mi się zawsze jedną z największych tajemnic fizjologii układu nerwowego centralnego i dla tego uważałem za stosowne wskazać tę drogę,

prowadzącą do prostego jej rozwiązania. Cały ten pogląd daje się w zupełności podporządkować segmentalnej teorii budowy układu nerwowego centralnego. Ruchy oczu, głowy, ramion, nóg zależne są co najmniej od tyluż zwojów segmentalnych. Każdy zwój ma pewne cechy wspólne ze wszystkimi innymi; do takich cech należy ustawienie i układ jego elementów (neuronów?). Jeżeli zaś przez cały szereg zwojów segmentalnych przechodzi proces tego rodzaju, że może on podrażnić w każdym zwoju tylko elementy o pewnym, określonym ustawieniu, to musi on wywołać zupełnie ten sam kierunek ruchu we wszystkich odnośnych kończynach należących do rozmaitych segmentów. W takim razie upada konieczność wynajdywania pomiędzy neuronami kunsztownych połączeń umożliwiających szereg skoordynowanych ruchów rozmaitych kończyn. Zapytają nas teraz, od czego zależy istnienie tego prostego związku pomiędzy ustawieniem ruchowych elementów nerwowych a wywoływaniem przez nie ruchem, resp. ruchem postępowym? W odpowiedzi na to wskazać musimy na prostą budowę segmentalną pierwszych zawiązków zarodkowych, która w stosunkach inerwacyjnych lepiej pozostaje zachowaną, niż w mięśniach.

Pytanie, z którym mamy tu do czynienia, jest więc ostatecznie zagadnieniem embriologii.

XII.

Doświadczenia nad mózdzkiem.

Doświadczenia nad mózdzkiem potwierdzają do pewnego stopnia spostrzeżenia opisywane w poprzednim rozdziale.

Mózdzek, jak i mózg wielki, jest to twór, na którym przejawia się wyraźnie nierównomierność wzrostu rozmaitych części układu nerwowego centralnego. I jeden i drugi uważać można za wypuklenia i przysadki segmentalnego układu nerwowego. Mózdzek łączy się z układem segmentalnym za pomocą 3 par odnoży: *crura cerebelli ad medullam oblongatam, ad pontem, ad corpora quadrigemina*. Ostatnie biegną prawie prosto naprzód, pierwsze prawie prosto w tył, a odnoża do mostu tworzą z pozostałymi kąt prosty. Jak to wykrył Magendie, a potwierdził później Flourens, uszkodzenie tych pasem, o tak charakterystycznym ustawieniu względem głównych osi ciała, sprowadza ruchy „przymusowe“, których kierunek znajduje się w prostej zależności od ustawienia odnoży przeciętych. Po przecięciu odnoży bocznych zwierzę toczy się około długiej osi ciała; po przecięciu odnoży przednich, zwierzę całą siłą rzuca się naprzód; po przecięciu odnoży do rdzenia przedłużonego, zwierzę cofa się albo zdradza skłonność do wywijania kózł w tył. „La direction des mouvements produits par la section des fibres de l'encéphale est donc toujours déterminée par la direction des ces fibres.“ (Flourens).

Flourens zwrócił uwagę na analogję tych zjawisk ze spostrzeganiami przez siebie następstwami uszkodzeń kanałów

półkulistych. Analogja ta jednak nie jest zupełnie taką, jak ją podaje Flourens. Porównywa on następstwa przecięcia mostu po jednej stronie z przecięciem kanału poziomego. Jest to niesłuszne. O ile wiem, nigdy uszkodzenie to nie pociąga za sobą ruchów obrotowych około długiej osi ciała. Natomiast zniszczenie całego ucha sprowadza zazwyczaj ruch obrotowy. Dalej, podług Flourens'a, po zniszczeniu kanałów przednich zwierzę wywija kózły naprzód, po zniszczeniu tylnych—w tył. Przypuszcza on, że nerwy 3-ch kanałów przechodzą dalej przez odpowiednie odnoża mózdzku, i że ten początek nerwów banieczkowych jest przyczyną zjawisk obserwowanych po uszkodzeniu poszczególnych kanałów półkolistych (3). Jest to jednak błędem, gdyż nerw słuchowy kończy się w rdzeniu przedłużonym. Prawdopodobnym jest wszakże, że mózdzek łączy się z temi samemi elementami ruchowemi w rdzeniu przedłużonym, z któremi wiąże się i nerw słuchowy. Mózdzek stanowiłby w takim razie w istocie swej przysadkę segmentu słuchowego. Zgadza ją się z tym wyniki doświadczeń Ferrier'a (1). Znalazł on, że drażnienie rozmaitych okolic mózdzku wywołuje skojarzone ruchy oczu, których kierunek zmienia się ze zmianą położenia elektrodów. Głowa porusza się także zgodnie z oczami. Następowaly także i ruchy kończyn, ale nie było można wywnioskować, czy były skojarzone z ruchami głowy, czy nie. Można zatem z mniejszym lub większym prawdopodobieństwem powiedzieć, że ruchy wywołane przez drażnienie mózdzku pokrewne są ruchom, wywoływanym przez drażnienie kanałów półkolistych, tylko, że podług Ferrier'a, drażnienie mózdzku bywa niekiedy bezowocne.

Przecięcia lub wycięcia w obrębie mózdzku nie naruszają w niczym funkcji czuciowych i psychicznych zwierzęcia. Tylko w dziedzinie ruchów występują szczególniejsze zaburzenia, rozmaicie opisywane przez różnych autorów. Najbardziej typowe są może ruchy w rodzaju płasawicy, wybiegające daleko poza cel. Po uszkodzeniu mózdzku psa musimy przez pewien czas po operacji, karmiąc go, przytrzymywać głowę jego w misce z pokarmem, w przeciwnym razie przy każdym wysiłku wyrzuca głowę nadmiernie daleko i nie może trafić do miski pomimo wszelkich usiłowań.

W kończynach występują podobne zaburzenia. Zwierzę zatacza się, jak pijane, i z trudnością może się utrzymać na nogach. Wszystkie te właściwości mogą ewentualnie ostatecznie wskazywać na zmniejszenie napięcia mięśni szkieletu. Umiarkowane ruchy zwierzęcia normalnego są możliwe tylko dzięki temu, że napięcie antagonistów jest zbyt wielkie, aby mogło nastąpić dalekie wyrzucenie kończyn. Gdy jednak mięśnie kręgosłupa są zwiotczałe, co zdaje się mieć miejsce u psa pozbawionego mózdzku, wtedy z łatwością każdy ruch zamierzony może wybiegać daleko poza właściwą miarę. Z licznych doświadczeń Luciani'ego wynika również, że słabość lub zwiotczenie mięśni należą do najstarszych następstw operacji mózdkowych. Przy zniszczeniu rozmaitych części mózdzku zmiany odnośne zachodzą w różnych grupach mięśniowych; przytym, jak się zdaje, występują główne typy zaburzeń, spostrzegane przez Magendi'ego po uszkodzeniu trzech par odnoży mózdzku. Flourens, przypisujący funkcje specjalne każdemu odcinkowi mózgu, twierdził, że mózdek jest to narząd koordynacji, gdyż zniszczenie mózdzku sprawadzało opisane właśnie zaburzenia. Luciani zaś wykazał, że zwierzęta, jak np. psy, pozbawione mózdzku, wykonywają na wodzie skoordynowane ruchy pławne i zdolne są do skoordynowanego chodu. Tylko wskutek słabości wszystkich lub pewnych tylko mięśni następuje niezborność ruchów, która może być jednak bardzo małą. Zatem teoria Flourens'a, że mózdek jest narządem koordynacji, jest błędna. I to pytanie, czy czasem część zaburzeń, następujących po uszkodzeniu mózdzku, nie jest w istocie swej wynikiem działania odległego na rdzeń przedłużony lub wzgórki czworacze?

Pogląd ten znajduje poparcie w fizjologii porównawczej. U ryb i żab, u których działania hamujące są słabe, można mózdek usunąć, nie wywołując żadnych zaburzeń w zachowaniu się zwierzęcia (Vulpian, Steiner). Ja sam wiele razy u żarłaczy, których mózdek jest bardzo rozwinięty, przecinałem mózdek albo usuwałem go częściowo lub w całości i nie widziałem nigdy najmniejszej zmiany w zachowaniu się zwierzęcia. Nie można i niema żadnej zasady mówić tu o pewnej, określonej „funkcji” mózdzku.

Wobec tego, cośmy tu powiedzieli, oraz ze względu na spostrzeżenia nad skutkami uszkodzeń mózgu wielkiego, o których mówić będziemy później, wspomnimy tu jeszcze o pewnej hipotezie Magendie'go. Magendie spostrzegł, że po uszkodzeniu pewnego miejsca rdzenia przedłużonego zwierzęta stale szły lub leciały w tył. Następnie spostrzegł, że uszkodzenie ciała prążkowanego sprowadza dążność do biegu naprzód. Wreszcie spostrzegł on ruchy obrotowe około długiej osi ciała po jednostronnym uszkodzeniu mostu. Wobec tego robi następującą uwagę: „Comme notre esprit a besoin de s'arrêter à certaines images, je dirai qu'il existe dans le cerveau quatre impulsions spontanées ou quatre forces, qui seraient placées aux extrémités de deux lignes, qui se couperaient à angle droit; l'une pousserait en avant, la deuxième en arrière, la troisième de droite à gauche en faisant rouler le corps, la quatrième de gauche à droite en faisant exécuter un mouvement semblable de rotation. Dans les diverses expériences, d'où je tire ces conséquences, les animaux deviennent des espèces d'automates montés pour exécuter tels ou tels mouvements et incapables d'en produire aucun autre“. Ostatnie twierdzenie idzie zbyt daleko, ale zasadnicza myśl Magendie'ego zasługuje na większą uwagę od tej, jaką ją dotąd fizjologja darzyła. Zjawiska galwanotropizmu, wzmiankowane w rozdz. XI, dowodzą zupełnie stanowczo, że u raków i kręgowców istnieje zależność wzajemna pomiędzy ustawieniem a funkcją pewnych elementów ruchowych; taką samą zależność wzajemną znajdujemy w spostrzeżeniach i wnioskach Magendie'go i Flourens'a.

Dr. Lyon wykazał, że tylko podrażnienie poziomego kanału wywołuje ruchy w płaszczyźnie kanału; drażnienie innych kanałów nie daje równie stałych rezultatów.

XIII.

Przyczynek do teorii instynktów zwierzęcych.

Rozróżnianie odruchu od instynktu jest czysto konwencjonalne. W obu przypadkach mamy do czynienia z odczynem na zewnętrzne podniety albo warunki. Mówimy o odruchu, gdy reaguje tylko oddzielny narząd lub grupa narządów; natomiast instynktem nazywamy reakcję całego zwierzęcia. W takich przypadkach reakcje zwierzęcia, chociaż nieświadome, zdają się mieć często charakter celowy. Mucha działa instynktowo, składając jajka na przedmiotach, które służyć będą za pokarm wykluwającym się gąsienicom. Instynktowemi są okresowe wędrówki zwierząt. Instynktowym wreszcie jest ukrywanie się niektórych zwierząt po szczelinach i szparach, gdzie są bezpieczne od prześladowania. Ale celowość instynktu nie może być uważaną za cechę odróżniającą go od odruchu, gdyż większość odruchów ma również charakter celowy, np. zamykanie powiek po dotknięciu łącznicy albo ścieranie kropli kwasu octowego z powierzchni skóry przez żabę z odciętą głową. Z drugiej strony, nie można powiedzieć, aby każda czynność instynktowa była celową, np. lot mola w płomieniu.

Częstokroć większa komplikacja czynności instynktowych, w porównaniu z prostym odruchem, polega na tym, że w pierwszym przypadku mamy przed sobą łańcuch odruchów, w którym pierwszy odruch stanowi jednocześnie przyczynę następnego. Dobrym tego przykładem jest przyjęcie pokarmu przez żabę. Przelatująca mucha wywołuje odruch wzro-

kowy, po którym następuje czynność chwytania. Zetknięcie muchy z błoną śluzową gardzieli wywołuje drugi odruch, a mianowicie polykanie, wprowadzające muchę do przełyku. Jeżeli prawdą jest, że instynkty należą do tej samej kategorii spraw, co i odruchy, wówczas stosunek obu do układu nerwowego centralnego musi być identyczny. Widzieliśmy, że w odruchach układ nerwowy centralny jest tylko przewodnikiem protoplazmatycznym, łączącym części obwodowe (narządy zmysłów) z mięśniami. Mniemam, że będzie można wykazać, iż to samo dotyczy i instynktów. Ażeby tego dowieść, musimy przedewszystkiem dokonać analizy instynktów. W tym celu wybierzemy przypadki proste, zależne od tropizmów.

Widzieliśmy wyżej, że u niektórych raków, jak np. u *Palaeonetes*, pod wpływem przepuszczania przez nie prądu elektrycznego występują zmiany w napięciu mięśni tego rodzaju, że ułatwia się ruch zwierzęcia ku anodzie, utrudnia zaś ruch ku katodzie. Wskutek tego wszystkie zwierzęta zbierają się ostatecznie po dość długim przepuszczaniu prądu u bieguna dodatniego. Gdyby ktoś obserwował ten fakt zbierania się, nie analizując dostatecznie działania prądu, mógłby przyjść do wniosku, że raki te posiadają instynkt udawania się do anody tak samo, jak mole mają instynkt wpadania w płomień. W istocie lot moli w płomień jest to tylko skutek pewnego rodzaju tropizmu, heljotropizmu, który tym się różni od galwanotropizmu, że promienie światła występują na miejsce krzywych prądu elektrycznego.

Czytelnikowi wiadomo zapewne, że niektóre rośliny, wystawione jedną stroną na działanie światła, np. hodowane na oknie, tak długo zginają swój wierzchołek do okna, dopóki ten nie przyjmie kierunku promieni światła. Odtąd roślina rośnie w tym kierunku. Ten związek pomiędzy ustawieniem a kierunkiem światła nazywamy heljotropizmem; mówimy o heljotropizmie dodatnim, gdy wierzchołek narządu zwraca się do światła, o ujemnym zaś, gdy odwraca się od niego. Mechanizm tego zginania się, podobnie jak w galwanotropizmie, polega na tym, że światło wywołuje procesy chemiczne, wywierające wpływ na stan skurczu tworów protoplazma-

tycznych. W przypadku prądu elektrycznego działanie chemiczne zależy od wydzielonych jonów, resp. od utworzonych przez nie związków chemicznych; zaś w przypadku heljotropizmu są to sprawy fotochemiczne w elementach powierzchniowych protoplazmatycznego tworów, wystawionego na światło. Działanie światła może być dwojakie. Albo następuje *zwiększenie* napięcia w protoplazmie lub w mięśniach, które są związane z podrażnionym elementem powierzchni, resp. które poruszają zwierzę w kierunku światła, albo *zmniejszenie* napięcia. W pierwszym wypadku roślina lub zwierzę zbliża się do źródła światła i ma heljotropizm dodatni; w drugim wypadku oddala się od światła i heljotropizm jego nazywamy ujemnym.

Warunki symetrii rośliny lub zwierzęcia mają tu szczególniejsze znaczenie. Hodujemy w pobliżu okna, dajmy na to, pień polipa, Eudendrium. Zegnije się on do okna tak samo, jak hodowana w oknie roślina o heljotropizmie dodatnim. Sprawa ta przedstawia się jak następuje:

Gdy światło pada na pień z boku, protoplazma po stronie oświetlonej kureczy się i wzrost napotyka po tej stronie opór większy, niż po stronie przeciwnej. Wskutek tego pień zgina się i staje się wklęsły od strony światła. Z chwilą jednak, gdy zgięcie dojdzie do tego stopnia, że promienie padać będą w kierunku pnia, wszystkie elementy symetryczne znajdą się pod jednakowym kątem oświetlenia; nie będzie wtedy żadnego powodu, ażeby pień miał zbaczać z tego kierunku w jakąkolwiek stronę. Rośnie więc prosto w kierunku promieni światła. Elementy ujemnie heljotropijne (np. korzenie) różnią się od elementów dodatnio heljotropijnych tym, że światło sprowadza w nich zwrotczenie protoplazmy (3). Przy oświetleniu jednostronnym wzrost napotyka od strony światła opór mniejszy niż od strony ocienionej i wierzchołek odwraca się od światła, zginając się w przeciwną stronę. Jak tylko wierzchołek przyjmie kierunek promieni i wszystkie punkty symetryczne będą się znajdować pod jednakowym kątem oświetlenia, wtedy ustaje przyczyna, która mogłaby zmusić pień do zejścia z kierunku promieni; rośnie on wtedy dalej w tym samym kierunku.

Wiadomo było od dawna, że światło wywiera na niektóre zwierzęta wpływ „nęcający“ i wskutek tego lecą one w płomieniu. Miał to być specjalny rodzaj instynktu. Mawiano, że zwierzęta te „lubią światło“, że „ciekawość pędzi je do światła“, że „światło przyciąga je“ i t. p. W szeregu prac— pierwsza wyszła w styczniu 1888 r.—wykazałem, że we wszystkich tych wypadkach mamy do czynienia po prostu z temi samemi zjawiskami, które znamy od dawna u roślin pod nazwą heljotropizmu. Można było dowieść, że heljotropizm u zwierząt zgadza się co do joty z heljotropizmem u roślin. Przypuśćmy, że światło pada na mola z boku; wtedy pod wpływem jednostronnego oświetlenia mięśnie, zwracające głowę zwierzęcia do światła, zaczną funkcjonować ze zwiększoną energją, i głowa zwierzęcia skieruje się ku światłu. Z chwilą gdy to nastąpi i płaszczyzna pośrodkowa (płaszczyzna symetrii) ciała zwierzęcia przyjmie kierunek promieni świetlnych, symetryczne punkty powierzchni ciała, zwłaszcza zaś oczy, znajdą się pod jednakowym kątem oświetlenia i nie będzie żadnego powodu, aby zwierzę zboczyć miało na prawo lub na lewo z kierunku promieni światła. Będzie się więc posuwać ku światłu. Jeżeli będzie to zwierzę, poruszające się szybko (np. mol), to wpadnie w płomienie, zanim działanie ciepła zdąży ruch ten powstrzymać. Na zwierzę poruszające się powoli będzie wywierało coraz większy wpływ gorąco, wzrastające w miarę zbliżania się do światła, jeszcze zanim zwierzę wpadnie w płomienie; pod wpływem heljotropizmu zwierzę przysunie się bardzo blisko do ognia, zatrzyma się tam pod wpływem podniesionej temperatury i cofnie się od ognia, potem zbliży się znówu i t. d. U zwierząt, tak jak u roślin, promienie bardziej łamliwe wywierają działanie mocniejsze.

Tak więc „instynkt“, który pędzi mola do światła, sprowadza się do tego samego chemicznego, czyli pośrednio mechanicznego działania światła, które zmusza łodygę rosnącej na oknie rośliny do zginania się ku światłu, które zmusza palaemonetesę do zbierania się u anody. Mol nie leci do światła przez „ciekawość“, światło go nie „przyciąga“, wpływa tylko na ustawienie jego w ten sposób, że płaszczyzna pośrodkowa ciała przyjmuje kierunek promieni, a głowa zwraca się do

źródła światła. Wskutek takiego ustawienia ruch postępowy prowadzić musi do światła.

Przechodzimy z kolei do najważniejszej kwestji w tym rozdziale, a mianowicie do oceny stosunku układu nerwowego centralnego do instynktów. Dopóki nie analizujemy zjawiska, na pierwszy rzut oka tak złożonego, jak instynkt, lecz rozpatrujemy je jako całość, może nam bardzo łatwo przyjść do głowy, że sprawy te muszą zależeć od bardzo tajemniczych warunków strukturalnych elementów nerwowych. W myśl teorii ośrodków należałoby przypuścić, że mol ma osobny ośrodek, zawiadujący wpadaniem w płomień ¹⁾, a zadaniem fizjologii mózgu byłaby wówczas sprawa lokalizacji tego ośrodka w układzie nerwowym centralnym. Ale lot mola w płomień to tylko heljotropizm dodatni, a heljotropizm dodatni zwierząt jest identyczny z heljotropizmem dodatnim roślin. Ten odczyn mola musi więc zależeć od warunków *wspólnych zwierzętom i roślinom*. Ponieważ zaś rośliny nie mają układu nerwowego centralnego, przeto, moim zdaniem, odczyny heljotropijne zwierząt nie mogą zależeć od *specyficznych* urządzeń w układzie nerwowym centralnym. Muszą one raczej zależeć od urządzeń *wspólnych* roślinom i zwierzętom. Z tego, cośmy powiedzieli powyżej, można wywnioskować bardzo łatwo, co to muszą być za właściwości: po pierwsze zwierzęta heljotropijne muszą zawierać na powierzchni swej, tak samo jak rośliny heljotropijne, *specjalną* substancję, zmieniającą się pod wpływem światła; nadto zmiany tej substancji wywoływać muszą zmiany napięcia w tkance kurczliwej. Po wtóre, zwierzęta heljotropijne muszą mieć takie same warunki symetrii, jak rośliny heljotropijne z odpowiednim jednakim rozmieszczeniem różnych pobudliwości. Te dwie grupy warunków określają w zupełności przebieg odczynu heljotro-

¹⁾ Steiner stara się rzeczywiście „wytłumaczyć” ruchy sterowe gwiazdy morskiej, przypuszczając istnienie osobnego ośrodka kierunkowego w układzie nerwowym centralnym. Nie uwzględnia on wcale tej możliwości, że podrażnienie dotykowe i urządzenia pobudliwe na obwodzie mogą być po temu zupełnie wystarczające; nerwy są w takim razie tylko przewodnikiem protoplazmatycznym pomiędzy skórą a mięśniami.

plijnego. Jakież tedy jest związek pomiędzy układem nerwowym centralnym a instynktem mola lecącego do światła, albo, jak teraz możemy powiedzieć, z jego heljotropizmem? Według mnie, rola układu nerwowego centralnego sprowadza się do tego, że zawiera on szereg zwojów segmentalnych, stanowiących połączenie protoplazmatyczne pomiędzy skórą a mięśniami. Ze zniszczeniem układu nerwowego centralnego ustają u wielu zwierząt odczyny heljotropijne, ale tylko dla tego, że przerywa się łączność pomiędzy skórą, resp. oczami podległymi działaniu światła, a mięśniami. Byłoby nonsensem szukać u mola specjalnego ośrodka nerwowego, rządzącego lotem jego w płomienie, tak samo jak błędem byłoby szukać ośrodka, zawiadującego udawaniem się raka do anody. Oba zjawiska dają się najzupełniej objaśnić na podstawie teorii segmentalnej.

2. Weźmy teraz inny instynkt, a mianowicie przyzwyczajenie, jakie ma wiele zwierząt, chowania się po szczelinach i szparach. „Instynkt” ten jest bardzo rozpowszechniony w państwie zwierzęcym. Uderza on zwłaszcza u owadów, robaków i t. p. Zazwyczaj mówimy wtedy o instynkcie samoobrony i wyobrażamy sobie, że zwierzę kryje się przed prześladowcami i nieprzyjaciołmi. Teoria ośrodków przypuszczać musi istnienie osobnego ośrodka tego instynktu. A jednak są to znów proste tylko tropizmy. Wiele jest roślin i zwierząt, które są zmuszone do ustawiania swego ciała w pewien określony sposób względem ciał twardych, z którymi się stykają. Ten rodzaj pobudliwości nazwałem stereotropizmem. Rozróżniamy stereotropizm dodatni i ujemny tak samo, jak mamy dodatni i ujemny heljotropizm. Znalazłem np., że gdy tubularia dotknie się twardego przedmiotu długością swego ciała, natychmiast polip i wierzchołek wzrostu zaginają się oddalając się od tego przedmiotu, a nasada przylega do niego i przyrasta. Polip ma stereotropizm ujemny, a nasada dodatni. Stereotropizm gra wybitną rolę w sprawach rozrodczych i organotwórczych. Skłonność wielu zwierząt do lokowania się w szparach i szczelinach nie ma nic wspólnego z „ukrywaniem się”; zależy to jedynie od dążności do stykania się z ciałami twardymi możliwie ze wszystkich stron. Dowiodłem tego np. na pewnym osobliwym gatunku motyli, *Amphipyra*,

które szybko i zwinnie biegają. Dopóki są wolne, biegają one bezustannie wkoło, aż znajdą kąt lub szparę i ulokują się w niej. Zwierzęta te umieściłem w podłużnej skrzynce, przykrytej w połowie pokrywą nieprzezroczystą, a w połowie płytą szklaną. Dno pokryte było małymi płytkami szklanymi, spoczywającymi na klockach tak wysokich, że motyl mógł zaledwie wśliznąć się pod płytkę. Motyle zbierały się nie w ciemnym kącie, gdzie mogłyby się ukryć przed okiem ewentualnych nieprzyjaciół, a pod płytkami szklanymi, gdzie ciało ich stykało się ze wszystkich stron z twardymi przedmiotami. Robiły to nawet w pełnym oświetleniu słonecznym. Odczyn ten występował również, gdy cała skrzynka znajdowała się w ciemności. Tylko podniety stereotropiczne mogły być przyczyną tego odczynu. Takie same doświadczenia można robić na robakach, np. nereidach. Gdy do naczynia z wodą morską włożymy tyle rurek szklanych, ile tam jest nereid, to z największą pewnością po pewnym przeciągu czasu w każdej rurce znajdować się będzie jeden robak. Odczyn ten występuje tak samo, gdy rurki znajdują się w pełnym oświetleniu słonecznym, od którego robaki te giną. Mamy tu przed sobą odczyn wspólny roślinom, polipom i zwierzętom posiadającym układ nerwowy centralny; a więc odczyn ten zależeć musi od warunków niemających nic wspólnego z tymże układem nerwowym centralnym. Warunki te są to zapewne sprawy chemiczne, odbywające się w skórce tych istot pod wpływem zetknięcia się z przedmiotami twardymi. Układ nerwowy centralny znowu gra tylko rolę protoplazmatycznego przewodnika podrażnienia. Byłoby zupełnym błędem przypisywać tym zwierzętom osobny ośrodek „odruchu chowania się”. Potwierdzają to doświadczenia na robakach pociętych na kawałki.

3. Teraz zajmiemy się rozbiorem niektórych bardziej złożonych instynktów. Było to dla mnie zawsze jednym z największych dziwów przyrody, że z całego szeregu gatunków samiczka składa swe jaja tylko w takich miejscach, gdzie gąsienice, wyszedszy z jajka, mogą znaleźć dla siebie stosowny pokarm. Jeżeli z pominięciem fizjologii porównawczej będziemy uzależniali te odczyny od ośrodków nerwowych wątpliwej wartości, to niedaleko zajdziemy. Natomiast na pod-

stawie fizjologii porównawczej przyjdziemy do wniosku, że są to po prostu tropizmy, dla których potrzebny jest tylko proces przewodnictwa podrażnienia, a nie jakieś tajemnicze urządzenia w układzie nerwowym centralnym. Mucha domowa składa jaja na gnijącym mięsie, serze i t. p., i substancje te stanowią pożywienie młodych gąsienic. Nieraz kładłem na oknie, obok siebie, mięso i tłuszcz tego samego zwierzęcia, ale mucha nie myliła się nigdy: kładła jajko zawsze na mięsie, a nigdy na tłuszczu. Następnie próbowałem hodować gąsienice na tłuszczu. Jak to było do przewidzenia, gąsienice na tłuszczu nie rosły i wkrótce ginęły. Na młodych gąsienicach udało się wykryć mechanizm osobliwszego instynktu ich matki. Pod wpływem pewnych substancji promieniujących z danego ciała, gąsienice ustawiają się w pewien określony sposób, tak samo, jak zwierzęta heljotropijne pod wpływem światła. *Źródło światła* zastępuje w tych doświadczeniach *ośrodek dyfuzji*, promienie światła zaś—*linje dyfuzji*, t. j. linje proste, po których rozchodzą się w otaczającym środowisku cząsteczki z ośrodka dyfuzji. Działanie chemiczne cząsteczek dyfundujących na pewne elementy skóry wywiera wpływ na napięcie mięśni tak samo, jak działanie fotochemiczne promieni świetlnych u zwierząt heljotropijnych. Ustawienie organizmu pod wpływem cząsteczek dyfundujących nazywamy chemotropizmem; mówimy o chemotropizmie dodatnim, gdy zwierzę, ustawiając swą oś symetrii w kierunku linji dyfuzji, zwraca się głową do ośrodka dyfuzji. Przy takim ustawieniu każda para symetrycznych punktów powierzchni ciała znajduje się pod jednakowym kątem względem dyfuzji. Można wykazać z łatwością, że gąsienice muchy posiadają chemotropizm dodatni względem pewnych ciał chemicznych, wytwarzanych podczas gnicia mięsa i sera, których natomiast niema np. w tłuszczu. Są to zapewne lotne związki azotowe. Pod wpływem tych substancji młode gąsienice muchy ciągną do ośrodka dyfuzji tak samo, jak mole do płomienia. Mucha samiczka ma również chemotropizm dodatni względem tych substancji i wskutek tego też ciągnie do mięsa. Jak tylko mucha siedzi na mięsie, natychmiast podniety chemiczne wywołują na drodze odruchowej składanie jajek. I to być może, że w okresie niesienia się chemotropizm do-

datni względem tych ciał jest szczególnie mocno rozwinięty. To tylko jest pewne, że ani doświadczenie, ani świadomy wybór nie grają żadnej roli w tych sprawach. Jeżeli teraz zadamy sobie pytanie, czego potrzeba dla wywołania tego odczynu, to odpowiedź brzmieć będzie jak następuje: 1) skóra zwierzęcia zawierać musi substancję, która ulega zmianie pod wpływem wspomnianych wyżej substancji lotnych, znajdujących się w gnijącym mięsie i 2) zwierzę musi mieć symetrię dwuboczną. Układ nerwowy centralny nie jest tu niczym więcej jak protoplazmatycznym mostem, przewodzącym podrażnienie od skóry do mięśni. U organizmów, u których możliwe jest przewodnictwo podrażnienia bez układu nerwowego centralnego, np. u roślin, spotykamy te same odczyny instynkty). To się zgadza z teorią segmentalną, a nie z teorią ośrodków.

4. Inny przykład instynktu zachowania gatunku znajdujemy u młodych gąsienic wielu owadów. Gąsienice *Porthesia chrysoorhoea* wykluwają się w jesieni i zimują kolonjami w gniazdach po drzewach i krzakach. Na wiosnę ciepło słoneczne wygania je z gniazd, wyłazą po gałęziach drzewa w górę, aż na sam wierzchołek, gdzie w młodych pączkach znajdują swe pierwsze pożywienie. Pożarszy je, łązą bezładnie wkoło, dopóki nie natrafią na nowe pączki lub liście, które się tymczasem rozwinęły. Oczywiście instynkt, każący gąsienicom piąć się w górę zaraz po przebudzeniu się ze snu zimowego, ratuje im życie. W przeciwnym razie te, które zeszyłyby na dół, pomarłyby z głodu. Jaka jest rola układu nerwowego centralnego w tym instynkcie?

Przekonałem się, że młode gąsienice *Porthesia*, dopóki są na czczo, zwracają się do światła, znają heljotropizm dodatni. Ten heljotropizm prowadzi je na wierzchołki gałęzi, gdzie znajdują pożywienie. W zimie są zdrętwiałe i nieruchome. Z wiosną podniesiona temperatura sprowadza w ciele ich zmiany chemiczne, pod których wpływem zwierzęta zaczynają się ruszać. Kierunek ruchu podyktowany jest przez światło. Na świeżym powietrzu, gdzie światło słoneczne pada na zwierzę ze wszystkich stron, każdy promień rozłożyć możemy na dwie części składowe: poziomą i pionową. Części składowe poziome znoszą się wzajemnie i w rezultacie pozostaje tylko

skutek wywarty przez części składowe pionowe. Wskutek heljotropizmu dodatniego zwierzęta muszą się wspinać w górę, dopóki nie osiągną wierzchołka gałęzi. Tu światło trzyma je, nie dając im zejść. Podniety chemiczne, dostarczone przez młode pączki, wywołują machinalnie ruchy pobierania pokarmu. Instykt ten, niezbędny do utrzymania życia, sprowadza się w ten sposób do heljotropizmu dodatniego; układ nerwowy centralny gra tu tylko rolę łącznika protoplazmatycznego pomiędzy skórą a tkanką kurczliwą. U roślin łącznikiem tym jest z równie dobrym skutkiem nieodróżniczkowana protoplazma.

Widzieliśmy jednak, że te same gąsienice, najadszy się, schodzą na dół, porzucając wierzchołki gałęzi. Dla czegoż światło nie zdoła zatrzymać ich na stałe na najwyższym czubku gałęzi? Z doświadczeń moich wynika, że heljotropizm dodatni tych gąsienic trwa tylko dopóty, dopóki są na czczo. Jak tylko się najedzą, tracą go. Nie jest to jedyna obserwacja tego rodzaju. Rozporządzam całym szeregiem faktów, które dowodzą, że pobudliwość zwierząt na światło zmienia się pod wpływem zmian chemicznych. Możemy sobie to wyobrazić w ten sposób, że z przyjęciem pokarmu ulegają niszczeniu substancje czułe na światło, zawarte w skórze zwierzęcia i warunkujące heljotropizm; albo też być może, że z przyjęciem pokarmów słabnie pośrednio skuteczność, resp. siła tych substancji. Instynkty te również nie polegają wcale na funkcjach określonych ośrodków o pewnej lokalizacji, lecz na rozmaitej pobudliwości tworów obwodowych i związku tych ostatnich z mięśniami; układ nerwowy centralny jest tylko przewodnikiem protoplazmatycznym.

5. Analiza tych instynktów ochronnych sprowadza je zatem do tropizmów, właściwych również roślinom; do takich samych wniosków doprowadza nas rozbiór innych instynktów, np. popędu wędrownego. Byłoby to oczywiście rzeczą o wiele ciekawszą, gdyby można było uwzględnić tu także wędrówki ptaków; ale przedmiot ten trudno bardzo poddać doświadczeniom laboratoryjnym, bez których niepodobna niemal dojść do wniosków pewnych. Zwróciłem się przeto do innej kategorii wędrówek perjodycznych, a mianowicie do perjodycznego spuszczenia się zwierząt morskich w głąb ocea-

nu. Wielka liczba zwierząt morskich zaczyna pod wieczór wznosić się pionowo ku powierzchni wód, a rano zstępuje w głąb. Jest to rzecz bardzo ciekawa, że nie zstępują one nigdy poniżej 400 metrów. Okoliczność ta wskazuje, że główną siłą poruszającą w tym zstępowaniu w głąb jest światło. Woda pochłania światło w stopniu tym większym, im grubsza jest warstwa wody. Okazało się, że na głębokości 400 metrów płytka fotograficzna już się nie zmienia. Zwierzęta pływające swobodnie na powierzchni oceanu są wszystkie obdarzone, jak to wynika z moich badań, stale lub od czasu do czasu heljotropizmem dodatnim (a częstokroć też gietropizmem ujemnym). Te, które dokonywają powyższych codziennych wędrówek w głąb, mają pewne właściwości, które zrozumiemy dopiero po bliższym wniknięciu w teorię heljotropizmu zwierzęcego. Wspominaliśmy już, że obok heljotropizmu dodatniego istnieje jeszcze ujemny. U zwierząt z heljotropizmem ujemnym płaszczyzna pośrodkowa ciała przybiera również kierunek promieni świetlnych, lecz do światła zwracają się one biegunem przeciwnym. W zachowaniu się zwierząt z heljotropizmem dodatnim i ujemnym znajdujemy następujące różnice: gdy światło pada z jednej strony na zwierzę o heljotropizmie dodatnim, wzrasta napięcie mięśni zwracających głowę do światła; natomiast u zwierzęcia z heljotropizmem ujemnym zmniejsza się napięcie tych mięśni. Wskutek tego zwierzęta z heljotropizmem ujemnym muszą się oddalać od źródła światła. Należałoby może uwzględnić tu jeszcze jedną okoliczność, mianowicie to, że światło, padając na przedni koniec zwierzęcia z heljotropizmem dodatnim, potęguje ruch ku przodowi, a u zwierząt z heljotropizmem ujemnym wywiera wpływ hamujący. Dowodziłoby to dalszej analogji pomiędzy heljotropizmem a galwanotropizmem.

Razem z Groomem robiłem doświadczenia nad larwami *Balanus perforatus*, u których znane były perjodyczne zstępowania w głąb oceanu. Jednym z wyników tych badań było, że zwierzęta te mają raz heljotropizm dodatni, a raz ujemny; zmiany te mogliśmy u nich sprowadzać dowolnie. Przy słabym świetle, zwłaszcza gazowym (które stosunkowo zawiera mało, działających heliotropijnie, promieni niebieskich) zwierzęta te stawały się i były dodatnio heljotropijnymi; natomiast

w mocniejszym świetle nabywały bardzo szybko heljotropizm ujemny. Od tej okoliczności zależało perjodyczne zstępowanie zwierząt w głębie. Rano słońce zastaje je w bliskości powierzchni oceanu, nadaje im heljotropizm ujemny i zmusza do zstępowania pionowo w dół, gdyż na otwartym morzu ma wpływ na ustawienie tylko pionowa część składowa światła dziennego. Skoro tylko zwierzęta znajdą się na głębokości 400 metrów, światło słabnie o tyle, że heljotropizm staje się dodatnim. Wobec tego rozpoczynają wędrówkę w górę, lecz na powierzchnię dostać się nie mogą, gdyż za dnia dosięgają wkrótce sfer o mocniejszym oświetleniu, a tam heljotropizm zaraz staje się ujemnym. W ten sposób oscylują one w ciągu dnia na pewnej głębokości, poniżej 400 metrów. Jak tylko zaczną się ściemniać, i natężenie światła w wodzie się zmniejszy, wznoszą się coraz wyżej wskutek swego heljotropizmu dodatniego, aby wreszcie przy słabym świetle nocy pozostać aż do rana na powierzchni wody. Ze wschodem słońca heljotropizm znów staje się ujemnym i rozpoczyna się zstępowanie w głąb. U zwierząt morskich w dzimny jeszcze inne wędrówki tego rodzaju o znacznie większym okresie, bardziej przypominające wędrówki ptaków. Podług Chuna w zatoce Neapolitańskiej niektóre postaci pozostają latem nawet w nocy na większej głębokości, nie dochodząc nigdy do powierzchni wody. Zależy to zapewne od wyższej temperatury powierzchniowych warstw wody w lecie. Znalazłem bowiem, że niektóre zwierzęta, np. larwy *Polygordius*, mają przy niskiej temperaturze heljotropizm dodatni, a przy wysokiej — ujemny.

Wspominałem już, że geotropizm też się przyczynia do tych wędrówek. Te same warunki, które sprowadzają heljotropizm ujemny, wywołują również geotropizm dodatni i vice versa. Udało mi się np. wykazać, że larwy *Polygordius* mają przy niskiej temperaturze nie tylko heljotropizm dodatni, lecz i geotropizm ujemny, a przy wysokiej temperaturze naodwrot mają heljotropizm ujemny i geotropizm dodatni. Wskutek tego geotropizmu dążą one nawet pociemku ku powierzchni, jeżeli temperatura wody morskiej jest niska. U niektórych innych form do wędrówek perjodycznych w górę i w głąb przyczyniają się zapewne okoliczności wewnętrzne

ne, na podobieństwo zjawisk niktotropizmu u roślin ¹⁾. Widzimy więc, że „instykt wędrowny”, o ile wyrazem jego są perjodyczne zstępowania i wznoszenia się zwierząt morskich, zależy od obecności na powierzchni zwierzęcia substancji czułych na światło, które wywierają jednak rozmaite działanie, zależnie od natężenia światła lub od temperatury (a może też od okoliczności zewnętrznych). Zależą one również od symetrii zwierzęcia. Układ nerwowy centralny ma ze zjawiskami temi tyle tylko wspólnego, że stanowi łącznik protoplazmatyczny pomiędzy skórą a mięśniami. U postaci niższych i u roślin, gdzie połączenie protoplazmatyczne jest bezpośrednio, widzimy te same zjawiska pomimo braku układu nerwowego centralnego. Stoi to w sprzeczności z teorią ośrodków tych instyktów; zgadza się natomiast z teorią segmentalną.

6. Mogłoby się zdawać, że wszystkie opisane powyżej stosunki dotyczą tylko zwierząt bezkręgowych. Tymczasem Goltz zrobił szczególniejsze odkrycie, które zdaje się przemawiać za tym, że i u wyższych zwierząt rzeczy stoją podobnie. Suka, urodziwszy szczenię, przegryza pępowinę, oblizuje szczeniaka, okazuje mu najwyższą czułość i nie daje obcemu go dotknąć. Te instynkty macierzyńskie są dziedziczne i nie ulega najmniejszej wątpliwości, że z aktem porodu i następującemi potym procesami zachodzą w zwierzęciu zmiany, umożliwiające te instynkty. Przedewszystkim przychodzi na myśl, że układ nerwowy centralny może być podrażniony bezpośrednio przez nerwy macicy. Goltz znalazł, że instynkty te są zupełnie rozwinięte nawet wtedy, kiedy rdzeń pacieryowy został przed poczęciem przecięty tak wysoko, że podniety wychodzące z macicy nie mogą dochodzić do mózgu (6). Prawdopodobnie niektóre substancje, wytwarzane podczas ciąży, porodu i karmienia, wywierają wpływ swoisty na charakter zwierzęcia, tak samo jak pewne trucizny, jak alkohol, tytoń, morfina działają na odczyny człowieka. Oczywiście pozostaje jeszcze możliwość udziału nerwu sympatycznego,

¹⁾ Może to dotyczyć perjodycznych wędrówek niektórych zwierząt w strefach polarnych (meduzy), u takich zwierząt zmiany ciężaru gatunkowego mogą zastępować odczyny heljotropijne.

choć wydaje się to nieprawdopodobnym po najnowszych badaniach Goltza, Ewalda i Beibberta.

7. Ograniczyliśmy uwagi nasze do najprostszych instynktów, ponieważ te najlepiej się nadają do szczegółowej analizy. Gdybyśmy chcieli wyliczyć wszystkie instynkty i poddać je rozbiorowi, musielibyśmy wtedy przedmiotowi temu poświęcić kilka tomów. Chcielibyśmy tylko zwrócić uwagę na przyczyny, dla których analiza pewnych instynktów tyle nastęrcza trudności. Jednym ze źródeł powikłań jest fakt już wzmiankowany, że zmiany w składzie krwi, spowodowane np. przez przemianę materji, mogą wpływać na zmianę pobudliwości i oddziaływania. Młoda gąsienica *Porthesia* posiada heljotropizm tylko tak długo, dopóki jest głodna; najedzona przestaje zupełnie oddziaływać na światło. U mszycy pobudliwość heljotropijna jest zależna od rozwoju skrzydeł. Formy bezskrzydłe mogą nie posiadać lub posiadać heljotropizm dodatni. Jeżeli wytworzymy skrzydła przez obniżanie temperatury lub przez wysuszanie roślin, na których żyją zwierzątka, nabierają one bardzo silnego heljotropizmu dodatniego. U mrówek heljotropizm zależy w wysokim stopniu od rozwoju płciowego. Nie spotkałem nigdy istotnego heljotropizmu u robotnic, kiedy tymczasem płciowo dojrzałe samce i samice są niewątpliwie dodatnio heljotropijne. Tam, gdzie istnieją takie czasowe zmiany pobudliwości, potrzeba specjalnych badań doświadczalnych do wytłumaczenia zjawisk instynktu.

Drugą serję trudności stanowi wpływ, jaki w wielu wypadkach wywiera na instynkty pamięć asocjacyjna. Perjodyczne opuszczanie się zwierząt morskich do głębin jest prostym przypadkiem instynktu wędrownego; natomiast wędrowki ptaków, albo lot gołębi pocztowych są już zjawiskiem bardziej złożonym skutkiem spółudziału pamięci. Wydaje się pewnym, że gołąb pocztowy odszukuje swą drogę powrotną przy pomocy pamięci wzrokowej, poznając miejscowość, z której był wyruszył. W ten sam sposób tłumaczy się wędrowanie ptaków, jeżeli to jest prawdą, że wracają one zwykle do swych dawnych gniazd. Co się tyczy ptaków, to mamy tutaj oprócz tego do czynienia z czysto wrodzonym instynktownym czynnikiem, który powoduje bezustanny niepokój ptaków w cza-

sie wędrowki. Ten niepokój, a do pewnego stopnia i kierunek ich lotu poddaje się ściśle fizjologicznej analizie. Ten czynnik pamięci komplikuje wiele instynktowych czynności u os. Miałem możność obserwowania os samotnie i jestem przekonany, że drogę do gniazda odnajdują one przy pomocy pamięci wzrokowej miejscowości, w której się gniazdo znajduje. To samo odnosi się prawdopodobnie do pszczoł, a może i do mrówek.

8. Badanie instynktów z czysto fizjologicznego punktu widzenia dostarczy nam ostatecznie podstaw dla naukowej etyki. Szczęście ludzkie opiera się na możliwości naturalnego i harmonijnego zaspokojenia instynktów ¹⁾. Jednym z najważniejszych z instynktów jest powszechnie nieuczony za takowy instynkt roboczy ²⁾. Prawnicy kryminolodzy, filozofowie wyobrażają sobie, że potrzeba zmusza człowieka do pracy. Jest to pogląd błędny. Jesteśmy instynktowo zmuszeni do pracy, podobnie jak mrówki lub pszczoły. Instynkt roboczy mógłby się stać największym źródłem szczęścia, gdyby nie nasza obecna organizacja społeczna i ekonomiczna, która pozwala tylko niewielu ludziom zadowalać ten instynkt. Robert Meyer dowodził, że osiągnięcie zamierzonego celu albo uwolnienie energii jest dla nas źródłem przyjemności. To jest powodem, dla którego zaspokojenie instynktu roboczego jest tak ważnym zjawiskiem w ekonomji życia — zarówno dla zabawy i nauki dziecka, jak i dla pracy bądź naukowej, bądź zawodowej dorosłego.

9. Nakoniec musimy obronić nasz rozbiór fizjologiczny instynktów od zarzutu zapoznawania teorii rozwoju. Innemi słowy, zarzucano nam, że instynkty tłumaczyć należy

¹⁾ Zaznaczenia godnym wydaje mi się fakt, że żyjemy wciąż pod wpływem poglądów etycznych, uważających instynkty ludzkie za niskie, a zaspokajanie ich za grzech. Albowiem tego rodzaju etyka mogła mieć wpływ dodatni na narody wschodnie, których instynkty są tamowane lub trzymane w niewoli przez skombinowane wpływy denerwującego klimatu, despotyzmu, złych warunków ekonomicznych; być również może, że etyka ta w dalszym ciągu się utrzymuje i dziś dzięki złym warunkom ekonomicznym.

²⁾ Nazwę tę biorę z książki Vexblen'a: *The Theory of the Leisure Class*, New-York, 1899.

historycznie, a nie fizjologicznie lub przyczynowo. Według nas organizmy żyjące są to niejako maszyny, i oddziaływanie ich może być tłumaczone tylko na tych samych podstawach, jakimi się posilkuje fizyka. Ostatecznym naszym celem w analizach instynktów jest zbadanie, od jakich własności chemicznych i fizycznych protoplazmy są one zależne. Fizyk niewątpliwie uważa za pożyteczne objaśnienie mechanizmu skomplikowanych maszyn przez porównanie ich z prostszymi lub starszymi maszynami tego samego rodzaju. Korzystaliśmy z tej metody w charakterze zasady heurystycznej i w tej książce, kiedyśmy dla objaśnienia form bardziej złożonych uciekali się do form prostszych. Gdybyśmy nawet posiadali prawdziwą znajomość filogenezy zamiast bajek i opowiadań, które obecnie noszą jej nazwę, nie uwolniłoby to nas od obowiązku wyjaśnienia zjawisk instynktu na podstawie fizycznych i chemicznych własności protoplazmy.

10. Na pierwszy rzut oka beznadziejnym wydaje się zadanie odszukania związku pomiędzy czynnościami instynktowymi zwierzęcia a własnością jego protoplazmy, a jednakże zadanie to nie wydaje się zbyt trudnym, jeżeli wybierzemy właściwą metodę. Metoda ta, moim zdaniem, polega na dowolnym zmienianiu instynktów zwierzęcych. Jeśli nam się to uda, będziemy wtedy mogli wykryć, w jaki sposób fizyczne własności protoplazmy mogą oddziaływać na instynkty. W jednym wypadku starałem się to uczynić. Niektóre stworzenia morskie, copepoda, larwy *Polygordius*, które uciekają od światła, mogą być zmuszone do zwracania się ku światłu w dwojaki sposób: przez obniżenie temperatury, lub przez zwiększenie koncentracji roztworu wody morskiej (wówczas komórki ciała tych zwierząt tracą część swej wody). Odwrócenie tego instynktu otrzymujemy przez podniesienie temperatury lub rozcieńczenie wody morskiej. A więc instynkty te muszą zależeć od odwracalnych zmian w protoplazmie, zależnych od utraty wody lub obniżenia temperatury. Jakie są te zmiany? — to objaśnić może tylko dalsze badanie. Posiadamy inne przykłady, gdzie obniżenie temperatury wywiera ten sam wpływ fizjologiczny, co utrata wody. Mszyce istnieją w dwóch postaciach: skrzydlatej i bezskrzy-

dalej. Możemy w każdej chwili wywołać rozwój skrzydeł u postaci bezskrzydłej przez obniżenie temperatury lub przez wysuszenie rośliny, na której żyje zwierzątko, przyczem zmniejsza się ilość wody w jego komórkach ¹⁾.

¹⁾ Wielokrotnie znajdowałem, że te same warunki, które wpływają na rozwój i na organizację, wpływają również i na instynkty. Wskazuje to na istnienie wspólnej podstawy dla obu kategorii zjawisk. Tą podstawą wspólną jest fizyczny i chemiczny charakter tej mieszaniny składników, którą nazywamy protoplazmą.

XIV.

Układ nerwowy centralny i dziedziczność.

1. Pytanie, jaki jest stosunek układu nerwowego centralnego do dziedziczności, ma niezmiernie doniosłe znaczenie dla zagadnień wychowawczych. Gdyby spełnianie pewnej czynności przez dane pokolenie przekazywało potomstwu wrodzone usposobienie do niej, to w takim razie w sprawie poprawy rodzaju ludzkiego mielibyśmy przed sobą szerokie i żyzne pole działania. Dla rozstrzygnięcia tej kwestji przede wszystkim zwrócić się musimy do takich właściwości, których dziedziczenie jest faktem niezbitym, a mianowicie do kształtu ciała i instynktów. Analiza instynktów, przeprowadzona w rozdziale poprzednim, pozwala nam odpowiedzieć na pytanie, w jaki sposób mogą się one przenosić za pośrednictwem jajka. Wszystkie właściwości dziedziczne, kształtu ciała, instynktów i odruchów muszą się przenosić za pośrednictwem komórek płciowych. Następuje tu trudność następująca: jakim sposobem komórka płciowa, składająca się wyłącznie z masy płynnej z zawartymi w niej cząstkami stałymi, może być nosicielem tak na pozór złożonych warunków, jak rozwijający się z niej kształt ciała, instynkty i odruchy. Możliwe są dwie alternatywy: albo pozorna prostota budowy jajka jest tylko złudzeniem, w rzeczywistości zaś jajko ma niewidoczną, skomplikowaną budowę, nie ustępującą w tym względzie rozwiniętemu zwierzęciu; albo całość kształtu tego, co nazywamy kształtem i instynktami zwierzęcia dorosłego, jest tylko wynikiem ostatecznym elementów

prostych, które jajko zupełnie dobrze przekazywać może, nawet nie mając budowy skomplikowanej. Dokonany przez nas w rozdziale poprzednim rozbiór mechanizmu instynktów wykazuje, że to ostatnie ma miejsce. Weźmy np. instynkty, polegające na heljotropizmie, np. lot mola do światła. Instynkt ten określa się w zupełności: 1) obecnością substancji czułej na światło na powierzchni ciała zwierzęcia, 2) symetrią ciała. Do przekazania substancji czułej na światło zbyteczna jest wszelka tajemniczo skomplikowana struktura; tak samo jest ona niepotrzebna do przekazywania warunków symetrii ciała.

Z dziedziczeniem kształtu ciała rzecz w zasadzie ma się tak samo. Jajko nie jest nosicielem kształtu zwierzęcia dorosłego, lecz zawiera pewne substancje chemiczne, zwłaszcza fermenty. Zależnie od ich konfiguracji stereochemicznej, produkty asymilacji, a z nimi materiały, z którego się ciało składa, wypadają rozmaicie. Sprawa rozwoju polega nietylko na morfologicznym, lecz przedewszystkim na chemicznym różniczkowaniu; z pierwotnego materiału surowego powstają coraz dalsze kombinacje ciał. Z każdym dalszym różniczkowaniem produktów przemiany materji może się łączyć i częstokroć łączy się różniczkowanie kształtu. Pogląd ten, wypowiedziany również przez Sachsa, uzasadniłem i rozwinąłem bliżej w całym szeregu prac; zgadzają się z nim w zupełności wyniki morfologii doświadczalnej. Przytoczę tu jedno tylko doświadczenie. Jajku jeża morskiego (Arbacia) można nadać kształt kuli podwójnej; wtedy z każdej połowy rozwinie się później zwierzę całkowite. Wszystko jedno, czy zdwojenie wywołamy na jajku świeżo zapłodnionym, czy później, gdy bruzdkowanie dosięgło już okresu 16 lub 32 komórek. Fakty te tylko wtedy zrozumieć można, gdy jajko uważa się li tylko za nosiciela pewnych substancji chemicznych, bez wszelkich tajemniczych zróżniczkowań morfologicznych, tak złożonych jak w zwierzęciu dorosłym; w świetle tego poglądu proces rozwoju jest tylko wynikiem lub zjawiskiem towarzyszącym odpowiednim przemianom chemicznym. Niech mi tu wolno będzie zauważyć, że do takiego samego poglądu doprowadzają nas zjawiska heteromorfozy, polegające na przemianie, resp. zastąpieniu, pod wpływem określonych warunków zewnętrznych, jednego narządu przez

inny, morfologicznie różny. Można by przytoczyć i inne jeszcze fakty, przemawiające na korzyść tego poglądu.

2. Tornier zbudował teorię dziedziczenia cech nabytych za pośrednictwem układu nerwowego centralnego. Podług teorii tej, każdej zmianie, zachodzącej w organizmie, towarzyszy odpowiednia zmiana w układzie nerwowym centralnym. Zmiany, zachodzące w układzie nerwowym centralnym, sprowadzają odpowiednią zmianę w jajku. Podług teorii tej musi zachodzić taki sam ścisły związek pomiędzy układem nerwowym centralnym a sprawami morfogenetycznymi, jak to ma miejsce pomiędzy układem nerwowym a funkcjami czuciowymi i ruchowymi. Z łatwością można jednak wykazać, że przypuszczenie Torniera idzie o wiele za daleko. Larwa *Amblystoma*, przekształcając się w zwierzę płciowo dojrzałe, traci jeden organ w okolicy głowy — skrzela, i drugi w okolicy ogona — grzebień. Oba te narządy znikają jednocześnie. Pewnej liczbie zwierząt przecięciem rdzeń w okolicy pasa barkowego. Części ciała, znajdujące się po obu stronach przecięcia, zachowywały się pod względem ruchowym i czuciowym jak dwa zwierzęta oddzielne. Gdyby sprawy morfogenetyczne były tak ściśle związane z układem nerwowym centralnym, jak funkcje czuciowe i ruchowe, — a tego żąda teoria Torniera — w takim razie skrzela i grzebień ogonowy po operacji nie powinnyby już zanikać spóźnie, ale w różnych czasach, jak u dwóch rozmaitych zwierząt. *Tymczasem u wszystkich operowanych zwierząt bez wyjątku zanik narządów głowy i ogona następował jednocześnie* (1). pomiędzy zwierzętami operowanymi były takie, u których przemiana następowała w kilka dni po operacji, obok innych, u których mijał dłuższy przeciąg czasu. Nie ulega zatem najmniejszej wątpliwości, że związek, jaki zachodzi pomiędzy funkcjami morfogenetycznymi a układem nerwowym centralnym, jest o wiele luźniejszy od tego, jaki łączy ten narząd z funkcjami czuciowymi i ruchowymi.

Skłonny jestem przypuszczać, że spóczesny zanik skrzeli i ogona zależy od pewnych zmian zachodzących we krwi, np. od zjawienia się pewnych fermentów, a także od zmian w ilości czerwonych ciałek krwi i t. p. Twierdzono, że w tym doświadczeniu układ sympatyczny był łącznikiem

pomiędzy obu połowami zwierzęcia. Układ sympatyczny był zawsze używany jako most łączący przekonanie z góry powzięte z faktami. Jestem prawie pewny, że ostatecznie u pewnej liczby moich *Amblystoma* nerw sympatyczny był przecięty; ponieważ nie zwracałem na to uwagi, nie mogę tego twierdzić z pewnością. Powszechnie przyjęte było mniemanie, że wydzielnicza czynność gruczołów mlecznych podczas i po ciąży zależy od podrażnień nerwowych zakończeń w macicy. Goltz przeciął rdzeń w okolicy piersiowej u suki, która następnie zaszła w ciążę i powiła szczenięta. Gruczoły mleczne zarówno powyżej, jak poniżej przecięcia, wydzielały mleko w równej mierze. Goltz wyprowadził z tego wniosek, że wydzielanie nie zależy od wpływów nerwowych. Jak było do przewidzenia, ci, którzy usiłują wytłumaczyć wszystko wszechwładztwem układu nerwowego centralnego, starali się wykazać, że nerw sympatyczny łączył w tym wypadku obie połowy przeciętego rdzenia. Ostatnio Ribbert zrobił doświadczenie, które, jeżeli jest ściśle, wykazuje zbyteczność wszystkich tych tajemniczych wpływów układu sympatycznego. Mianowicie: przeszczepił on gruczoł mleczny na ucho świnki morskiej. Gdy świnka morska zaszła w ciążę, gruczoł na uchu zaczął wydzielać mleko; jasną jest, tedy rzeczą, że zmiana we krwi lub w limfie może być przyczyną wydzielania gruczołów mlecznych podczas ciąży. Możliwe, że sprawa ta zależy od niektórych fermentów.

Schaper dołączył jeszcze jedno nowe doświadczenie, przemawiające za niezależnością rozwoju morfogenetycznego od układu nerwowego centralnego. Kijankom żabim, długości 6 mm., wycinał mózg i rdzeń przedłużony. U zwierząt zabitych w tydzień potym rdzeń pacierzowy zdawał się być w stanie zaniku. Pomimo to w ciągu tego tygodnia gojenie się rany, wzrost i rozwój zwierzęcia postępowały zwykłym trybem (2). Zresztą wyniki te nie powinny nas zbytnio dziwić wobec tego, że u każdego zwierzęcia pierwsze sprawy rozwojowe wyprzedzają utworzenie układu nerwowego centralnego. Doświadczenia te przekonywają nas jednak najzupełniej, że sprawy rozwojowe i organotwórcze są mniej ściśle związane z układem nerwowym centralnym, niż procesy czuciowe i ruchowe. Nie możemy przeto zdecydować się

na przypuszczenie, żeby każde wrażenie, któremu ulega układ nerwowy centralny, odbijało się na jajku, z którym w dodatku niema bezpośredniej komunikacji nerwowej.

3. A teraz, jak to wszystko pogodzić z poglądem, że dziedziczne są właśnie choroby umysłowe, w których dotknięty jest układ nerwowy centralny? Bardzo być może, że te choroby umysłowe, które przekazują się drogą dziedziczności, są to w gruncie rzeczy choroby chemiczne, spowodowane przez trucizny, wytwarzane w organizmie (3). Jak pewne ciała, np. alkohole, haszysz i inne środki odurzające sprowadzają przemijające cierpienia umysłowe, tak samo bredzenie gorączkowe i niektóre inne choroby umysłowe zawdzięczać mogą swój początek truciznom wytwarzanym w organizmie. Jest to bardzo prawdopodobne, że trucizny te wytwarzane bywają przez organizm i w normalnych warunkach. Potrzeba tylko, aby w przypadku choroby nerwowej organizm wytwarzał je w ilości nieco większej niż zwykle, lub też aby rozpad ich odbywał się w nieco zwolnionym tempie. Nie potrzeba wcale, aby te trucizny hipotetyczne warunkujące choroby umysłowe, były wytwarzane w układzie nerwowym centralnym. Mogą one powstawać w jakimś bądź innym narządzie ciała. Trzeba tylko, ażeby wywierały wpływ na układ nerwowy centralny, innymi słowy — muszą to być trucizny nerwowe.

Pogląd ten doskonale ilustrują skutki, jakie wywiera na duchowy i cielesny rozwój dziecka zniszczenie gruczołu tarczowego. Jak wiadomo, zwyrodnieniu tego gruczołu towarzyszy powstrzymanie wzrostu i duchowego rozwoju dziecka. Zniszczenie gruczołu tarczowego może pociągnąć za sobą idjotyzm. Przekonano się, że w tych wypadkach można osiągnąć poprawę, a nawet wyzdrowienie przez podawanie wewnątrz zdrowej substancji gruczołu tarczowego zwierząt. Bauman znalazł, że gruczoł tarczowy zawiera pierwiastek nie spotykany w żadnym innym narządzie ciała, a mianowicie jod. Jest to więc bardzo możliwe, że w chorobach umysłowych dziedzicznych mamy do czynienia z chorobami chemicznymi. Wtedy komórki zarodkowe mogą podlegać również wpływowi trucizn, krążących we krwi.

4. Tak więc odrzucamy bezpośrednią zależność zarodka od układu nerwowego centralnego i stajemy na gruncie chemicznej teorii dziedziczności, pozostaje jednak możliwość pośredniego wpływu układu nerwowego centralnego na dziedziczność, a mianowicie na drodze zależności chemizmu ciała od układu nerwowego centralnego. Jako przykład chemicznego wpływu nerwów przytaczana bywa ta okoliczność, że drażnienie pewnych nerwów gruczołowych pociąga za sobą wydzielanie. Mathews wykazał jednak, że tam, gdzie drażnienie nerwu sympatycznego wywołuje wydzielanie, gruczoły zawierają włókna mięsne, kurczące się pod wpływem podrażnienia i przez to wypychające mechanicznie płyn z przewodów gruczołowych (4). Z wydzielaniem, spowodowanym przez drażnienie struny bębnekowej, rzecz ma się inaczej; ale możliwe jest, że i tu wydzielanie jest tylko pośrednim skutkiem podrażnienia. Istnieją natomiast, jak się zdaje, inne przykłady chemicznego wpływu nerwów. Fakt, że liszaj opasujący rozwija się wzdłuż przebiegu nerwów, nasuwa nam na myśl przypuszczenie, że cierpienie to zależy od anormalnych spraw chemicznych, w których odgrywa pewną rolę czynność nerwów. Wiemy, że w przypadku wścieklizny drobnoustroje rozszerzają się w organizmie wzdłuż nerwów. Goltz znalazł, że po przecięciu rdzenia pacierzowego powstają na skórze, poniżej miejsca przecięcia, owrzodzenia i ropnie tak symetrycznie, że niepodobna kłaść je wyłącznie na karb uszkodzeń zewnętrznych. Trwają one tylko przez tydzień po operacji i znikają potym (5). Przyczyny tych zjawisk szukać można w anormalnych sprawach chemicznych, spowodowanych pośrednio przez nerwy naczynioruchowe, ile że sprawy te mogą zależeć od zaburzeń w dowozie tlenu i t. p. Niekiedy zaburzenia te nie następują po operacji. Lekarzowi dobrze są znane odleżyny w następstwie uszkodzeń rdzenia pacierzowego. Dla teorii tych spraw szczególnie ciekawy jest następujący fakt, znaleziony przez Goltza i Ewalda. Po przecięciu rdzenia pacierzowego, owrzodzenia na skórze występują u zwierząt w bardzo wysokim stopniu. Gdy potym operowali rdzeń po raz drugi poniżej pierwszego przecięcia, zaburzenia były o wiele mniejsze lub nie występowały wcale. Tak więc od-

cięcie pewnej części rdzenia od mózgu pociąga za sobą daleko cięższe następstwa, niż odcięcie go od samego tylko rdzenia.

Do tej kategorii pośrednich chemicznych wpływów nerwowych zaliczyć można także zapalenie rogówki podczas porażenia nerwu trójdzielnego. Po przecięciu nerwu trójdzielnego rozwija się po tej samej stronie zapalenie rogówki. Zapalenie oczywiście wywołują bakterje; ale ta okoliczność, że bakterje rozwijają swą działalność właśnie na rogówce, której nerw czuciowy został przecięty, może mieć dwojaką przyczynę: albo skutek znieczulenia rogówki zwierzę nie zwraca uwagi na ciała obce, wpadające do oka, albo skutek przecięcia nerwu zachodzą w rogówce zmiany, sprzyjające powstaniu zapalenia. Prawdopodobnie to ostatnie ma miejsce, jeżeli ma słuszość Gaule, który już w 10 minut po przecięciu nerwu trójdzielnego znajdował zmiany histologiczne w rogówce (6). W takim razie sprawa cała musiałaby polegać tylko na zmniejszeniu odporności, czyli właściwie własności chemicznych tkanek wskutek uszkodzenia nerwu.

Do nerwów troficznych nie potrzebujemy się wcale uciekać. Jeżeli prawdą jest, że każdy wpływ, jaki wywiera podrażnienie nerwowe na daną tkankę, jest natury chemicznej, to wszystkie nerwy są do pewnego stopnia troficzne; byłoby zupełnym błędem mniemać, że jedne nerwy służą wyłącznie do funkcji troficznych, inne do czuciowych, a jeszcze inne do ruchowych. Nerwów specjalnie troficznych nie ma, ale możliwe jest, że niektóre nerwy są w stanie wywołać pośrednio tak głębokie zmiany chemiczne (przez zaburzenia w krążeniu i zmniejszenie dowozu tlenu), że następują zmiany morfologiczne w tkankach.

Jeżeli tak jest w istocie, to bynajmniej nie jest to niepodobieństwem, ażeby wpływ układu nerwowego centralnego nie dosięgał pośrednio nawet komórek płciowych; pod wpływem czynności nerwów (resp. zaburzeń krążenia) mogą się wytwarzać substancje, modyfikujące chemicznie komórki płciowe, zawarte w jądrach i jajnikach. Można sobie bardzo dobrze wystawić, że potężna czynność mózgu jednego pokolenia pociągać może za sobą wytworzenie substancji chemicznych, wywierających wpływ na komórki płciowe.

Trudno jednak zrozumieć, dla czego wpływ ten miał wypaść właśnie w tym sensie, ażeby potomstwo zrodzone z tych komórek płciowych było obdarzone potężniejszą umysłowością. Umysłowość bowiem jest to coś, co nie jest proporcjonalne do przemian chemicznych, jak praca mięśniowa; wszystko polega tu tylko na właściwej kombinacji wyobrażeń. W mózgu głupca i gienjusza zachodzić mogą te same przemiany materji. Różnica polega na tym tylko, że głupiec nie zwraca uwagi na cenne kojarzenie wyobrażeń, a gienjusz je zatrzymuje. W ostatniej instancji tu też rozstrzygają może warunki chemiczne. Przychodzimy więc do wniosku, że przekazywanie własności dziedzicznych przez jajko możliwe jest tylko pod postacią przekazywania specyficznych substancji chemicznych, oraz że układ nerwowy centralny może wywierać wpływ na dziedziczność tylko w tym razie, jeżeli może wywołać w jajku wytworzenie specyficznych substancji (przez wpływ na przemianę materji). Oczywiście trzeba dopiero dowieść, że układ nerwowy centralny wogóle wpływ taki wywiera. Na razie więc nie mamy żadnego prawa twierdzić, że pewna czynność, wykonywana przez jedno pokolenie, może spowodować dziedziczne spotęgowanie w tym samym kierunku zdolności i skłonności w pokoleniu następnym. Na dowód, że tak być może, H. Spencer przytacza tę okoliczność, że kręgi dotykowe najmniejsze są na końcu języka. Podług niego pochodzi to stąd, że ludzie przywykli od niepamiętnych czasów badać i dotykać końcem języka szpary pomiędzy zębami; przez to nastąpił dziedziczny wzrost liczby zakończeń nerwowych na końcu języka. Spencer zapomniał, że na końcu nosa kręgi dotykowe dosięgają też względnego minimum; a jednak organ ten z pewnością nie był używany od niepamiętnych czasów do rozpoznawania dotykiem ani szpar pomiędzy zębami, ani jakichbądź luk innych ¹⁾. Względna liczba zakończeń nerwowych, lub lepiej

¹⁾ Spencer i Weismann polemizowali przed kilku laty na temat dziedziczenia cech nabytych. Z tego, że zbijamy tu jeden z argumentów Spencera, nie wynika, abyśmy się pisali na wszystko, co mówi Weismann. Poglądy W. opierają się również na błędnych za-

względna wielkość kręgów dotykowych na końcu języka i nosa zależy daleko prawdopodobniej od stosunkowo małego promienia krzywizny, resp. od stosunkowo małego rozwoju powierzchni na końcu tych narządów.

łożeniach. Przypuszcza on w jajku istnienie tajemniczej struktury, która co do stopnia komplikacji odpowiada mniej więcej dorosłemu organizmowi mającemu się rozwinąć z jajka. Weismann wpadł w błąd ten, bo zapomniał, że zjawiska złożone mogą być następstwem kombinacji pierwiastków prostych, dla dziedziczności zaś wystarcza, żeby jajko przekazywało tylko te ostatnie. Tylko fizyko-chemiczna analiza zjawisk życiowych może nas uchronić od takich błędów. Analiza taka nie jest przeprowadzona konsenkwentnie i dość daleko ani u Spencera, ani u Weismanna.

XV.

Rozpowszechnienie pamięci asocjacyjnej w państwie zwierzęcym.

1. Najważniejszym zagadnieniem w fizjologii układu nerwowego centralnego jest zbadanie mechanizmów, powodujących powstawanie t. zw. zjawisk psychicznych. Pojawiają się one jako funkcje pewnego elementarnego procesu, a mianowicie czynności pamięci asocjacyjnej. Pod tym słowem rozumiem dwie następujące właściwości naszego układu nerwowego centralnego. 1) Proces zachodzący w nim pozostawia wrażenie, czyli ślad, dzięki czemu może on być odtworzony w innych warunkach, niż te, w których powstał. Tę właściwość mają i niektóre maszyny, np. fonograf. Oczywiście nie możemy twierdzić, że ślady procesów w układzie nerwowym centralnym są analogiczne ze śladami w fonografie. 2) *Drugą* właściwością jest to, że dwa procesy, które zachodzą społecznie lub w szybkim po sobie następstwie, pozostawiają ślady zlewające się ze sobą tak, że jeżeli później jeden z dwu procesów zostanie powtórzony, drugi powtórzy się tak samo. Zapach róży wywołuje w naszej pamięci jej obraz wzrokowy, a co więcej, wywołać może wspomnienia scen i osób, które były obecne, gdy obraz ten po raz pierwszy silnie na nas wywarł wrażenie. Pod pojęciem pamięci asocjacyjnej rozumiemy tedy mechanizm, dzięki któremu podnieta sprowadza nietylko wynik odpowiedni istocie samej podniety i specyficznej budowie pobudzonego narządu; oprócz tego wywołuje także następstwa właściwe innym pod

nietom, zależne od przyczyn, które poprzednio działały na organizm spólcześnie lub prawie spólcześnie z danym bodźcem

A więc główne zadanie fizjologii mózgu brzmi: jaki jest charakter fizyczny mechanizmu pamięci asocjacyjnej? Jakśmy to już byli powiedzieli w pierwszym rozdziale, odpowiedź na to pytanie da nam prawdopodobnie chemja fizyczna.

Moim zdaniem można wykazać, że to, co metafizycy nazywają świadomością, jest zjawiskiem zależnym od mechanizmu pamięci asocjacyjnej. Mach wykazał, że świadomość samego siebie, czyli swego „ja“, jest po prostu omówieniem faktu, że niektóre składniki pamięci występują stale, a przynajmniej częściej od innych. Kompleks tych pierwiastków pamięci stanowi nasze „ja“, względnie „dusza“ albo „osobowość“ metafizyków. Do pewnego stopnia możemy wyliczyć te składniki. Będzie to obraz wzrokowy ciała w granicach pola widzenia, niektóre czucia dotykowe, powtarzające się bardzo często, dźwięk naszego własnego głosu, niektóre troski i kłopoty, pewne uczucia zadowolenia lub niezadowolenia, zależne od temperamentu, stanu zdrowia i t. p.

Całokształt wszystkich składników pamięci, stanowiących kompleks „ja“ u rozmaitych osób, wykazuje, że świadomość siebie samego nie jest jednostką stałą; przeciwnie, jak utrzymuje Mach, jest to sztuczny zbiór tych składników pamięci, które postrzegamy najczęściej. Rozumie się samo przez się, że zbiór ten podlega znacznym wahaniom u jednej i tej samej osoby w różnych okresach jej życia.

Jeżeli mówimy o utracie lub przerwaniu świadomości, mamy na myśli utratę lub przerwę w czynności pamięci asocjacyjnej. W omdleniu, spowodowanym bezpośrednio przez brak tlenu lub pośrednio przez zaburzenia w krwioobieg, czynność pamięci asocjacyjnej ustaje. Stwierdzone to zostało przez Specka w doświadczeniach nad działaniem niskiego ciśnienia tlenu. Autor, wdychając powietrze w mniejszej zawartości tlenu niż 8%, wpadał prędko w omdlenie. Doświadczenia polegały na liczeniu oddechów. Przed zemdleniem, mylił się w rachunku i zapominał, co się stało. Kiedy się pojawiały pomyłki w rachunku, wiedział, że czas przerwać doświadczenie. Kiedy utrata świadomości spowodowa-

na zostaje przez działanie narkotyków lub środków znieczulających, mamy znowu do czynienia z przerwą w działalności pamięci asocjacyjnej. To samo ma miejsce w przypadku snu. Metafizycy mówią o świadomych uczuciach i świadomej woli. Można dowieść, że wola jest tylko funkcją mechanizmu pamięci asocjacyjnej. Mówimy o świadomym akcie woli, kiedy idea ostatecznego wyniku kompleksu czuć zjawia się wcześniej, zanim nastąpi lub ustanie ruch stosowny. W akcie woli zachodzą trzy zjawiska: pierwsze jest to pewnego rodzaju inercja, spowodowana pośrednio lub bezpośrednio przez podniecie zewnętrzną. Ten proces inercji sprowadza skutek dwojaki: jeden—to czynność pamięci asocjacyjnej, wywołująca uczucia, które powstawały w wypadkach poprzednich, towarzyszyły lub następowały po takiej samej inercji. Drugi skutek, to skoordynowana czynność mięśni. Zdarzyć się może w takich przypadkach, że czas reakcji dla efektu pamięciowego inercji jest krótszy, niż dla efektu mięśniowego. Jeżeli jakiś proces wewnętrzny pobudza nas do otwarcia okna, czynność pamięci asocjacyjnej wywołuje wyobrażenie czuć, które nastąpią po otwarciu okna lub spólcześnie z tym ale jeszcze zanim nastąpi istotnie sam akt otwarcia. Ponieważ nie postrzegamy tego wszystkiego, tak samo jak nie postrzegamy odwróconego charakteru obrazu na siatkówce, przeto przyjmujemy efekt pamięciowy inercji za przyczynę efektu mięśniowego. Wspólna przyczyna obu efektów, a mianowicie proces inercyjny, wymyka się z pod naszej bezpośredniej obserwacji, ponieważ zmysły jej nie postrzegają. Wola metafizyków jest zatem oczywistą pozostałością złudzenia, spowodowanego przez konieczną niedokładność naszej samoobserwacji. Pogląd ten zgodny jest z tym, co mówi Münsterberg i James. Sądzę że mamy prawo zastąpić „świadomość“ w znaczeniu używanym przez metafizyków przez czynność pamięci asocjacyjnej.

Mówiliśmy o pamięci kojarzącej, gdyż wyraz „pamięć“ bywa niekiedy stosowany w nauce w sensie zupełnie innym, a mianowicie dla oznaczenia jakichbądź działań następczych warunków zewnętrznych. Nazywamy to czasem pamięcią, gdy roślina, hodowana pod zwrotnikami, nie tak dobrze znosi niską temperaturę, jak inna roślina tego samego gatunku,

hodowana na północy. Wprawdzie jest to przykład wpływu warunków dawniejszych na sposób reagowania rośliny, ale proces ten różni się od tego, co nazwalimy pamięcią asocjacyjną brakiem właściwego kojarzenia: dana podnieta nie sprowadza obok swych własnych skutków jeszcze skutków innych zupełnie odmiennych podniet, które poprzednio kiedyś wywierały swe działanie jednocześnie z nią.

Mniejsza odporność rośliny hodowanej w klimacie podzwrotnikowym na wpływ niskiej temperatury polega prawdopodobnie na nieznacznych różnicach chemicznych pomiędzy rośliną podzwrotnikową a północną tego samego gatunku. Do tej samej kategorii zbytniego rozciągania pojęcia „pamięci“ należy przykład następujący: wiele moli śpi w dzień i budzi się na wieczór, gdy się ściemni. Ale jeżeli będziemy je trzymali całymi dniami nieustannie w ciemnym pokoju, to pomimo tego (z początku przynajmniej) będą spały tylko w dzień, a budzić się będą na wieczór. Podobny objaw spostrzegamy w pierwszych dniach, gdy rośliny hodujemy w ciemnym pokoju. Możnaby powiedzieć, że motyl i roślina pamiętają różnicę pomiędzy dniem a nocą. Prawdopodobnie jednak cała sprawa polega na tym, że odpowiednio do zmian perjodycznych dnia i nocy, zachodzą zmiany wewnętrzne w organizmie, których okresowość trwa nadal wtedy jeszcze, gdy zwierzę nieustannie pozostaje w ciemności (2).

Kwestja rozpowszechnienia świadomości w państwie zwierzęcym sprowadza się więc do probierza, dającego się określić obiektywnie, a mianowicie do kwestji rozpowszechnienia pamięci asocjacyjnej.

Jak możemy określić, czy dane zwierzę posiada mechanizm konieczny dla pamięci asocjacyjnej? Kryterjum istnienia pamięci asocjacyjnej stanowić musi podstawę dla budowy przyszłej psychologii porównawczej. Wymagać ona będzie więcej spostrzeżeń, niż ich posiadamy obecnie, dla stworzenia stanowczych kryterjów. Obecnie możemy tylko powiedzieć, że jeżeli zwierzę może się czegoś nauczyć, jeżeli może być wdrożone do oddziaływania w pożądanym kierunku na pewne bodźce (znaki), wówczas musi posiadać pamięć asocjacyjną.

Jedynym błędem w tym kryterjum jest fakt, że zwierzę może posiadać zdolność pamięci i kojarzenia, a jednak może nie poddawać się naszym usiłowaniom wychowawczym. W tym razie potrzeba będzie innych doświadczeń, któreby stwierdzić mogły, że zwierzę pamięta i kojarzy. Możemy więc wnosić, że zwierzę ma pamięć asocjacyjną, kiedy odpowiada na wołanie, np. na imię swoje lub na inny jaki dźwięk, przywołujący je na miejsce, gdzie zwykle pokarm swój dostaje. Bodziec wzrokowy obrazu miejsca, gdzie znajduje się pokarm, i uczucie głodu i sytości nie są to zjawiska jakościowo te same, lecz zachodzą one u zwierzęcia spólcześnie. Złanie się i zespolenie różnorodnych, tylko dzięki wypadkowi społecznych procesów, stanowi pewne kryterjum pamięci asocjacyjnej. Tę ostatnią znajdujemy u przeważnej liczby ssących. Pies, który przychodzi na zawołanie, który ucieka przed batem i wita wesoło swego pana, posiada pamięć kojarzącą. U ptaków widzimy to samo; papuga, ucząca się mówić, i gołąb, umiejący trafić do gołębnika, obdarzone są pamięcią. Stwierdzić ją możemy również u kręgowców niższych. Żabki zielone, które można przyuczyć do przychodzenia za pewnym odgłosem do miejsca, gdzie dostają pożywienie, również posiadają pamięć. U innych żab, np. u żaby wodnej, nie znamy dotąd żadnych odczynów, które by były pewnym dowodem pamięci kojarzącej. Z ryb niektóre zdają się posiadać pamięć, ale już u żarłaczy obecność jej jest wątpliwa. Największe trudności jednak następują w tym względzie zwierzęta bezkręgowce. Wobec entuzjastów, którzy wszędzie widzą świadomość i podobieństwo do człowieka, zachować należy jak największą ostrożność.

2. Doświadczenia nad tropizmami nauczyły mnie, jak łatwo badacz, który myśli antropomorficznie, wziąć może za wyraz inteligencji u zwierząt niższych czysto mechaniczne działanie podniet zewnętrznych! Wystarczy pominąć analizę podniet zewnętrznych, żeby widzieć wszędzie u zwierząt inteligencję podobną do ludzkiej, tak samo jak dziki człowiek, niezdolny do analizy fizycznej, widzi podobne do ludzi bóstwa w słońcu, ogniu i t. p. W szeregu prac moich wypowiedziałem się przeciw takiemu antropomorfizmowi Romanesa, Eimera (3), Preyera i zaznaczyłem, że tylko stwier-

dzenie pamięci asocjacyjnej może być uważane za probierz świadomości lub pewnych poszczególnych jej objawów, jak np. inteligencji. Antropomorficzne argumenty badaczy, obserwujących życie mrówek, również nie zdołały mnie przekonać, ażeby istniały zupełnie pewne dowody świadomości u zwierząt bezkręgowych. Wątpliwości moje znalazły poparcie w pięknych badaniach Bethego nad mrówkami i pszczołami (4). Ale obawiam się, czy nie posunął się za daleko, pomijając zupełnie fakt, że pszczoły i osy posiadają pamięć asocjacyjną. Bethe także uważa pamięć kojarzącą za probierz świadomości, jak ja przed nim to już uczyniłem; prace moje w tym przedmiocie, tak jak i prace o tropizmach zwierzęcych, były mu oczywiście nieznanne.

Probiez ten brzmi u Bethego, jak następuje: „Zwierzę, które w pierwszym dniu swego życia może już wykonać wszystko to samo, co i w ostatnim, zwierzę, które się niczego nie uczy, które na te same bodźce zawsze reaguje jednakowo, nie posiada świadomości“. Definicja ta nie wystarcza. W chwili urodzenia się lub wyklucia zwierzę może nie być jeszcze całkowicie rozwinięte (jak np. człowiek). Może ono w późniejszym czasie nabierać uzdolnień, których mu brak w pierwszych dniach, chociaż nie będzie to bynajmniej owocem nauki. Wobec tego, przekładam mój, wyłożony powyżej probierz pamięci kojarzącej i świadomości. Jest to znana rzecz, że mrówka, włożona do własnego gniazda, nie jest przedmiotem napaści dla innych mrówek, natomiast na mrówkę włożoną do obcego gniazda inne rzucają się zaraz. Z tego powodu mówiono wiele o pamięci, przyjaźni i nienawiści u mrówek. Bethe wykonał doświadczenie następujące: wziął mrówkę i wytarzał ją w miądzde ze zgniecionych mrówek z tego samego mrowiska. Gdy mrówka ta wróciła do swego mrowiska, żadna jej nie tknęła. Potym wytarzał taką samą mrówkę w miądzde z „wrogów“ z innego mrowiska; po powrocie do swego mrowiska padła ona ofiarą swych towarzyszek, które obeszły się z nią, jak z obcą. Tak więc substancje lotne są źródłem podniety chemicznej, pod której wpływem mrówki już to pozostają obojętne, już to wpadają w stan podniecenia. Władze umysłowe są tu tak samo zbyt skuteczne, jak u polipa, którego czułki „rzucają się“ w najwyższym podnieceniu na

kawałek bibuły zwilżonej sokiem mięsnym i niosą go do gęby, a ignorują taki sam kawałek bibuły, zmoczony wodą morską. Co do czułków polipa wystarcza w zupełności przypuszczenie mechanicznych urządzeń w przebiegu sprawy podrażnienia; bez pamięci obywamy się tam zupełnie. Nie inaczej rzecz się ma z mrówkami. Inne spostrzeżenia Bethego dowiodły, że mrówki nie nabywają tego odczynu drogą doświadczenia, lecz że jest im wrodzony. „Poznawanie“ przyjaciół i wrogów sprowadza się zatem u mrówek do różnych odczynów odruchowych, stosownie do rodzaju podnieci chemicznej. Pamięci niema tam wcale.

Dalej uważano to za akt pamięci i intelektu, że mrówka umie odnaleźć drogę powrotną do gniazda, oraz że mrówki gromadnie udają się z mrowiska w takie miejsce, gdzie wysłańcy, rozestani „na zwiady“, znaleźli byli miód albo cukier. W tym ostatnim przypadku twierdzono, jakoby mrówki mogły sobie udzielać wzajemnie wiadomości. Tymczasem Bethego dowiódł szeregiem nader dowcipnych doświadczeń, że mrówka, która puściła się nową drogą, wraca do mrowiska zupełnie tą samą drogą. Musi więc pozostawiać na swej drodze coś takiego, co wskazuje jej powrót. Gdy wraca do domu zwierzę, które na swej drodze nic nie znalazło, ani jedna mrówka nie puszcza się jej szlakiem. Natomiast gdy przyniesie ze sobą cukru lub miodu, zaraz inne puszczają się jej śladem. Na drodze pozostaje więc coś z substancji niesionych po niej przez mrówki. Substancje te muszą być dość silne, żeby móc wywrzeć na mrówki działanie chemotropijne. To przypuszczenie Bethego jest zupełnie słuszne; istotnie owady czule są na działanie tak słabych podnieci chemicznych, że zachowanie się ich jest dla nas czymś niemal niepojętym; potwierdzają to następne własne moje spostrzeżenia, znane z pewnością bardzo dawno przede mną niejednemu hodowcy motyli. Motyla samiczkę jakiegobądź gatunku umieściłem w zupełnie zamkniętym pudełku od cygar. Zawiesiłem pudełko w pokoju, którego okno było otwarte, na połowie wysokości pomiędzy sufitem a podłogą. Z początku, jak okiem sięgnąć, nigdzie nie było widać ani jednego motyla tego gatunku. W niespełna pół godziny ukazał się zdaleka motyl samczyk tego samego gatunku. Znalazszy się na

wysokości okna, zatrzymał się i zaczął się do niego zbliżać. Frunął do pokoju i, nie wzbijając się pod sufit, ani nie spadając na podłogę, zaczął krążyć na wysokości pudełka, przybliżył się i usiadł na nim. W ciągu kilku godzin przyleciały jeszcze dwa samczyki tego gatunku i siadły na pudełku. Motyle, a z nimi z pewnością wiele innych jeszcze owadów, muszą więc posiadać niesłychanie delikatną pobudliwość chemiczną, która przewyższa może nawet wrażliwość psów gończych. Skłonny jestem zgodzić się z twierdzeniem Plateau, że w wyborze kwiatów owady bardziej kierują się zapachem kwiatów i roślin, niż ich barwą i rysunkiem. Aparat dioptryczny owadów stoi bowiem daleko niżej od oka ludzkiego, zaś chemiczna ich pobudliwość znacznie przewyższa pobudliwość naszej węchowej błony śluzowej. Przypuszczam, że na owady działa jedno i drugie, t. j. i kolor i zapach.

Jednym z najbardziej podziwu godnych wyników doświadczeń Bethego jest stwierdzenie, że każdy wielki goścień wojenny mrówek składa się z dwu szlaków: jeden prowadzi od gniazda, a drugi powraca do niego. Ślad, pozostawiany przez zwierzęta, oddalające się od gniazda, różni się chemicznie od śladu zwierzęcia powracającego. Bethe dowiedział tego za pomocą doświadczeń, podjętych dawniej już przez Lubbocka, który nie doszedł jednak do żadnych określonych wniosków. Bethe urządził tak, że szeroki goścień mrówek prowadził przez most, obracający się około osi. Gdy most obrócił się o 180° , wówczas, gdy część mrówek szła do gniazda, a część powracała do niego, następowało takie zamieszanie, że ani te, ani tamte nie mogły iść dalej. Gdy po jakimś czasie most się znów obrócił o 180° , i ślady wróciły do dawnej pozycji, mrówki zaczynały iść znowu swą drogą. Zgadza się z tym i spostrzeżenie Forela, że „mrówka, zdjęta ze swej drogi i postawiona potem na niej z powrotem, z całą pewnością zaczyna iść dalej w tym samym kierunku co przedtem, niezależnie od pozycji, jaką nadamy jej ciału”. Dotyczy to jednak śladów silnych, po których mrówki często chodzą zwykły. Natomiast słaby ślad, idący w pewnym kierunku, może również zaprowadzić mrówkę i w przeciwną stronę, jak to wynika z faktu, że zwierzę, znalazzszy świeże

zapasy, wraca z niemi do gniazda tą samą drogą, jaką wyszło „Do wyboru jednego z dwu śladów skłania prawdopodobnie mrówkę obciążenie lub brak ciężaru. Obciążenie sprowadza odruchowo chód w kierunku do gniazda, brak ciężaru — odruch odwrotny“. W ten sposób Bethe sprowadza odczyny mrówek, uchodzące powszechnie dotąd za zjawiska psychiczne, do spraw odruchowych, podobnych do tropizmów.

Chociaż serdecznie sympatyzuję z Bethem w jego zwalczaniu antropomorfizmu w pojmowaniu instynktów zwierzęcych, jednak sądzę, że jest on w błędzie, kiedy odrzuca istnienie pamięci asocjacyjnej u mrówek i pszczoł. Fakt, że pszczoły znajdują drogę do domu przez powietrze, nie może być wytłumaczony w ten sposób, jakoby zależało to od śladów pozostawionych po drodze. Może to zależeć tylko od pamięci, jak przypuszczam, od pamięci wzrokowej. Jeżeli ul usuniemy z miejsca pod nieobecność pszczoł, to powracające pszczoły zbiorą się w tym miejscu, gdzie było wejście do ula. Bethe nie chce przyznać, że dowodzi to istnienia wzrokowego obrazu pamięci miejscowości, gdzie stało gniazdo, lecz przypuszcza siły nieznanne, które odruchowo kierują pszczołami. Niedawno miałem sposobność obserwowania osy samotnicy i przyszedłem do wniosku, że owady te w dążeniu do gniazda kierują się pamięcią. Obserwacje moje dotyczą *Ammophila*, gatunku os, których obyczaje zostały starannie zbadane i opisane przez pana i panią Peckham. *Ammophila* robi małą dziurkę w ziemi, potym wychodzi i poluje na gąsienicę, a jeśli ją złapie, to obezwładnia ją kilku ukłuciami. Potym niesie ją do gniazda, wsuwa do dziury i przykrywa piaskiem; przedtem składa w gnieździe jajka, a gąsienica służy młodym larwom za pokarm. Opiszę tu jedno spostrzeżenie nad sposobami, jakich używają osy w celu odnalezienia drogi do gniazda; wykluczają one absolutnie przypuszczenie, jakoby osy kierowały się odruchowo znanymi lub nieznanymi bodźcami, przeciwnie, wskazują one, że działa tu tylko pamięć. Pewna *Ammophila* miała swe gniazdo w kwietniku mego ogródka. Przelatywała ona niejednokrotnie przez ogródek. Pewnego dnia widziałem ją biegnącą wzdłuż chodnika przed moim kwietnikiem i niosącą gąsienicę. Ciężar gąsienicy nie pozwalał jej lecieć, a kwiet-

nik oddzielony był od ulicy cementowym kamiennym murem. Widziałem, jak robiła wielokrotne wysiłki celem wdrapania się na mur, lecz za każdym razem spadała. Podejrzewając, że musi ona mieć gniazdo w kwietniku, byłem bardzo ciekawy przekonać się, czy znajdzie swoje gniazdo i w jaki sposób tego dokona. Biegła obok muru tak długo, aż doszła do następnego kwietnika, który nie był oddzielony murem od chodnika. Wtedy przefrunęła z ulicy na kwietnik, a przedostawszy się przez sztachety rozdzielające oba kwietniki, przywlokła gąsienicę do drzewa, złożyła u jego stóp i odleciała. Po krótkich lotach w różnych kierunkach, usiadła na kwietniku, w którym widziałem dwie dziury. Odleciała wkrótce z kwietnika ku drzewu nie po linii prostej, lecz łamanej, zatrzymując się dwukrotnie po drodze i dopiero przy trzecim zatrzymaniu się trafiła na miejsce, gdzie leżała gąsienica. Wtedy wzięła gąsienicę, wsadziła do gniazda i przykryła piaskiem. Ponieważ osa chodzi (wtedy tylko, kiedy niesie gąsienicę, więc niepodobna przypuścić, że szła po śladzie i że kierowana była odruchem, gdy niosła gąsienicę. Wielokrotne usiłowania przejścia przez mur, oddzielający kwietnik od ulicy, które zwróciły moją uwagę, wskazują, że osa zapamiętała miejsce, gdzie się znajdowało jej gniazdo. Fakt, że powróciła, ażeby zabrać gąsienicę, wskazuje, że pamiętała ona, iż gąsienicę zostawiła i gdzie ją zostawiła. Zygzakowaty kierunek jej lotu dowodzi, że się nie kierowała odruchem. Ponieważ zwierzęta te posiadają niewątpliwie pamięć asocjacyjną, a więc posiadać muszą choć niewielką inteligencję.

Wspomniałem, że *Ammophila* przykrywa dziurę, w której chowa gąsienicę. Żeby tego dokonać, *Ammophila* bierze ziarnko piasku i niesie je w szczękach ku dziurze. Raz, kiedy miała już iść do gniazda, niosąc ziarnko piasku, przykryłem dziurę listkiem koniczyzny. Osa nie mogła jej znaleźć. Wreszcie usunąłem listek i osa bezzwłocznie odnalazła dziurę i zaczęła w dalszym ciągu pokrywać ją piaskiem. Listek koniczyzny, którym przykryłem dziurę, ważył znacznie mniej niż gąsienica, którą z taką łatwością niosła osa pomiędzy szczękami. Fakt, że usiłowała wrócić kilkakrotnie do miejsca, gdzie była dziura, wskazuje na istnienie pamięci u tego stworzenia.

Wnioski Bethego uległy krytyce Wassmanna co do mrówek i Buttel-Reepena co do pszczół. Mniemam, że pszczoły i mrówki posiadają pamięć asocjacyjną. W czynnościach ich elementy instynktowe lub odruchowe i elementy pamięciowe pomieszane są jedne z drugimi. Zadanie polega na odnalezieniu, jaka rola przypada pamięci asocjacyjnej w rozmaitych obyczajach pszczół, mrówek i os.

3. Możliwość pamięci asocjacyjnej przypuścić musimy u pajaków, niektórych raków i głowonogów; natomiast szkarłupnie i robaki nie posiadają prawdopodobnie wcale pamięci. Tak przeprowadzona granica pamięci asocjacyjnej u bezkręgowych sięga raczej za daleko, niż za blisko. Należy się tu wystrzegać manowców, na jakie zaprowadziłyby nas mogła czecha gra wyrazów. Widzieliśmy, że polipy odpychają kulki papieru zmoczone wodą morską, a przyjmują kulki zwilżone sokiem mięsnym, chociaż dla naszego narządu smakowego niema pomiędzy temi kulkami żadnej różnicy. Dla Romanesa byłoby to wyrazem inteligencji, gdyż zwierzę „odróżnia“ i „wybiera“. W takim razie należałoby i pierwiastkom chemicznym przyznać świadomość i inteligencję, gdyż łączą się one nie z pierwszym lepszym, lecz tylko z pewnymi określonymi pierwiastkami. To, co Romanes nazywa „zdolnością odróżniania“ jest to po prostu niewłaściwie dobrane wyrażenie, mające oznaczać, że różne przyczyny prowadzą do różnych skutków. Ta różnorodność skutków w pewnych przypadkach zależeć może od pamięci asocjacyjnej; ale żeby przypadki takie odnaleźć, trzeba przedewszystkim wykazać, że dane postaci mają pamięć asocjacyjną i że o nią tutaj chodzi. U polipów wszelkie takie próby wykazania pamięci asocjacyjnej wypadają ujemnie. Na innym miejscu opisałem doświadczenia moje nad *Cerianthus*, w których udawało mi się osiągnąć wytworzenie drugiej głowy, poniżej normalnej. Ta druga głowa miała tarczę gębową i czułki, ale nie posiadała otworu gębowego. (Fig. 12). Ilekroć tej drugiej bezustnej głowie podałem kawałek mięsa, zaraz go brała i robiła wszystkie wysiłki, ażeby go wciągnąć w gębę, której nie było, aż wreszcie upuszczala go. Nie było mowy o tym, żeby się czułki nareszcie nauczyć mogły, że próżne są tu wszystkie wysiłki i nadzieje. Są jednak i takie odczyny, których nie

można wywołać u zwierząt niższych raz po razie w dowolnej liczbie. Ale i wtedy nie wynika stąd wniosek, że są to akty kojarzenia, i że zwierzę nareszcie się czegoś nauczyło. Jest to oddawna znany fakt, że robaki, mieszkające w rurkach, chowają się nagle do nich, gdy zniemacka rzucimy na nie cień. Analiza tego zjawiska, przeze mnie po raz pierwszy dokonana, wykazała, że cień nie ma tu żadnego znaczenia; jest to po prostu odczyn na wahanie ujemne natężenia światła (nakształt skurczu mięśnia, następującego po przerwaniu prądu galwanicznego). Doświadczenie to nie udaje się dowolną ilość razy jedno po drugim i łatwo zawodzi. Nagel wnioskuje stąd, że robaki te posiadają „zdolność sądu”. „Zwierzę poznaje, że kilkakrotne ocienienie nie zależy od zbliżania się wroga lub wogóle od zagrażającego niebezpieczeństwa, ale przebiega bez złych następstw” (Nagel). Tymczasem są to po prostu formy pobudliwości, przekazane dziedzicznie, które z nabywaniem doświadczenia nie wspólnego nie mają. Brak odczynu po kilkakrotnym powtórzeniu zależy po prostu od działań następczych podniety, jak to tak często widzimy w fizjologii zwierząt i roślin. Byłoby to aktem najzupełniejszej dowolności przypuszczać, żeby zwierzęta stojące tak nisko, jak bezokie robaki i ślimaki, mogły posiadać wyobrażenia i to, jak dobitnie podkreśla Nagel, wyobrażenia „zbliżającego się wroga lub wogóle zagrażającego niebezpieczeństwa”. Podobnie twierdził Graber, że zwierzęta, dące do światła, robią to dla tego, że lubią światło; a Romanes dowodził nawet, że zwierzęta rzucają się w płomień przez ciekawość.

Tymczasem mamy tu do czynienia z tym samym heljotropijnym działaniem światła, jaki oddawna znamy u roślin. Mól, lecący w płomień, ma tyleż samo ciekawości, co lodyga rośliny hodowanej na oknie, która się do okna nachyla. A może i w tym razie mamy przypuszczać, że roślina ma wyobrażenie o tym, że ludzie pod oknem przechodzą, i że ciekawość skłania ją do wyglądania przez okno. Nie warto zaprzętać się dalej takimi przykładami antropomorfizmu w literaturze biologicznej. Biologja może je śmiało ignorować, tak samo jak fizyka nie zwraca na to uwagi, że dziki tłumaczy działanie maszyny parowej za pomocą siedzącego w niej

konia. Natomiast staje przed biologiem zadanie systematycznego zbadania różnych zwierząt co do posiadania pamięci asocjacyjnej. Całokształt wyników takiego badania dostarczyłby materjału dla przyszłej psychologii porównawczej.

4. Pogląd nasz napotyka na pozór jedną trudność: oto podniety, sprawiające w nas uczucie bólu, sprowadzają u niższych zwierząt, nie posiadających pamięci, odczyny, które z łatwością także uchodzić mogą za wyraz bólu. Cóż prostszego, jak wnosić, że zwierzęta takie rzeczywiście czują ból. Robak skaleczony skręca się i zwija i trudno nam się uwolnić od wrażenia, że ruchy te są wynikiem gwałtownych boleści. A jednak W. W. Norman wykazał, że wnioskowanie to jest zupełnie błędne (5). Spostrzegł on bowiem, że gdy przetniemy wpoprzek dżdżownicę, skręca się i wije tylko tylna połowa, a przód najspokojniej pełźnie dalej, jak gdyby nic nie zaszło. Oczywiście byłby to absurd przypuszczać, żeby tylko tylna połowa zdolna była uczuwać ból, a żeby przednia, zawierająca mózg, była zupełnie nieczuła. Jeszcze bardziej przekonujący charakter mają spostrzeżenia następujące. Gdy będziemy przecinali dalej i znowu przetniemy wpoprzek tylną połowę robaka, to przód powędruje spokojnie dalej naprzód, jak gdyby nic nie zaszło, a więc się i skręcać będzie tylko tylna połowa. Ten sam skutek sprowadza przecięcie przedniej połowy zwierzęcia: przód spokojnie wędruje dalej, a tylna połowa wije się w mniemanych boleściach. Tak więc po każdym przecięciu zwierzęcia zawsze część jego, znajdująca się przed ostatnim miejscem przecięcia, pełźnie dalej w sposób zupełnie skoordynowany, a część leżąca za nim wije się i skręca. Nie potrzeba nawet przecinać robaka, wystarczy dotknąć go końcem pendzelka, a natychmiast przednia część się wydłuży, a tylna skurczy. Podrażnienie, spowodowane przez przecięcie, sprowadza zatem inne skutki, szerząc się ku przodowi zwierzęcia, a inne, szerząc się ku tyłowi— ku przodowi sprowadza skoordynowany ruch postępowy, ku tyłowi— wicie się i skręcanie. Nie mamy żadnej racji zatem wnioskować z tych ruchów, że zwierzę odczuwa ból.

Spostrzeżenie Normana ma nadto tę wartość, że wykazuje, że gdzie niema pamięci, tam byłoby niepewną rzeczą

wnioskować o zdolności odczuwania bólu. Jest to więc poparcie dla naszych wniosków o rozpowszechnieniu świadomości w świecie zwierzęcym. Ale znane są inne jeszcze fakty, które tego dowodzą. Już dawniej znalazłem, że wyplawki, przecięte wpoprzek, nie zdradzają żadnych objawów bólu. Przód pełźnie dalej naprzód, jak gdyby nic nie zaszło. Co najwyżej, płynie lub pełźnie trochę szybciej. Nawet u owadów skorupiaków odcinać można kawałki ciała, nie otrzymując ze strony zwierzęcia żadnego odczynu, który mógłby uchodzić za wyraz bólu. Janet zauważył, że pszczoła, w chwili gdy ssie miód, można odciąć odwłok, nie zakłócając jej pracy (6). W roku 1888 spostrzegłem to samo u małych raczków — kielżów — w chwili spółkowania. Sameczkowi, siedzącemu na grzbiecie samiczki, odciąć można odwłok, a on pomimo to nie puści samiczki. O ile mnie pamięć nie myli to taki pozbawiony odwłoka sameczyk, był gotów natychmiast zabrać się do nowej samiczki, gdy tylko nadarzała się ku temu sposobność.

Norman dokonał jeszcze wielu innych podobnych spostrzeżeń nad owadami i skorupiakami. Dały one zupełnie jednobrzmiące wyniki: albo bezkręgowce te nie reagują na uszkodzenie w sposób wskazujący na istnienie uczucia bólu, albo jeżeli reakcja podobna zdaje się zachodzić, to nie usprawiedliwia ona przypuszczenia, że istnieje obok niej uczucie bólu.

Nie będzie nas to dziwiło, że wśród kręgowców niższych, które albo nie mają pamięci asocjacyjnej, albo zdradzają za ledwie jej ślady, spotykamy warunki podobne.

Hermann i inni fizjologowie utrzymują, że reakcje u niższych kręgowców pod wpływem prądu wstępującego zależą od uczucia bólu, gdy natomiast zstępujące prądy sprawiają wrażenie przyjemne. Garvey i ja doszliśmy do wniosku, że w obu wypadkach wchodzi w grę różne grupy mięśniowe. Dla sprawdzenia poglądu Hermanna robiliśmy doświadczenia nad kijanką *Amblystoma*, której rdzeń był przecięty pomiędzy głową i ogonem. Znaleźliśmy, że przy prądach wstępujących tylko ogon zwierzęcia wykazywał te reakcje, które Hermann i inni fizjologowie uważają za wyraz uczucia bólu. Zwracam uwagę także, że ruchy po raz pierwszy za-

uważone przy drażnieniu kanałów półkolistych uważane były przez niektórych autorów za wyraz uczucia bólu. Norman zauważył, że żarłacze i flondry nie reagują wcale na bardzo ciężkie operacje, np. na otwarcie kanałów półkolistych, jeżeli tylko oddychanie nie jest naruszone. Jak tylko dopływ wody do ust ustaje, zaczynają wykonywać gwałtowne ruchy charakterystyczne dla rozpoczynającego się duszenia, nie mające nic wspólnego z aktami świadomości. Żarłacz i flondra należą do klasy kręgowców, które w rzeczywistości nie posiadają pamięci asocjacyjnej. Wydaje mi się zatem, że doświadczenia nasze nad uczuciem bólu u zwierząt nie pozostają w sprzeczności z naszym poglądem na pamięć asocjacyjną, czyli świadomość metafizyków.

Bez wątpienia nie spodziewam się przekonać sentymentalistów i darwinistów. Pierwsi powiedzą, że uczucie ich mówi im, że dżdżownica jest zdolna do odczuwania bólu. Odpowiem na to, że na nich spada obowiązek dostarczenia dowodów. Jeżeliby kto twierdził, że istnieją kręgowce o własnościach gazu, unoszące się w powietrzu, to sam musiałby tego dowieść. Nauka nie miałaby obowiązku dowodzić że tak nie jest; w przeciwnym bowiem razie musielibyśmy życie nasze poświęcić na zwalczanie urojeń obłąkanych i samochwałów. Darwiniści będą mieli wątpliwości, czy mogą się zjawiać czucia bólowe w pewnej klasie zwierząt, jeżeli takowe nie istnieją, chociażby w bardzo szczątkowej formie, w całym królestwie zwierzęcym. Odpowiedź naszą odkładamy do następnego rozdziału.

6. W końcu rozdziału o instynktach powiedzieliśmy, że u tych zwierząt, które posiadają pamięć asocjacyjną, reakcje instynktowe mogą być modyfikowane przez działanie asocjacji. Wpływ ten może być tak znaczny, że instynkty mogą być otamowane lub zupełnie zniesione. Przez wychowanie i doświadczenie pamięć ludzka może być zubożona pewną liczbą skojarzeń, które mogą otamować każdy odruchowy lub instynktowy proces ruchowy. Te kojarzenia otamowujące są do pewnego stopnia potrzebne dla zachowania bytu jednostki. Potrzeba nadto zaopatrzyć dziecko w kojarzenia, chroniące od „roztargnienia“, t. j. od przewagi jednego lub kilku instynktów kosztem pozostałych. Najwyższe szczęście

w życiu może być tylko wtedy osiągnięte, jeżeli wszystkie instynkty, nie wyłączając instynktu roboczego, mogą być utrzymane na stopniu pewnego najwłaściwszego natężenia. Ale podobnie jak jednostka może zrujnować lub zmniejszyć wartość swego życia przez jednostronny rozwój instynktów, tak warunki ekonomiczne i społeczne mogą zrujnować lub zmniejszyć wartość życia wielkiej liczby jednostek ¹⁾.

¹⁾ Nie ulega wątpliwości, że obecne nasze ekonomiczne i społeczne warunki dla więcej niż 90% ludzi stwarzają istnienie, którego wartość jest znacznie niższa od tej, jaką być powinna. Nędza zmusza ich do zrzeczenia się wielu instynktów, a szczególnie najbardziej cennego instynktu roboczego — dla zachowania jednego najniższego, ale najbardziej nakazowego: głodu. Jeżeli ci, co zbierają niezliczone bogactwa, mogą powiększyć napięcie swego życia przez nagromadzenie bogactw, byłoby może rzeczą racjonalną pozwolić na cierpienia wielu, ażeby tym sposobem okupić prawdziwe szczęście niewielu. Ale dla powiększenia szczęścia potrzeba tylko takiej ilości pieniędzy, która może być użyta na harmonijny rozwój i zadowolenie odziedziczonych instynktów. Na to względnie niewiele potrzeba. Reszta jest tak samo niepotrzebna, jak niepotrzebny jest cały nadmiar tlenu w atmosferze. Niewątpliwie jedyną istotną przyjemnością, jaką może mieć milioner ze wznastającej swej fortuny, jest zadowolenie instynktu roboczego lub przyjemność, jaką ma z pomyslnego wyłączenia energii. Człowiek nauki doznaje tej satysfakcji bez zmniejszenia wartości życia bliźniego — to samo powinno być i w życiu wszystkich innych ludzi czynu.

Jakkolwiek nie uznajemy wolnej woli metafizyków, to jednak nie odrzucamy odpowiedzialności osobistej. Pamięć młodego pokolenia z bogacić możemy takimi kjarzeniami, które zapobiegają złym czynom i rozpraszaniu się. Gdy u człowieka brak tych kjarzeń, prowadzi to albo wady organicznej, albo braków w wychowaniu; odpowiedzialność za to spada przeważnie na rodziców albo bardziej jeszcze na obecny ustrój społeczny.

Procedura karna jest co najwyżej o tyle fizjologicznie usprawiedliwiona, że sprowadza kjarzenia hamujące, resp. zdolna jest wzmocnić te kjarzenia u „słabszych” członków społeczeństwa. Pamiętaj jednak należy, że skuteczne hamulce muszą być nabywane za młodu; w tym wieku zaś, w którym zaczyna działać kodeks karny, na wychowanie zazwyczaj już zapóźno. Surowość kodeksu karnego i przesadne srogości kar są to niezawodne dowody niskiego poziomu cywilizacji i braków w systemie wychowania domowego i szkolnego.

XVI.

Półkule mózgowe a pamięć asocjacyjna.

Pogląd, że świadomość jest to tylko określenie metafizyczne zjawisk zależnych od mechanizmu pamięci asocjacyjnej znajduje poparcie w wynikach doświadczeń nad zwierzętami wyższymi. Pamięć asocjacyjna znika u nich z usunięciem półkul mózgowych; po operacji takiej nie pozostaje nic takiego, co byśmy mogli uważać za zjawisko świadomości.

Gdy u żaby lądowej czy wodnej wytniemy półkule mózgowie, pozostaje ona tym samym zwierzęciem, jakim była poprzednio. Prace Schradera usuwają resztę wątpliwości w tym względzie. Żaba bez półkul mózgowych łapie muchy, zagrzebuje się w błocie z nastaniem zimnej pory roku, przenosi się z ziemi do wody i na odwrót, zupełnie tak samo, jak żaba normalna. Ale żadna ze spraw powyższych nie jest funkcją pamięci asocjacyjnej; są to wszystko odczyny przekazywane drogą dziedziczności. Żaba nie ma pamięci asocjacyjnej, a nawet jeżeli istnieją jakieś jej zaczątki, to stoją na bardzo dalekim planie i całkowity ich brak nie sprowadza żadnych różnic w zachowaniu się żaby. Tym tłumaczy się, dla czego utrata półkul mózgowych sprowadza tak głębokie zmiany w osobistości zwierzęcia wyższego, a pozostawia żabę nietkniętą. To samo, co u żaby, znajdujemy i u żarłacza.

W obyczajach i odczynach jego nie spostrzegamy w stanie normalnym ani śladu pamięci asocjacyjnej, albo jeżeli są, to bardzo nieznaczne. Prawie wszystkie odczyny są przeważnie dziedziczne. To też usunięcie półkul mózgowych nie

sprowadza prawie żadnych zmian u tego zwierzęcia. Wszystkie odruchy segmentalne są zachowane, a wszakże z nich składa się przeważna część odczynów tego zwierzęcia. Byłoby błędnym przypuszczać, że utrata półkul mózgowych nie wywiera na zwierzę żadnego wpływu. Utrata ta odbija się w pewien sposób na odruchach segmentalnych. Nereida nie ma pamięci asocjacyjnej, a jednak widzimy u niej pewien brak otamowania odruchów po usunięciu zwoju nadprzelykowego. Coś podobnego spotykano u niższych kręgowców po usunięciu półkul mózgowych. U żmii np., po usunięciu półkul mózgowych, wszystkie odruchy segmentalne są zachowane. A jednak zwierzęta takie, jak to wykazał Schrader (2) nie okazywały już więcej strachu, nie udawało się ich już przerazić, chociaż wszystkie odruchy wzrokowe były czynne. Musimy stąd wnosić, że podrażnienia, biorące początek w segmentie wzrokowym, mogą wywoływać w układzie nerwowym centralnym inne działanie przy zachowanych półkulach mózgowych, niż wtedy, gdy półkule zostały uprzednio usunięte. U żaby też spotykamy coś podobnego. Goltz znalazł, że żaba, pozbawiona półkul, nadaje się lepiej do demonstrowania odruchów, niż normalna. Jeżeli u żaby trzeć skórę na grzbiecie, to czasami rechocze, a czasami nie. Goltz wykazał, że u żaby pozbawionej półkul odruch rechotania nie zawodzi nigdy (3). U żaby normalnej dotknięcie skóry na grzbiecie wywołuje inny jeszcze odruch, a mianowicie dążność do ucieczki. Zwierzę, posiadające półkule, jest zwierzęciem odruchowym tak samo, jak pozbawione półkul, to znaczy, że wszystkie jego odczyny są wyłącznie odruchami segmentalnymi. Ale u zwierzęcia z półkulami jedna i ta sama podnieta wywołać może więcej niż jeden odruch, i okoliczność ta przyczynia się do większego skomplikowania i nieobliczalności zwierzęcia z półkulami. Z drugiej strony, półkule wywierać mogą wpływ ograniczający na grę odruchów segmentalnych. Odruch obejmowania u żab samców podczas zapładniania jest to odruch segmentalny segmentu barbowego w okresie płciowym. Zdaje się, że odruch ten warunkują substancje płciowe, gdyż u zwierząt wytrzebionych przed okresem płciowym wykazać się nie daje. Otóż żaby samce, pozbawione półkul, są daleko obojętniejsze od nor-

malnych w wyborze przedmiotu, jaki obejmują w okresie płodzenia.

2. U ptaków rzeczy mają się inaczej, jak u żab i żarłaczy. Schraderowi zawdzięczamy ściśle i pod wieloma względami klasyczne zbadanie skutków, jakie pociąga za sobą u ptaków usunięcie półkul mózgowych (4). Praca badacza tego nad mózgiem ptasim należy do najlepszych rozpraw z zakresu fizjologii układu nerwowego centralnego obok pracy Goltza o psie pozbawionym półkul mózgowych oraz pracy Goltza i Ewalda o psie ze skróconym rdzeniem pacierzowym. Dotąd było to dogmatem w fizjologii (i wiele podręczników fizjologii głosi to dziś jeszcze), że zwierzęta bez półkul mózgowych niezdolne są do wykonywania ruchów samorzutnych. Zwłaszcza Flourens odpowiedzialny jest za rozpowszechnienie tego twierdzenia. Schrader, obalivszy ten mit co do żaby, dowiódł potym bezpodstawności tego twierdzenia w stosunku do ptaków. „Żadne z naszych zwierząt (gołębi) nie wykazywało dłużej ponad pierwsze 3—4 dni (po usunięciu półkul mózgowych) tego stanu senności, jaki opisywali Rolando i Flourens, w którym zwierzę wykonywa ruchy tylko pod wpływem pewnych podniet podrażniających czucie skórne, poza tym zaś pozostaje w absolutnym spokoju. W tym pierwszym okresie zachowanie się zwierząt zgadza się zupełnie z tym opisem. Stoją one z nastroszonym pierrzem, głową wtuloną i zamkniętymi oczami, często na jednej nodze tam, gdzie je postawić. Od czasu do czasu otrząsają się, czyszczą dziobem pióra, przeciągają się jak ze snu, tylko przy oddawaniu kału robią kilka kroków. Jeżeli je pozostawiamy w spokoju, nie mamy nic więcej do zanotowania. Rzucone w powietrze, lecą skośnie ku dołowi, tłuką się o ściany i inne przeszkody i spadają raczej, niż zlatują, na podłogę aby popaść w poprzednie osłupienie. Gdy podrażnimy ich skórę, robią kilka kroków, obijając się o przeszkody, których nie umieją ominąć”. Oczywiście Flourens miał przed sobą takie zwierzęta w chwili, gdy wygłaszał twierdzenie, że ptaki bez mózgu tracą całkowicie samorzutność, są ślepe, głuche, i t. p.

Różnica pomiędzy spostrzeżeniami Flourensa i Schradera jest ta, że u zwierząt pierwszego stan ten był stały, natomiast

u gołębi drugiego trwał tylko kilka dni, dopóki nie minęło działanie wstrząsu pooperacyjnego. Mogłoby to zależeć od tego, że Schrader usuwał nie cały mózg. Ale o tym nie może być mowy. Doświadczenia Schradera to arcydzieła pod względem doskonałości techniki operacyjnej i ścisłej kontroli za pomocą obdukcji. Sprzeczne zdania różnych autorów zależą, jak to często bywa w fizjologii mózgu, od tego, że uboczne działanie operacji w jednym wypadku i u jednego autora było wielkie, a u drugiego małe; czasami też jeden autor uważał za „udane” i wybierał do publikacji wypadki z zaburzeniami najcięższymi, a inny najłżejsze. Tymczasem to ostatnie jest jedynie dozwolone w fizjologii mózgu; występują tu bowiem w całokształcie symptomatów obok zaburzeń wynikających z usunięcia danej części mózgu jeszcze skutki wpływów wstrząsowych, działających na resztę układu nerwowego centralnego. Jeżeli doświadczenia Schradera są arcydziełem techniki, to nie możemy tego bynajmniej twierdzić o doświadczeniach Flourensa, na co zresztą zwracał już uwagę doskonały obserwator Magendie, chociaż bezskutecznie.

Gdy miną pierwsze dni po operacji, gołębie pozabawione półkul mózgowych zaczynają niezamordowanie, przez cały dzień prawie chodzić wkoło po pokoju. Samorzutność nie tylko powraca, ale nawet jest spotęgowana. Zwierzę nie jest ślepe i kieruje się w swych ruchach wrażeniami wzrokowymi; omija przeszkody (jak żaba bez półkul mózgowych) „Zakurzone płyty szklane, zupełnie przezroczyste dzwony ze szkła zwierzęta omijały z taką samą pewnością, jak nogi stołów i krzesel i deseczki pomalowane na różne kolory, któremi zagradzałem im drogę”. Widzimy więc, że zdolność widzenia przestrzennego trwa dalej pomimo braku półkul mózgowych a z nimi, jak to zobaczymy zaraz, pamięci asocjacyjnej. Gdy takiego gołębia bez półkul mózgowych umieścimy w pozycji niewygodnej, to nie siada w jakim bądź innym miejscu, ale, rozejrzawszy się na wszystkie strony, leci zupełnie dokładnie, miarkując swój ruch w kierunku przedmiotu, na którym potym siada. Do jakiego stopnia to jest możliwe, widzimy z następującego opisu Schradera. „Sadzamy gołębia na płaskim, pokrytym tkaniną korku dużej butli szklanej. Podstawa jest dość duża,

aby zwierzę mogło zupełnie wygodnie oprzeć się obu nogami. Butla tak stoi, że gołąb znajduje się na wysokości 1—2 metrów nad podłogą, w samym środku obszernego, zupełnie pustego pokoju. Przez kilka chwil gołąb stoi spokojnie z wciągniętą głową i nastroszonym pierzem, otrząsa się i zaczyna się obracać wkoło, rozglądając się na wszystkie strony, wreszcie stula się i z natężeniem spogląda na dół, na podłogę, jak gdyby mierząc głębokość. Robi przygotowania do frunięcia, to znów je przerywa, na nowo kręci się na wszystkie strony i zwraca swą uwagę na podłogę. Taki stan trwa przez pewien czas, wreszcie gołąb sfruwa łagodnym łukiem i zreżenie spuszcza się na podłogę. Teraz stawiamy w odległości 1—2 metrów od butli, na jednej z nią wysokości, poziomy reku; jeżeli posadzimy gołębia na jego dawne miejsce, to wkrótce zobaczymy, że po daleko szybszej decyzji pofrunie w kierunku reku i siądzie na nim. Gdy teraz, w odległości 1 metra, postawimy krzesło, zwrócone poręczą do ptaka, przeniesie się on bardzo prędko na tę ostatnią⁷. Z tych doświadczeń wynika, że nawet takie operowane gołębie oceniają swe ruchy za pomocą wrażeń wzrokowych, pomimo utraty wszystkich dawnych wrażeń pamięciowych i niemożności nabywania nowych.

Spostrzeżenia Schradera posiadają również znaczenie dla rozstrzygnięcia kwestji, o ile czucia przestrzenne są wyłączną sprawą pamięci, jak przypuszcza między innymi Helmholtz, gdy tymczasem inni, jak np. Hering, twierdzą, że zależą one wyłącznie od wrodzonych warunków strukturalnych. Dla dalszego zbadania zjawisk świadomości, jest to pytanie wielkiej wagi i dla tego wspominamy tu o nim. O tym, że czucia przestrzenne są rzeczą nabytą, wnioskujemy na tej zasadzie, że noworodek nie składa od samego początku dowodów takiego orjentowania się w przestrzeni, jakie widzimy u dorosłego. Zapominamy jednak, że noworodek przychodzi na świat w niegotowym stanie, t. j. że wiele warunków strukturalnych, którymi rozporządza później, rozwija się dopiero u niego w ciągu pierwszego roku, a nawet później. Empirycy popełnili ten sam błąd co do chodzenia. Mówili, że dziecko musi się „nauczyć” chodzić. Gdyby fizjologowie umieli dość wcześnie ocenić znaczenie fizjologii porównawczej, w ta-

kim razie dla zapobieżenia błędowi empiryków byłby wystarczył fakt, że kurczę umie chodzić zaraz po wykluciu się z jajka. Różnica pomiędzy kurczęciem a ssawcem ludzkim na tym właśnie polega, że rozwój strukturalny pierwszego w chwili wyklucia jest daleko bardziej skończony, niż drugiego w chwili narodzin. Dziecko nie uczy się chodzić, lecz chodzi „samo z siebie”, jak tylko nerwy, mięśnie, etc. osiągną stopień rozwoju niezbędny dla tej czynności, Zupełnie tak samo rzecz się ma i z widzeniem przestrzennym. Kurczę, które się tylko co wykuło, widzi przestrzennie, t. j. dziobie w kierunku punktów, różniących się od tła natężeniem światła i barwą. Nie potrzebuje się uczyć tego odczynu tak samo, jak łodyga rośliny nie potrzebuje się uczyć odczynów heliotropijnych. Zupełnie tak samo ssawiec nie potrzebuje się uczyć odczynów przestrzennych. Przychodzą one „same z siebie”, gdy rozwój zarodkowy ssawca posunie się dość daleko. Pogląd ten, do którego zmusza nas fizjologia porównawcza, znajduje jak najdzielniejsze poparcie w spostrzeżeniu Schradera (i autorów dawniejszych np. Longeta), że u ptaków widzenie przestrzenne pozostaje nawet po usunięciu półkul mózgowych. Spostrzeżenia Christiani'ego nad królikiem obalają przypuszczenie, że powyższe stosunki właściwe są tylko ptakom, a nie ssącym. Inna to sprawa, że odczyny przestrzenne mogą ulegać modyfikacji pod wpływem pamięci, że „uczymy się” golić się w lustrze i chwycić trafnie pomimo szkieł pryzmatycznych; jest to równie zgodne z poglądem powyższym, jak godzą się wyuczone ruchy tancerza z tym, że chodzenie i skoordynowane ruchy ścierania u żaby nie są sprawą pamięci. Na korzyść tego natywistycznego poglądu przemawia nadto fakt, że na tarczy obrotowej i pod wpływem prądu stałego powstają skoordynowane ruchy postępowe w kierunku płaszczyzny obrotu, resp. krzywych prądu; наша wzmianka dawniejsza o stosunku pomiędzy ustawieniem elementów nerwowych a kierunkiem ruchów, od nich zależnych, stanowi dla nas punkt wyjścia, który nam umożliwić powinien dalsze tych spraw poznanie.

Po tych odstępniach od rzeczy wróćmy do doświadczeń Schradera. Gołąb, pozbawiony półkul mózgowych, po dniu spędzonym na żwawym uwijaniu się po pokoju, śpi w no-

cy. Wiemy, że sen nie ma nic wspólnego ze świadomością i z pamięcią i zdarza się nawet u roślin. Rozumie się samo przez się, że gołąb, pozbawiony półkul mózgowych, wykazuje różnice pomiędzy snem a czuwaniem. W okresie parzenia się samiec zaleca się gołębicę gruchaniem. Schrader obserwował dwu samców operowanych, którzy, „głośno gruchając, uwijali się przez cały dzień po pokoju i całym zachowaniem zdradzali zalecanie się”. Pomimo to pomiędzy samcem normalnym a operowanym zachodziła wielka różnica, wykazująca dobitnie brak pamięci asocjacyjnej: oto samiec operowany nie zwraca żadnej uwagi na samiczkę przysadzoną do niego. Ten całkowity brak wszelkiej pamięci stanowi istotę różnicy pomiędzy zwierzęciem pozbawionym półkul mózgowych a normalnym. „Dla zwierzęcia pozbawionego półkul mózgowych każdy przedmiot jest tylko masą wypełniającą przestrzeń, omija on gołębia tak samo jak kamień, albo też usiłuje przez niego przeleźć. Wszyscy autorowie zgodnie podają, że zwierzęta ich nigdy nie okazywały żadnych różnic w omijaniu przedmiotów martwych, albo kota, psa lub ptaka drapieżnego; zwierzę takie nie ma ani wrogów, ani przyjaciół i żyje wśród najliczniejszego towarzystwa jak pustelnik. Tęskne gruchanie samca nie robi żadnego wrażenia, tak samo jak łoskot sypiącego się na podłogę grochu albo gwizdek przywołujący zwierzęta zdrowe na miejsce karmienia. Ani żaden z autorów dawniejszych, ani ja nie spostrzegalem nigdy, ażeby gołębicą, pozbawioną półkul mózgowych, reagowała na wabienie samca. Jak samczyk obojętny jest dla samiczki, tak samo ta ostatnia dla swych małych. Małe, które tylko co zaczęły latać, nie odstępują swej matki i ciągle wołają o pokarm, ale matka pozostaje głuchą, jak kamień. Gołąb, pozbawiony półkul mózgowych, jest w najwyższym stopniu łaskawy, nie boi się wcale człowieka, tak samo jak kota lub drapieżnego ptaka”.

Reasumując wszystkie odczyny gołębia pozbawionego półkul mózgowych, przychodzimy, jak się zdaje, do wniosku, że utrata półkul mózgowych pociąga za sobą brak pamięci asocjacyjnej. To co, jest wrodzone w odczynach gołębia, utrzymuje się i po utracie półkul. To, co jest pracą pamięci ko-

jarzającej zostało nabyte w ciągu życia indywidualnego, ginie bezpowrotnie z utratą półkul mózgowych.

Dla scharakteryzowania utraty pamięci po usunięciu półkul mózgowych, przytoczymy tu jeszcze piękne spostrzeżenia Schredera nad operowanym sokolem (2). Sokół jest, jak wiemy, dobrym myśliwym. Schrader zamknął sokoła pozbawionego półkul mózgowych razem z myszami. Jak tylko mysz jaka się poruszyła i ruch ten miał miejsce w obrębie pola widzenia sokoła, zaraz rzucał się on na nią i chwycił w swe szpony. Sokół normalny w takim wypadku pożerał mysz, operowany natomiast poprzestawał na schwyтaniu i dla niego oczywiście cała sprawa na tym się kończyła. Brak było pamięci kojarzącej i ptak zapominał o myszy, skoro tylko przestawała się ruszać. Jak tylko sokół się poruszył, mysz była wolna, a jak tylko mysz się poruszyła, sokół znów się na nią rzucał, aby zaraz potym zapomnieć o jej istnieniu. Zupełnie tak samo rzuciłby się na jakikolwiek poruszający się przedmiot martwy. Dziwna ta kompanja pozostawała razem, aż nareszcie któregoś dnia myszy pożarły sokoła żywcem, zaczawszy od grzbietu. Pozbawione pamięci zwierzę było zupełnie bezbronne.

U zwierząt pozbawionych półkul mózgowych znajdujemy jedno zaburzenie, którego nie możemy stawiać narówni z zaburzeniami pamięci, a mianowicie niemożność przyjmowania samodzielnie pożywienia. Żaby, a podług Steinera i ryby (5), posiadają tę zdolność nadal po usunięciu półkul mózgowych. Ptaki, pozbawione półkul mózgowych, giną z głodu, jeżeli ich nie karmić. Schrader przyszedł do wniosku, że zależy to od zaburzenia inercji ruchowej, która przeszkadza zwierzętom przyjmować pokarm. Tak samo bowiem nie mogą przełknąć ziarnka grochu, włożonego do przedniej części dzioba; należy je wetknąć dalej w głąb. Podług mnie można posunąć się jeszcze o krok dalej niż Schrader i przypuścić, że nastąpiło tu osłabienie napięcia niektórych mięśni po uszkodzeniu półkul mózgowych, a mianowicie tych, które biorą udział w samodzielnym przyjmowaniu pokarmu. Są to jednak skutki wpływu wtórnego operacji na zachowane jeszcze inne segmenty układu nerwowego centralnego, a nie właściwe funkcje półkul mózgowych. Bardzo jest prawdopodobnym, że, prowadząc dalej doświadczenia

Schradera, możnaby natrafić na ptaki, u których nie byłoby tych zaburzeń w przyjmowaniu pokarmu. Do przypuszczenia takiego skłania nas to, co wiemy o żabach: przypuszczano, że i u nich usunięcie półkul mózgowych prowadzi do niemożności przyjmowania pokarmu, aż wreszcie udało się Schraderowi osiągnąć wyniki pomyślniejsze.

3. Zuchwałego przedsięwzięcia, polegającego na usunięciu całkowitych półkul mózgowych u dorosłego psa i utrzymaniu go potem przy życiu całe miesiące i lata, dokonał Goltz i to z najzupełniejszym powodzeniem (6) Wyniki jego doświadczeń sprowadzają się pokrótce do tego, że u psa takiego stale brak wszystkich tych odczynów, do których potrzebna jest pamięć kojarząca, natomiast zachowane są wszystkie odczyny proste, zależne tylko od warunków dziedzicznych; jest to zupełnie to samo, co widzieliśmy u gołębi i innych zwierząt.

Pies operowany śpi i czuwa. Po przebudzeniu przeciąga się, jak pies zdrowy. Porusza się samorzutnie, t. j. bez widocznej podniety zewnętrznej; samorzutny ruch postępowy widzieliśmy już zresztą nawet u pływków wodorostów. Jedyną anomalją w ruchach postępowych psa pozbawionego mózgu była *nadmierna* jego niespokojność. Jak tylko nie spał, chodził niezmordowanie po klatce i to było może przyczyną uderzającej skłonności tych zwierząt do chudnięcia. Szczególne postawy, jakie pies przybiera przy oddawaniu moczu i kału, można było obserwować i u zwierząt operowanych. Odczyny na podniety zmysłowe były częściowo normalne, o ile nie była do tego potrzebna pamięć kojarząca. Pies taki połykał chciwie mięso i mleko, ale wypluwał je, gdy dla gorzkiego smaku dodano chininy lub kolokwinty. Uszczypnięty w łapę, warczał i usiłował kąsać rękę. Gdy wstawiono mu nogę do zimnej wody, cofał ją zaraz. Gdy skaleczył się w łapę, mógł jeszcze chodzić na trzech nogach. Ze snu można było go zbudzić trąbieniem w sąsiednim pokoju. W ciemności zamykał oczy za rzuceniem na nie strumienia jaskrawego światła. Głodny—był bardziej podniecony i niespokojny; po nakarmieniu, stawał się spokojniejszym. Co do przyjmowania pokarmu, przewyższał gołębie Schradera. Gołębiom operowanym trzeba było wtykać pokarm głęboko do

gardła, żeby go mogły połknąć; psu, pozbawionemu półkul mózgowych, dość było postawić pod nosem miskę z mięsem. Skoro tylko pysk dotknął się mięsa, zaraz pies zaczynał jeść. Zaburzenia ruchowe, co prawda, istniały. Można je uważać jednak za działanie uboczne, wywarłe przez operację na podkorowe segmenty wzrokowe; do tej samej kategorii zaliczyć można fakt, że psy takie nie omijały przeszkód, ale zachowywały się pod tym względem, jak ślepe. Pies taki mógł szczekać i wyć. Ale brakło mu wszystkiego, do czego potrzeba pamięci kojarzącej. Nie mógł szukać sobie pożywienia. Nie poznawał swego pana i towarzyszy zabaw. Słyszał, ale ani łajanie, ani pieszczoty nie robiły na nim żadnego wrażenia. Nie mógł w żaden sposób wydobyć się z niewygodnej pozycji. Nie widziano u niego objawów podniecenia płciowego. W głównych zarysach stan ten odpowiada stanowi gołębi Schradera bez mózgu, z tą tylko różnicą, że działanie uboczne operacji na zachowane części układu nerwowego centralnego jest u psów potężniejsze, niż u gołębi. Może to zależeć po prostu od względów technicznych lub anatomicznych, ale równie dobrze polegać może na większej czułości układu nerwowego centralnego u psów. O tej ostatniej ewentualności musimy pamiętać ze względu na fakt, że cierpieniom ogniskowym w mózgu ludzkim towarzyszy częstokroć porażenie kończyn, czego nigdy nie spotykamy u psów. Ta różnica pomiędzy psem a człowiekiem świadczy o różnicy co do czułości pomiędzy narządami nerwowymi, której podstawą być mogą różnice pod względem chemicznym.

Utrata pamięci kojarzącej stanowi zatem istotę zaburzenia, następującego po utracie półkul mózgowych. Zwierzęta, które w normalnych warunkach nie mają pamięci, nie wykazują żadnych zaburzeń po utracie półkul mózgowych; natomiast u zwierząt obdarzonych pamięcią znika ona wraz z utratą półkul mózgowych — oba te fakty dowodzą, że półkule mózgowe są dla pamięci niezbędnie potrzebne.

4. Przed laty dowodził Pflüger, że zwierzę, nawet pozbawione mózgu, posiada świadomość (7). Przyszedł do tego wniosku na podstawie odczynów zwierząt z uciętą głową. Jeżeli będziemy zlekka pocierali z jednej strony ogon węgierza z uciętą głową, to ogon owinie się naokoło palca, gdy zaś

sparzymy go zapaloną zapałką. — odwinie się w drugą stronę. Z tych i z innych niewątpliwie trafnych spostrzeżeń Pflüger wnosił, że rdzeń pacierzowy posiada świadomość. Twierdzenia Pflügera wywołały ożywioną dyskusję. Przeciwnicy nie mogli obalić wprost jego wniosków, lecz przytaczali argumenty, mające dowodzić, że rdzeń pacierzowy nie posiada świadomości. Przedewszystkiem wspomnieć musimy o pomysłowych doświadczeniach Goltza. Sprowadzają się one do tego, że żaba bez głowy nie może sobie poradzić w kłopotach. Do naczynia z wodą wsadzamy jedną żabę tylko oślepioną i drugą pozbawioną mózgu i zaczynamy powoli wodę ogrzewać; jak tylko temperatura się podniesie, żaba ślepa staje się niespokojną, zaczyna się kręcić i skakać i usiłuje pomimo ślepoty wydobyć się z naczynia. Natomiast żaba bez mózgu siedzi spokojnie i śmiertelne stężenie z gorąca zastaje ją w tej samej pozycji, jaką zajmowała pierwotnie. Przemawia to oczywiście przeciwko obecności świadomości w rdzeniu pacierzowym. Ale nie jest to dowodem bezpośrednim błędności wniosków Pflügera, to też zdania pozostały podzielone. Zdaje mi się, że dziś możemy dowieść, że spostrzeżenia Pflügera nie tylko pozwalają na inne tłumaczenie, ale nawet bezwarunkowo takowego wymagają i że byłoby błędem robić je probierzem świadomości. W doświadczeniach z ogniem węgorka mamy bowiem do czynienia z tropizmami. Wskutek tego ciało porusza się w przeciwną stronę. W przypadkach tych świadomość nie gra większej roli, niż w odczynach tropizmowych u roślin. Cała dyskusja o duszy rdzeniowej była zbyteczną i można było jej uniknąć, gdyby się Pflüger przekonał, że zjawiska takie, które metafizycy nazywają świadomością, są po prostu funkcją mechanizmu w pamięci asocjacyjnej. W tym przypadku pytanie brzmi, jak następuje: Czy zwierzę z głową uciętą posiada jeszcze pamięć asocjacyjną, czy też wszystkie jego odczyny zależą od mechanizmów i pobudliwości odziedziczonych. Fizjologia porównawcza dowodzi, że wszystkie odczyny takich zwierząt operowanych napotkać można u form, nie posiadających pamięci asocjacyjnej. Mechanizmy, warunkujące pamięć asocjacyjną u kręgowców, są zapewne umiejscowione w półkulach mózgowych, u bezkręgowych — prawdopodobnie w zwoju nadprzelykowym.

5. Dusza rdzeniowa nie stanowi jedyne go błędu, jaki popełnili biologowie wprowadzeni na fałszywą drogę przez ślepe trzymanie się rozumowań metafizycznych. Drugim, a może i ważniejszym jeszcze błędem jest twierdzenie, jakoby świadomość istniała w każdym zwierzęciu, na każdym stopniu rozwoju, nawet w jajku. Niektórzy autorowie robią zarzut, że zjawisko takie, jak świadomość lub dusza nie może w ciele pojawiać się nagle na pewnym stopniu rozwoju. To, co uważają za słuszne dla ontogenezy, stosuje się i do filogenezy: skłonni są do przypuszczenia, że każde zwierzę posiada świadomość. Wszystkie te spekulacje upadają z chwilą, gdy się wyemancypujemy z pod wpływu metafizyki, przyjmując, że terminem „świadomość” albo „dusza” metafizyka nazywa zjawiska pamięci asocjacyjnej, które są uwarunkowane ściśle przez pewne mechanizmy fizyczne, takie same jak np. dioptryczny aparat oka. Nie przypuszczam, ażeby ktokolwiek twierdził, że każde zwierzę posiada przyrząd, skupiający promienie świetlne wychodzące ze świecącego punktu w jeden punkt powierzchni ciała dla tego tylko powodu, iż istnieje ją zwierzęta, posiadające taki aparat. Dalej nie przypuszczam, aby nasi biologowie metafizycy twierdzili, że ten aparat dioptryczny istnieje już w ludzkim jajku; że zatem już jajko to zdolne jest do wzrokowego spostrzegania przestrzeni; w ten sposób doszlibyśmy do niczym nie uzasadnionego twierdzenia, że postrzeganie rozpoczyna się już w pewnym okresie rozwoju zarodkowego lub pozarodkowego. W zjawiskach psychicznych rzecz ma się zupełnie tak samo; należy tylko uznać, że to, co nazywamy zjawiskiem psychicznym, jest tylko metafizycznym określeniem funkcji pamięci asocjacyjnej. Podobnie jak nasz aparat dioptryczny zaczyna być czynnym, kiedy oko osiągnie pewien stopień rozwoju, tak i mechanizm pamięci asocjacyjnej zaczyna działać dopiero wtedy, gdy mózg doszedł do pewnego stopnia rozwoju. I tak samo jak tylko pewne zwierzęta posiadają aparat do postrzegania wzrokowego przestrzeni, tak samo tylko pewne zwierzęta zaopatrzone są w mechanizm niezbędny dla pamięci asocjacyjnej ¹⁾. Moim zdaniem, stanowczo

¹⁾ Rozumowanie powyższe rozstrzyga także kwestję świadomości u roślin, zarówno jak barbarzyńskie pojęcia świadomości cząsteczek i atomów.

już dziś uznać możemy niektóre zjawiska rozwoju zarodkowego za funkcję nieciągłą. Jest to mniej widoczne, gdy ograniczymy się w badaniu do metod barwienia i anatomji, a natomiast staje się oczywistym przy pomocy niektórych metod fizjologicznych. Czysty roztwór $\text{NaCl}^{5/8}\text{n}$ działa nadzwyczaj trująco na jaja *Fundulus* w ciągu pierwszych 12 godzin. Później to trujące działanie wybitnie się zmniejsza. Mamy tu niewątpliwą nieciągłość w fizycznych lub chemicznych właściwościach zarodka, począwszy od 12-iej godziny po zapłodnieniu. Inny przykład nieciągłości przedstawia początek krążenia. Przed początkiem krążenia KCl w roztworze $^{5/8}\text{n}$ nie jest bardziej szkodliwe dla zarodka *Fundulus*, niż taki sam roztwór NaCl . Skoro tylko serce zaczyna bić, KCl staje się znacznie bardziej trującym od NaCl . Podobną nieciągłość spotykamy przy badaniu skutków braku tlenu.

Jak tylko się rozpocznie obieg krwi, zarodek *Fundulus* od razu staje się bardzo wrażliwym na brak tlenu. Czynnościowe zmiany w zarodku występują więc w sposób nagły, a nie stopniowy lub ciągły. Bicie serca np. zaczyna się w pewnym czasie nagle, gdy organizm już osiągnął pewien stopień rozwoju. Myśl stałego, nieprzerwanego rozwoju nie daje się pogodzić z ogólnymi fizycznymi własnościami protoplazmy albo materji koloidalnej. Materje koloidalne naszej protoplazmy posiadają punkty krytyczne: jeśli będziemy podnosili ciśnienie gazu, mającego temperaturę niższą od pewnego określonego stopnia, wówczas w pewnym określonym punkcie krytycznym gaz się skropli. Koloid zmienia swój stan bardzo łatwo, i pewna ilość warunków, jako to: temperatura, jony, euzymy mogą spowodować taką zmianę. Materiał tego rodzaju sam z siebie prowadzi do szeregu zmian nieciągłych; stopniowy, ciągły rozwój taki, jak go mieć chcą darwińscy, jest w rzeczywistości wykluczony.

Węgorz ma stereotropizm dodatni. Tak samo jak *ne-reida* i wiele owadów, jak trzony polipa, jak korzenie wielu roślin, węgorz zmuszony jest dotykać swym ciałem ze wszystkich możliwych stron przedmiotów twardych. Przeważnie przebywa po szczelinach. Nie jest to żaden objaw świadomości, tak samo jak wdrażanie się korzenia w piasek. Znajdujemy to we wszystkich segmentach węgorza i jeżeli go

z jednej strony dotkniemy palcem, następują dodatnio stereotropijne zgięcia w kierunku palca. Tarcie jest podniecią podnoszącą napięcie mięśni po stronie podrażnienia. Ale chociaż węgorz posiada stereotropizm dodatni, to jednak termotropizm jego jest ujemny. Za zbliżeniem ciała palącego się następuje zwiótczenie mięśni poruszających ciało w kierunku strony drażnionej.

Zgadamy się oczywiście na to, że u zwierząt, obdarzonych pamięcią kojarzącą, zachodzą różnice w udoskonaleniu tej ostatniej. Różnice te polegają w swej głównej istocie na różnicach pojemności i zdolności odpowiadania. Przez różnicę pojemności rozumiem tę okoliczność, że ilość elementów pamięci, jakie może objąć i odtworzyć dany mózg, lub zwłaszcza półkule mózgowe, są różne u różnych postaci zwierzęcych. Przez różnicę zdolności odpowiadania rozumiem łatwość wytwarzania kojarzeń. W przypadku większego kompleksu czuć, potrzeba, aby łatwo były odtwarzane obrazy pamięciowe, odpowiadające pewnym częściom składowym kompleksu; przy powstaniu czucia bardzo elementarnego, wynurzają się większe obrazy pamięciowe, i wśród ich składników znajduje się to czucie elementarne. To, co nazywamy inteligencją, określa się przez liczbę możliwych obrazów pamięciowych (pojemność) i przez zdolność odpowiadania. Ten ostatni wzgląd jest może ważniejszy, dopóki pojemność nie spada niżej poziomu przeciętnego. Człowiek rozsądny różni się od głupca między innymi łatwością analizowania, resp. syntezowania wynurzających się kompleksów czuć za pomocą pamięci asocjacyjnej, t. j. u człowieka powolnego lub głupiego kojarzenie wywołuje tylko takie obrazy pamięciowe, które pod bardzo wieloma względami zgadzają się z kompleksem wzbudzającym; natomiast w umyśle lotnym kojarzenie wywołuje takie kompleksy pamięciowe, które z kompleksem wzbudzającym zgadzają się tylko w pojedynczych pierwiastkach.

6. Z tego, cośmy powiedzieli dotąd, jasno wynika, że absolutna masa mózgu nie jest warunkiem istotnym, stanowiącym o stopniu inteligencji. W rzeczy samej okazuje się, że np. u psów niektórych ras masa mózgu zmienia się wraz z wagą ciała. Psy drobnej rasy pomimo to mogą być inteli-

gientniejsze od psów wielkiej rasy. Obok tego wynika stąd, że praca umysłowa znajduje się w zupełnie innym stopniu zależności od przemiany materji w układzie nerwowym centralnym, jak, dajmy na to, praca mięśnia od przemiany w nim materji. Wydolność mięśnia jest proporcjonalna do jego masy i zapewne tak samo rzecz się ma z gruczołami. Waznie mózgu ludzkiego dowiodło dostatecznie, że masa mózgu, dopóki nie spada poniżej pewnej miary, nie wykazuje żadnego związku ze stopniem inteligencji.

Fakty te dowodzą, że liczba komórek zwojowych nie pozostaje w bezpośrednim stosunku do stopnia inteligencji. Mały piesek ma mniej komórek zwojowych niż duży, i wielkość komórek względnie mało się różni u psów różnych rozmiarów.

Speck, który pierwszy zwrócił uwagę na tę różnicę pomiędzy mięśniami a mózgiem (8), zrobił jeszcze inne ważne odkrycie, a mianowicie, że przy braku tlenu pamięć asocjacyjna znika nasamprzód, a wraz z tym ustaje świadomość. Doświadczenia jego polegały na tym, że wdychał ze zbiornika powietrze ubogie w tlen i jednocześnie rachował. Jak tylko ciśnienie parcjalne tlenu w powietrzu wdychanym spadało poniżej 8% atmosfery, zapominał liczyć i zaraz tracił przytomność, chociaż inne funkcje ciała nie uległy żadnym zmianom. Speck wnosi stąd, że półkule mózgowe są najczulsze na brak tlenu. Nie wynika stąd jeszcze, ażeby półkule mózgowe musiały mieć z całego organizmu najbardziej energiczną przemianę materji. Być może, że brak tlenu wpływa ujemnie na fizyczne właściwości koloidów substancji mózgowej w ten sposób, że funkcjonowanie mechanizmu pamięci asocjacyjnej staje się niemożliwe.

Wykazałem, że brak tlenu prowadzi niekiedy do rozpuszczenia ścianek komórkowych i, zdaje się, że jest to niemal prawo ogólne, że w takich warunkach nie może się utworzyć trwała ścianka komórkowa. Być może, że w razie braku tlenu ulegają powstrzymaniu zmiany fizyczne w stanie niektórych składników mózgu, niezbędne dla funkcjonowania pamięci.

U psychjatrów spotykamy dosyć rozpowszechniony pogląd, że gdy mózg zawiera bardzo wielką ilość krwi, ciało

uczuwa pewien stan szczególniejszego zadowolenia. Przypominam sobie wykład popularny pewnego wybitnego psychjatra, w którym ten twierdził, że gdy mózg zawiera dużo krwi, posiadacz tego mózgu doznaje absolutnego szczęścia, w rodzaju odurzenia szampanem. Oczywiście psychjatra ten wyobraża sobie, że im żywszy jest dopływ krwi, tym lepsze odżywianie mózgu, a ze spotęgowaniem odżywiania wzrasta uczucie zadowolenia. Pomiedzy środkami odżywczeimi, których dopływ do mózgu wzmagą się z rozszerzeniem tętnic, pierwsze miejsce zajmuje tlen. Dawniej przypuszczano, że odżywianie zależy od ilości tlenu; dziś jednak wiemy z pewnością, że zużytkowanie tlenu zależy od spraw wewnętrznych, prawdopodobnie fermentacyjnych, zachodzących w tkankach. Gdy w mózgu jest dosyć tlenu na utlenienie wszystkich substancji odtleniających, to nadmiar tlenu nie ma żadnego znaczenia. To samo można powiedzieć o wszystkich innych częściach składowych pożywienia. W warunkach normalnych dowóz tlenu przy przeciętnym dopływie krwi do mózgu jest i tak zupełnie dostateczny. Jest to jeden z najelementarniejszych faktów fizjologii, że wzmożony dowóz tlenu ponad miarę niezbędną nie potęguje przemiany materji. Z tym, cośmy powiedzieli, zgadza się fakt, że, jak to wykazały niezmiernie staranne doświadczenia Specka, praca umysłowa nie wywiera żadnego wpływu na sprawy utleniania; w ogólności dotąd nie udało się stwierdzić żadnego określonego wpływu pracy umysłowej na przemianę materji. Stąd nie wynika jednak jeszcze, ażeby praca mózgu przebiegała wogóle bez żadnych zmian materjalnych; tylko te zmiany materjalne, które uwarunkowane są przez pracę umysłową, są zbyt małe, ażeby je można odnaleźć w ogólnej przemianie materji. Twierdzenie, jakoby rozszerzenie naczyń krwionośnych mózgu wywoływało uczucie szczęścia, nie opiera się na żadnym naukowo uzasadnionym fakcie.

Zmiany ameboidalne w komórkach zwojowych próbowano zużytkować dla wytłumaczenia zjawisk kojarzenia. Co się tyczy normalnych procesów kojarzenia, to te zmiany ameboidalne nie mogą żadnej grać roli, są bowiem o wiele za powolne. Znane są ruchy w czopkach i w barwiku siatkówki; pogląd, jakoby te ruchy protoplazmy miały jakieś znacze-

nie dla postrzegania przestrzeni lub barw, został porzucony dla powyższych względów.

Inni autorowie sądzą, że niezupełne kojarzenie, jak w przypadku marzeń sennych, lub ustanie kojarzenia, jak w głębokim śnie lub po użyciu narkotyków, są to następstwa częściowego lub całkowitego przerwania komunikacji pomiędzy komórkami zwojowymi wskutek kurczenia się wyrostków. Nie zdaje mi się, ażeby tak daleko sięgające wywo-
dy mogły mieć charakter stanowczy.

XVII.

Lokalizacja anatomiczna i psychiczna.

1. Z faktów podanych w poprzednim rozdziale wynika, że półkule mózgowe są niezbędnym narządem dla zjawisk pamięci asocjacyjnej. Nie jesteśmy całkowicie w prawie twierdzić, że jest to narząd specyficzny dla tych funkcji. Możliwe, choć nieprawdopodobne jest, że i inne części mózgu mają również udział w tej sprawie; to pewna, że rdzeń pacierzowy nie ma udziału w tej czynności, gdyż zwierzęta, u których rdzeń został przecięty lub w znacznej części usunięty, nie wykazują żadnych braków w procesie pamięci asocjacyjnej.

Półkule mózgowe stanowią dodatek do segmentalnego układu nerwowego centralnego. Są one związane z każdym ze zwojów segmentalnych za pomocą specjalnych włókien nerwowych. Każdy z tych rozmaitych pęczków włókien wchodzi do kory mózgowej w rozmaitych miejscach—wobec tego jasną jest rzeczą, że drażnienie oddzielnych punktów kory za pomocą prądu elektrycznego o minimalnym natężeniu, sprowadzać musi odczyn, dający wyniki rozmaite. Tak np. u psa prąd minimalnej siły przechodzący przez punkt D (fig. 39, patrz str. 204), w którym wchodzi do kory mózgowej włókna, idące od segmentu barkowego w rdzeniu pacierzowym i odwrotnie, musi sprowadzać skurcz pewnych mięśni łapy przedniej. Drażnienie okolicy A (fig. 39), połączonej z czuciowemi i ruchowemi zwojami oczu, wywołać musi ruchy tych ostatnich. Nadto, oczywistą jest rzeczą, że uszkodzenie okolicy D kory mózgowej musi sprowadzić odmienne nieco

skutki następcze, niż uszkodzenie okolicy A. W pierwszym przypadku należy oczekiwać zaburzeń ruchowych w łapie przedniej, w drugim -- zaburzeń wzrokowych.

Oczywiście nie należy się spodziewać, żeby układ włókien segmentalnych w korze mózgowej ściśle się zgadzał z układem zwojów w rdzeniu pacierzowym. W czasie procesu wzrostu rozmieszczenie oddzielnych elementów w półkulach mózgowych ulega znacznym zmianom. Wskazują na to fałdy tworzące się na powierzchni. Być może, że nie wszystkie zwoje segmentalne wysyłają włókna wprost do

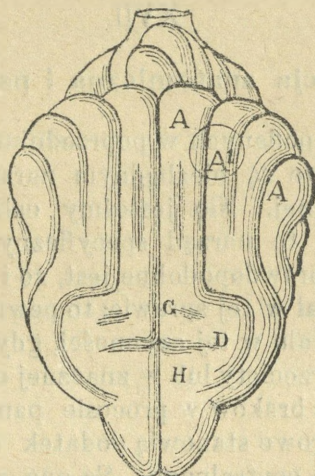


Fig. 39. Kora półkul mózgowych psa. A¹, A, A — sfera wzrokowa. G — okolica kończyny tylnej. D — okolica kończyny przedniej. H — okolica mięśni karku (podług Munka).

półkul; być może, że niektóre zwoje połączone są więcej niż z jednym miejscem lub okolicą kory. Z faktu, że oddzielne pęczki włókien, idących od różnych zwojów segmentalnych, wchodzą do kory w osobnych miejscach, niektórzy autorowie wysnuli wniosek, że tam zachodzi nie tylko *anatomiczne umiejscowienie włókien, lecz i psychiczne zlokalizowanie czynności*. Przypuszczają oni, że różne funkcje psychiczne odbywają się w różnych okolicach kory. Okolica potylicowa, gdzie wchodzi włókna idące od zwojów segmentalnych nerwu wzrokowego, uważana jest przez tych autorów za siedlisko świadomości.

mości wzrokowej. O miejscu D (gdzie wchodzi lub wychodzą włókna ramieniowe) mówią oni, że jest siedliskiem „świadomości łapy przedniej”. Przypuszczenia te znajdują się w sprzeczności z prostymi faktami pamięci asocjacyjnej. Procesy zachodzące społecznie w różnych narządach zmysłów zlewają się w naszej pamięci. Zapach róży przypomina nam jej obraz wzrokowy. Nie byłoby to możliwe, gdyby procesy wzrokowe były ściśle ograniczone do pewnej okolicy półkul mózgowych; muszą one dochodzić do okolicy węchowej i vice versa. To samo można powiedzieć o innych rodzajach podrażnień oraz o kombinacji więcej niż dwu podniet. Nadto, możemy sobie przypominać nie tylko społeczne wrażenia zmysłowe, ale i całe serje zależne od następujących po sobie podniet rozmaitego charakteru, jeżeli tylko pierwszy element takiej serji został wywołany. To dowodzi, że nawet skutki następcze podniety muszą wszystkie rozciągać się na półkule mózgowe; w ten sposób może nastąpić zlanie się procesów odbywających się w mózgu jeden po drugim. Rzecz jasna zatem, że przypuszczenie o lokalizacji funkcji psychicznych w korze mózgowej sprzeciwia się elementarnym faktom pamięci asocjacyjnej w korze mózgowej.

2. Doświadczalne badanie mózgu wskazuje, że z jednej strony lokalizacja anatomiczna w korze istnieje tylko do pewnego stopnia, z drugiej zaś przypuszczenie lokalizacji psychicznej pozostaje w sprzeczności z faktami. Okolica potylicowa półkul mózgowych uchodzi zwykle za siedlisko procesów wzrokowych; okolica ciemieniowa zaś — za siedlisko słuchowych. Po usunięciu okolicy potylicowej ustają jakoby tylko procesy wzrokowe; po usunięciu okolic ciemieniowych — tylko słuchowe. Wiemy, że osoby ślepe i głuche od urodzenia posiadać mogą normalną, a nawet wybitną inteligencję (Laura Bridgman). Gdyby teoria lokalizacji psychicznej była słuszną, należałoby oczekiwać, że zwierzę, pozbawione ciemieniowych i potylicowych okolic półkul mózgowych powinno być ślepe i głuche, ale powinno pozostać normalnym pod każdym innym względem. Tymczasem Goltz wykazał, że zwierzę takie (pies) staje się bezwzględnie idjotą. Procesy kojarzenia bowiem czuć pozostałych nie odbywają się już normalnie. To zgadza się z przypuszczeniem,

że w procesach kojarzenia półkule mózgowe występują jako całość, a nie jako mozaika pewnej liczby niezależnych części.

Goltz dowiódł, że usunięcie jednej całej półkuli u psa nie wpływa zupełnie na zmianę jego osobowości, że, innemi słowy, całkowita suma jego kojarzeń pozostaje ta sama. Pies poznaje swoich przyjaciół i wszystkie przedmioty, które znał przedtem i reaguje w ten sposób, że wnosić należy, iż jego pamięć asocjacyjna nic nie ucierpiała wskutek operacji. Natomiast po usunięciu przednich części obu półkul, pies nie jest już normalny i staje się idjotą; reaguje inaczej, niż to czynił poprzednio, i nie ulega żadnej kwestji, że jego pamięć asocjacyjna musiała ucierpieć. To samo następuje po usunięciu obu tylnych połów półkul mózgowych.

Jeżeli się teraz spytamy, od czego zależy ta różnica, trudno dać na to odpowiedź. Moglibyśmy powiedzieć, że prawa i lewa półkula są do pewnego stopnia symetryczne, gdy tymczasem przednia i tylna część nie są symetryczne pomiędzy sobą. Jeżeli ważną rzeczą jest postać lub ustawienie elementów mózgowych, możnaby przypuścić, że w mózgu z jedną tylko półkulą wszystkie procesy odbywają się mniej więcej normalnie; natomiast w mózgu w obu tylko przednich lub tylnych połowach półkul procesy kojarzenia odbywają się w sposób uszkodzony. Stąd idjotyzm, następujący po takich operacjach. Możemy to zilustrować za pomocą analogicznego doświadczenia z fizjologii dźwięku. Każdej samogłosce właściwy jest ton pewnej wysokości. Jeżeli śpiewak śpiewa w tonie wyższym, wówczas odnośna samogłoska wychodzi niewyraźnie. Być może, że w mózgu wyżej wspomnianych psów kojarzenia stają się niemożliwe lub utrudnione wskutek ustania niektórych procesów elementarnych.

3. Chciałbym tu wspomnieć, że spostrzeżenia Goltza wskazują na związek pomiędzy większą częścią okolic półkul mózgowych a niektórymi okolicami rdzenia przedłużonego. Pies, pozbawiony przednich połów obu półkul mózgowych, ma tendencję do biegania z głową pochyloną na dół. Pies, pozbawiony tylnej połowy obu półkul, zdradza skłonność wręcz przeciwną: porusza się mało i głowę trzyma podniesioną do góry; łapy przednie są sztywne i często wyprężone na przód. Różnica w postawie i ruchach obu tych zwierząt

przypomina różnicę w postawie amblystoma drażnionej prądami stałymi. Pies, pozbawiony przednich połów obu półkul, przypomina postawę amblystoma drażnioną prądem zstępującym, natomiast postawa psa bez potylicowych połów obu półkul przypomina amblystoma drażnioną prądem wstępującym (patrz rozdz. 11). Gdy u psa usuniemy jedną półkulę mózgu, a drugą pozostawimy nietkniętą, wówczas wystąpią ruchy manieżowe ku stronie uszkodzonej. Mamy tu niewątpliwą analogję z dawnymi doświadczeniami Magendie'go i Flourens'a nad przecinaniem odnoży mózdzku.

Psy, pozbawione przednich półkul, stają się często niepokojne i złe; natomiast psy, pozbawione półkul potylicowych, są zawsze dobre i łagodne. To dowodzi, że istnieć musi pewien związek pomiędzy półkulami mózgu a narzędziami ciała, którego dzisiaj nasza znajomość lokalizacji anatomicznej nie pozwala bliżej określić.

4. Ci, którzy uznają psychiczną lokalizację w półkulach mózgowych, opierają swe twierdzenia głównie na skutkach nieznaczących uszkodzeń. Jeżeli nasze zapatrywanie jest słuszne, to należy się spodziewać, że niewielkie uszkodzenia albo nie będą sprowadzały żadnych wyraźnych zaburzeń funkcjonalnych, albo wywołają zaburzenia, które się nie więcej odbiją na psychice, niż przecięcie nerwu obwodowego. Hitzig i Fritsch pierwsi niszczyli korę mózgową ośrodka łapy przedniej (D, fig. 39) w jednej półkuli mózgowej u psa. Gdy ośrodek ten został zniszczony w lewej półkuli, wówczas prawa łapa wykazywała następujące zaburzenia: „Zwierzęta, biegnąc, stawiały prawą łapę przednią nieodpowiednio, albo więcej do środka, albo więcej na zewnątrz jak drugą, lub też łapa ta bardzo łatwo poślizgiwała się ku stronie zewnętrznej i zwierzę padało. Z drugą łapą nigdy się to nie zdarzało. Żadnego ruchu nie było brak w zupełności, tylko przyciąganie łapy prawej było nieco słabsze. Przy staniu występowały zupełnie podobne objawy. Oprócz tego darza się, że zwierzę stawia łapę przednią grzbietem na dół zamiast podeszwą, nie spostrzegając tego wcale. Gdy pies stał spokojnie, można było bardzo łatwo nadawać łapie położenie nienormalne“. Ze spostrzeżeń tych autorowie wyprawdzają wniosek następujący: „Zwierzęta miały oczywiście

niedostateczną *świadomość* stanu, w jakim się ta kończyła znajdowała, utraciły one zdolność do wytwarzania sobie *pełnych i całkowitych wyobrażeń* o niejⁿ. Zdaniem Hitziga mamy tu przed sobą zaburzenie psychiczne, albo, jakbyśmy powinni powiedzieć, zaburzenie pamięci asocjacyjnej. Ale to ostatnie ogranicza się wyłącznie do takich procesów, w których bierze udział prawa łapa przednia. Naszym zdaniem zjawiska, obserwowane przez Hitziga pochodzą z osłabienia niektórych grup mięśni oraz wrażliwości w prawej łapie. Zaburzenia takie mogą równie dobrze nastąpić skutkiem ucięcia niektórych obwodowych włókien nerwowych.

Goltz dowiódł, że psychologiczna interpretacja Hitziga jest błędna. Gdyby Hitzig miał słuszość, powinniśmy przypuszczać, że, po usunięciu ośrodka łapy prawej, pies przestanie używać prawej łapy jako ręki, gdyż takie jej zastosowanie opiera się na czynności pamięci asocjacyjnej. Goltz zauważył nietylko ośrodek, ale całą lewą półkulę u psa, który był nauczony odkopywać swoje pożywienie z kupy żwiru. Pies ten wykazywał w prawej łapie wszystkie zaburzenia opisane przez Hitziga. Pomimo to odkopywał swe pożywienie (kawałki mięsa) z kupy żwiru w dalszym ciągu za pomocą prawej łapy przedniej; chętniej posługiwał się w tym celu lewą łapą. Ale gdy mu tego zabraniano, używał prawej łapy z równie dobrym skutkiem. To doświadczenie dowodzi, że świadomy albo psychiczny charakter ruchów przedniej łapy pozostaje bez szwanku po usunięciu odnośnego ośrodka korowego. Dokładna obserwacja sposobu, w jaki pies się posługuje tą prawą łapą, stwierdza osłabienie niektórych grup mięśniowych wskutek operacji, a ściślejsza analiza tych czysto mięśniowych zaburzeń tłumaczy nam te zboczenia, którym Hitzig błędnie przypisywał charakter psychiczny. Usunięcie ośrodka łapy przedniej sprządza osłabienie napięcia mięśni wyprostnych tej łapy (a może i innych jeszcze grup mięśniowych). Dla tego też łapa łatwo się ślizga i zgina się w kostce, tak iż zwierzę staje na grzbietowej powierzchni stopy, zamiast na podszewie. Zwierzę nie czuje, że łapa jego znajduje się w nienormalnym położeniu. Zależy to po części od zmniejszenia odporności wskutek osłabienia niektórych grup mięśniowych, po części zaś od zmniejszenia czułości

skóry. Goltz znalazł, że potrzeba większego ucisku na skórę łapy, ażeby zmusić psa do cofnięcia jej ku jednej z łap pozostałych. To nam tłumaczy, dla czego pies nie czuje wcale, gdy łapa, której ośrodek korowy został usunięty, wstawiona będzie do zimnej wody. Tak więc nastąpiły zmiany w napięciu niektórych mięśni i zmniejszenie czułości skóry, co wystarcza do wytłumaczenia wszystkich zaburzeń, spostrzeżanych przez Hitziga; „świadomość“ mięśniowa, wbrew twierdzeniu Hitziga, pozostała zachowaną. Do pewnego stopnia podobne następstwa sprowadzić może przecięcie tylnych korzonków nerwów ręki. A jednak trudnoby było twierdzić, że ośrodek psychiczny ruchów ręki umiejscowiony jest w tylnych korzonkach. Dalszym dowodem, że zaburzenia opisane przez Hitziga są następstwem zmniejszonego napięcia mięśni wyprostnych, jest fakt, że u człowieka, którego ręka jest sparaliżowana wskutek miejscowego cierpienia w półkulach mózgowych, rozwija się po pewnym czasie skurcz mięśni, powodujący zgięcie ręki. Nie wszystkie mięśnie ręki są całkowicie porażone wskutek cierpienia w półkulach, ale napięcie mięśni wyprostnych zmniejszyło się, i wskutek tego położenie ręki zależy wyłącznie od napięcia zginaczy.

W doświadczeniu Goltza usunięty był tylko ośrodek łapy przedniej. Mówiono dawniej, że ośrodek lewej łapy, znajdujący się w drugiej półkuli, spełnia po operacji funkcje psychiczne dla obu łap. Wykonałem doświadczenie, wobec którego ten zarzut jest niemożliwy. Nauczyłem psa chodzić na tylnych łapach, gdy chciał dostać jeść. Potym usunąłem w obu półkulach ośrodki łap tylnych (G, fig. 39). Pomimo tej operacji pies chodził dalej na tylnych łapach zupełnie dobrze. Gdy mu dawałem pożywienie, albo gdy na to czekał, stawał chętnie na tylnych łapach. *Akty świadomości czyli kojarzenia, dotyczące łap tylnych, nie uległy nadwężeniu*; stanowczo jednak wystąpiły zaburzenia mięśniowe, gdyż pies nie mógł się już utrzymać na tylnych łapach równie długo, jak przed operacją. Psa tego pokazywałem na zjeździe przyrodników w Berlinie w r. 1886. Na drugi dzień po demonstracji zabiłem psa i pokazywałem jego mózg. Ośrodki łap tylnych były usunięte w zupełności.

Jednakowoż należy dokładnie ustalić, że nie każde ograniczone uszkodzenie ośrodków ruchowych prowadzi do zaburzeń. Jest to wielkiej wagi nietylko dla teorii, ale i dla praktyki. Lekarz nie powinien się dziwić, jeżeli obdukcja pośmiertna wykaże ograniczone uszkodzenie kory mózgowej, które nie spowodowało żadnych oznak klinicznych. Jasna rzecz, że w niektórych narządach, łatwiej niż w innych, występują zaburzenia po uszkodzeniu kory mózgowej. Operacja w okolicy ośrodka łąp przednich łatwiej spowodza zaburzenia, niż operacja w okolicy ośrodka łąp tylnych. Są pewne części ciała, w których nie występują żadne zaburzenia po usunięciu tak zw. odnośnych ośrodków w korze mózgowej. Nikomu się nie udało otrzymać częściowego lub całkowitego porażenia górnej powieki u psa, albo zniesienia czułości rogówki przez operowanie kory mózgowej. Co więcej, należy pamiętać, że wszystkie zaburzenia, następujące u psa po nieznanym uszkodzeniu kory mózgowej, są natury przemijającej.

5. Nietylko zaburzenia ruchowe ale i czuciowe, następujące po operacjach na półkulach mózgowych, uważane były za zaburzenia psychiczne. Wiadomo, że uszkodzenie powierzchni płatów potylicowych spowodza zaburzenia wzrokowe. Zaburzenia takie, następujące po niewielkim uszkodzeniu jednej ze sfer wzrokowych, Munk uważał za psychiczne. W każdym z płatów potylicowych znajduje się niewielka przestrzeń (A, fig. 39), której zniszczenie spowodza podług Munka ślepotę psychiczną w przeciwnym oku. Ślepotą psychiczną nazywa Munk, jeżeli pies nie poznaje tego, co widzi, chociaż bynajmniej nie jest ślepy. Po usunięciu kory mózgowej z okolicy A, na lewej półkuli, pies wykazuje ślepotę psychiczną prawego oka. Pies taki np. nie lęka się ognia ani bata, gdy lewe jego oko jest zamknięte. Munk przypuszcza, że obraz pamięciowy bata lub płomieni zdeponowany był w okolicy A, i został utracony z utratą tej okolicy. Można dowieść, że Munk myli się co do charakteru psychicznego zaburzenia wzrokowego, które nastąpiło po wyżej wymienionej operacji, tak samo, jak Hitzig był w błędzie, nadając psychiczny charakter zaburzeniom ruchowym, wywołanym przez zniszczenie ośrodka łąpy przedniej. W większo-

ści wypadków usunięcie okolicy A, w jednej półkuli nie sprowadza żadnych zaburzeń wzrokowych. Gdzie zaburzenia takie występują, tam mają one tylko przejściowy charakter. Zauważyłem natomiast, że psy takie nie poznają przedmiotów okiem przeciwnym, ale dla zupełnie innych przyczyn niż przypuszczał Munk.

Wiadomo, że u człowieka zniszczenie sfery wzrokowej jednej półkuli, sprowadza te same zaburzenia, co zniszczenie pasma wzrokowego tej samej strony, a mianowicie ślepotę połowiczną w przeciwległej połowie pola wzrokowego. Zaburzenie to nie jest wcale psychiczne, a czysto fizjologiczne, sprawia ono utratę pobudliwości w jednej połowie każdej siatkówki, a nie zakłóca w niczym procesu kojarzenia. To samo następuje u psa po uszkodzeniu sfery wzrokowej w jednym punkcie, z tą różnicą jednak, że utrata pobudliwości nie jest zupełna. Tak więc, u człowieka, po uszkodzeniu lewej okolicy potylicowej, następuje ślepotą połowiczna w lewej połowie obu siatkówek, i pacjent nic nie widzi w prawej połowie pola widzenia. U psa ta sama operacja sprowadza, zamiast całkowitej ślepoty połowicznej, niedowidzenie połowiczne. Pies taki nie jest ślepy w prawej połowie pola widzenia, a ma tylko wzrok osłabiony. Zachowuje się on jak zwierzę, zwracające mniejszą uwagę na odnośną połowę pola wzrokowego, albo jak takie, którego próg pobudliwości w danej połowie został obniżony. Jeżeli przed psem takim będziemy trzymali dwa kawałki mięsa, w obu rękach jednocześnie, pies stale wybierać będzie lewy kawałek. Wygląda to tak, jakby wcale nie widział prawego kawałka. Wiemy, że poruszający się przedmiot stanowi silniejszą podniecię wzrokową, niż znajdujący się w miejscu. Jeżeli będziemy trzymali przed psem dwa kawałki mięsa jak wyżej z tą tylko różnicą, że kawałek, znajdujący się w prawej połowie pola wzroku będzie poruszany, pies chwyci za ten ostatni. To dowodzi, że u psa próg pobudliwości wzrokowej w prawej połowie pola widzenia podniósł się. Jakimże sposobem mógł Munk wziąć niedowidzenie połowiczne za zaburzenie psychiczne? U psa rozbieżność osi wzrokowych jest większa, niż u człowieka. Wskutek tego prawa połowa pola widzenia więcej jest kontrolowana przez prawe oko, niż przez lewe. W razie niedo-

widzenia lub ślepoty połowicznej u psa, oko strony przeciwnej, niż półkula operowana, jest ślepe albo uszkodzone daleko więcej, niż w połowie swej siatkówki. Gdy u takiego psa drugie oko jest zamknięte, pole widzenia ograniczone jest do bardzo niewielkiej przestrzeni, i pies nie poznaje przedmiotów, chociaż nie jest całkowicie ślepy. Zaburzenie, które Munk wziął błędnie za ślepotę psychiczną, jest w rzeczywistości niedowidzeniem lub ślepotę połowiczną.

6. Jednym z wielu argumentów, któremi Munk dowodził, że zaburzenia wzrokowe, następujące po jednostronnym uszkodzeniu sfery wzrokowej mają charakter psychiczny, było to, że zaburzenia te ustępują po sześciu tygodniach. Na podstawie tego faktu Munk zbudował następującą hipotezę: Wzrokowe obrazy pamięciowe są zdeponowane w oddzielnych komórkach zwojowych lub grupach takowych okolicy A_1 półkuli przeciwnej. W razie usunięcia tej okolicy pies traci wszystkie obrazy pamięciowe. Ale nowe obrazy wzrokowe mogą być składane w sąsiednich okolicach A_1 . Następuje to po utracie okolicy A_1 , i po sześciu tygodniach pies powraca do normalnego stanu. Gdyby hipoteza Munka była słuszną, to u psa takiego zaburzenia wzrokowe nie mogłyby ustąpić, gdyby był trzymany w ciemności: nie mógłby on wówczas nabyć nowych wzrokowych obrazów pamięciowych. Wykonałem takie doświadczenie. U psów, posiadających tylko prawe oko, w lewej półkuli zniszczona została okolica A_1 . W większości wypadków operacja nie miała żadnych następstw. U kilku psów nastąpiło niedowidzenie połowiczne. Z tych ostatnich wybrałem kilka i trzymałem je przez sześć tygodni w zupełnie ciemnym pokoju. Po wyprowadzeniu ich stamtąd okazało się, że były zupełnie normalne. To dowodzi, że powrót ich do stanu normalnego nie zależał od nabycia nowych wzrokowych obrazów pamięciowych; sprawa polegała na tym, że czysto fizjologiczne skutki podrażnienia narządu wzrokowego, które nastąpiło po operacji, znikły po niej jakim czasie.

Przychodzimy zatem do wniosku, że pozorną ślepotą psychiczną, następującą po zniszczeniu okolicy A_1 półkuli przeciwnej, jest zwykłą ślepotą lub niedowidzeniem połowicznym. Zaburzenie to ma w sobie tyleż pierwiastku psy-

chicznego, co następstwo uszkodzenia nerwu wzrokowego, a względnie pasma wzrokowego.

7. Musimy teraz poszukać wytłumaczenia, dla czego zaburzenia po niewielkich uszkodzeniach mają charakter przejściowy. Gdy uszkodzenie dotyka znacznej przestrzeni, zaburzenie jest bardziej stałe. Goltz przypuszcza, że te następstwa przemijające zależą od wstrząsu wywołanego przez operację. Do tego przypuszczenia doprowadziły go doświadczenia nad rdzeniem kręgowym. Po przecięciu rdzenia u psa, w pierwszych dniach lub tygodniach po operacji znikają wszystkie odruchy segmentalne, poniżej miejsca przecięcia: „Uciskanie tylnej łapy pozostaje bez odczynu. U samca brak erekcji prącia na drodze odruchowej. Moc nagromadza się w zwiotczalym pęcherzu. Otwór stolcowy nie zamyka się. Słowem, cała tylna połowa ciała jest pozbawiona pobudliwości. Po kilku dniach pozornie obumarły rdzeń prawie zupełnie przychodzi do siebie. Tylna część zwierzęcia wykazuje wielką liczbę zjawisk odruchowych. Niepodobna przypuszczać, że ta część rdzenia, która została odcięta od mózgu, nabrała w tak krótkim czasie zupełnie nowych władz narządu odruchowego; musimy przypuścić, że władze te były zniesione lub otamowane czasowo wskutek uszkodzenia rdzenia pacierzowego”. Zupełnie to samo dotyczy nerwów naczynioruchowych. Przecięcie rdzenia zmniejsza napięcie w naczyniach krwionośnych łap tylnych. Po jakimś czasie naczynia krwionośne przychodzą do siebie i odzyskują normalne napięcie. Gdy teraz przetniemy nerw kulszowy u tego samego zwierzęcia, następuje wówczas nowe porażenie czasowe nerwów naczynioruchowych. To dowodzi, że porażenie naczynioruchowe w łapach tylnych, następujące po przecięciu rdzenia, zależy od wstrząsu pooperacyjnego. Natura tych następstw wstrząsowych nie jest nam znana. Może wyświetlają ją doświadczenia Cyona: autor ten wykazał, że napięcie mięśni zmniejsza się po przecięciu tylnych korzonków odnośnego segmentu.

8. Ze wszystkich powyższych doświadczeń, wykonanych na psach, wynika, że niewielkie uszkodzenia nie prowadzą żadnych zaburzeń w procesach pamięci asocjacyjnej; błędem więc było ze strony Hitziga i Munka przypisywanie

charakteru psychicznego zaburzeniom następującym po wycięciu małego kawałka kory mózgowej. W większości wypadków takie niewielkie uszkodzenia nie prowadzą do żadnych zaburzeń; jeżeli zaś takowe występują, to mają one charakter taki sam, jak i następstwa uszkodzenia nerwu obwodowego. Gdy chcemy wywołać zaburzenia psychiczne przez uszkodzenie mózgu, to musi ulec zniszczeniu duża część obu półkul. Operacje, dokonane na jednej tylko półkuli, a nawet zniszczenie całej jednej półkuli nie sprowadza takich skutków.

Utrzymywano nieraz, że inteligencja stanowi funkcję specjalnych części mózgu. Hitzig i inni uważali płaty czołowe półkul za organ uwagi. Wielokrotnie usuwałem u psów oba płaty czołowe. Niepodobna było dostrzec najmniejszej różnicy w czynnościach umysłowych tych zwierząt. Nie znam operacji równie nieszkodliwej dla psów, jak usunięcie płatów czołowych. Flechsig sądzi, że czynność umysłowa koncentruje się nietylko w płatach czołowych, ale i w niektórych innych okolicach kory mózgowej; mieszczą się tam tak zwane przez niego „ośrodki kojarzenia”. Usuwałem korę tych „ośrodków“ Flechsiga u psów, ale nigdy nie udało mi się spostrzec nic takiego, coby usprawiedliwiało tę hipotezę. „Ośrodki” te są takim samym błędem, jak ośrodki koordynacji w sercu. Kojarzenie jest to, podobnie jak koordynacja, efekt dynamiczny, zależny od przewodnictwa w protoplazmie. Procesy kojarzenia zachodzą w półkulach (a może i w innych częściach mózgu) tak samo wszędzie, jak koordynacja odbywa się wszędzie, gdzie tylko jest dostateczna komunikacja pomiędzy dwoma częściami protoplazmy. Doszukiwanie się specjalnych ośrodków kojarzenia jest takim samym antropomorfizmem, jak dopatrywanie się specjalnych ośrodków koordynacji.

XVIII.

Zaburzenia pamięci asocjacyjnej.

1. Wspominaliśmy wyżej o hipotezie, podług której każdy obraz pamięciowy jest zlokalizowany w specjalnej komórce zwojowej, albo w grupie takowych. Jak tylko przybywa nowy obraz pamięciowy, natychmiast zostaje złożony do jednej z komórek wolnych. Twórców tej hipotezy nie obchodzi wcale, kto te obrazy składa ani kto orzeka, jakie komórki są wolne, a jakie zajęte. Koncepcja ta traktuje obraz pamięciowy jako coś substancjalnego, t. j. jako coś, co posiada charakter masy ¹⁾. Munk twierdził, że u psa można wprost dowieść, że poszczególne obrazy pamięciowe zmysłu wzroku są zlokalizowane w oddzielnych komórkach, względnie w grupach komórek w miejscu A_1 . Na dowód przytacza dwa doświadczenia, „w których po wycięciu miejsca A_1 nastąpiła utrata wszystkich obrazów pamięciowych czuć wzrokowych, za wyjątkiem jednego, który znaleziono nietknięty; w jednym wypadku był to obraz kubła, z którego pies zwykł

¹⁾ Ta szczególniejsza mieszanina metafizyki z anatomją zawdzięcza swój początek przeważnie Gallowi. Gall był pracowitym badaczem anatomji mózgu, ale zarazem i szalbierzem. Anatomja mózgu nie była dlań dosyć sensacyjną — a więc starał się ją ożywić, mieszając ją z najgorszego rodzaju metafizyką. W różnych okolicach i zakątkach mózgu polokował rozmaite władze duszy swego pomysłu. To sztuczne połączenie metafizyki z anatomją i histologją mózgu przeszło do tradycji, która trwa dotychczas.

był pijac; w drugim — obraz ruchu ręki, za którym pies przed operacją nauczony był podawać łapę“. Te słowa Munka skłoniły mnie jeszcze za czasów studenckich do doświadczeń nad mózgiem. Wierzyłem w ich słuszność i miałem nadzieję, że było to odkrycie drogi prowadzącej do psychologii ścisłej. Rozpocząłem doświadczenia w pracowni Goltza jako zdeklarowany zwolennik Munka. Im więcej robiłem doświadczeń, tym bardziej wynikało z nich, że pośród twierdzeń Munka wiele było błędnych, zwłaszcza zaś jego skąpe dane o mniemanej lokalizacji oddzielnych obrazów pamięciowych. W moim przekonaniu owe hipotezy histologiczne i korpuskularne o charakterze obrazu pamięciowego należy zastąpić koncepcjami dynamicznymi. Dynamika procesu kojarzenia stanowi istotne zadanie fizjologii mózgu. Nawet gdyby hipotezom o lokalizacji nie przeczyły wszystkie fakty, to i wtedy wykrycie wszystkich ośrodków nie rozwiązywałoby zagadnienia dynamicznego. Pokazując studentowi, gdzie stoi dynamomaszyna, nie wytłumaczymy mu wcale dynamiki motora elektrycznego.

Wspominaliśmy wyżej, że procesy kojarzenia mogą się stać anormalnymi w razie uszkodzenia lub braku niektórych pierwiarwiastów składowych. Za przykład wybrałem zdolność naszą poznawania samogłosek. Gdy samogłoska zostaje wygłoszona w tonie tak wysokim, że wykluczony jest jej swoisty dźwięk określający, wówczas wychodzi ona niewyraźnie. Badanie chorych dotkniętych amnezją zdaje się potwierdzać tę analogję. Niepodobna tutaj uwzględnić wszystkich przypadków tego rodzaju; zresztą myślę, że większość praktyków nie ma ani przygotowania, ani czasu na taką analizę. Poprzestaniemy na dwu wypadkach z kliniki prof. Riegera w Würzburgu: jeden był zbadany przez niego samego, drugi przez asystenta jego, d-ra Wolffa. W pierwszym przypadku chory uległ wstrząśnieniu mózgu wskutek wypadku na kolei. Wśród innych zaburzeń miał on szczególniejszą lukę w pamięci: ze wszystkich liczb odróżniał tylko pierwsze trzy. Teoria korpuskularna obrazu pamięciowego przypuszcza, że wszystkie liczby, jakie chory posiadał pierwotnie, były umiejscowione każda w osobnej komórce, i że wszystkie te komórki zostały zniszczone oprócz tych, które odpowiadały

trzem pierwszym liczbom. To już samo przez się wydaje się dziwnym i staje się jeszcze dziwniejszym w związku z następującym spostrzeżeniem. Za każdym razem trwało dość długo, zanim pacjent mógł nazwać pokazywaną mu jedynekę. Czas reakcji dla nazwania dwójki był znacznie dłuższy, a dla trójki trwał jeszcze o wiele dłużej. Z temi trzema cyframi pacjent mógł wykonywać wszystkie działania, tylko gdy w działaniu zdarzała się 3, to wykonywanie trwało znacznie dłużej, niż wtedy kiedy była tylko dwójka. Określenia czasu reakcji dostarczały klucza do zrozumienia, dla czego brak było wszystkich liczb powyżej trójki. We wszystkich bowiem doświadczeniach, jakie Rieger robił z tym pacjentem, okazywało się, że ile razy nie zdołał znaleźć nazwy przedmiotu po pewnym określonym przeciągu czasu (około 18 sek.) po ujrzeniu takowego, wogóle nie był w stanie go nazwać. Dla nazwania trójki potrzebował czasu blizkiego granicy-możliwości i w rzeczy samej nawet poznanie tej liczby zawodziło go niekiedy. Trzy pierwsze liczebniki są to te właśnie, których dziecko uczy się najwcześniej i które przez całe życie wymieniane są częściej od wszystkich innych. Oprócz tego wiemy, że z pamięci naszej znikają najłatwiej te słowa, których używamy najrzadziej (imiona własne, języki obce, w których się nie ćwiczymy i t. d.); natomiast słowa używane częściej względnie mocniej tkwią w pamięci, zwłaszcza zaś takie, które miały już w dzieciństwie jakieś znaczenie. Tak więc u pacjenta Riegera miało miejsce utrudnienie, względnie zdefektowanie pewnych procesów w mózgu, wskutek czego liczebniki, używane najczęściej, mogły jeszcze przejść za próg, tymczasem dla liczebników rzadszych i trudniejszych nie było to już możliwe. Pogląd ten potwierdza jeszcze ta okoliczność, że pacjent mógł odróżnić monetę dziesięciofenigową od pięćdziesięciofenigowej zmysłem dotyku, dzięki różnicy kantu, chociaż zresztą wyobrażenie liczebników 10 i 50 utracił w zupełności i cyfry wybite na tych monetach miały dla niego tylko znaczenie hieroglifów. Gdyby słusność była po stronie teorii korpuskularnej, pacjent nie mógłby posiadać wyobrażenia monety 50 fenigowej, skoro pomieszczenie wyobrażenia 5 uległo zniszczeniu. Wyobrażenie monety 10 i 50-fenigowej tkwiło mocniej w pamięci tego człowieka, który

musiał, jako kamieniarz, walczyć o swój byt, i oderwane wyobrażenie 10 i 50, które w pamięci jego były raczej zbytkiem scholastycznym. Jeżeli chcemy sobie wogóle zbudować jakiś obraz istoty cierpienia tego człowieka, to musi to być obraz dynamiczny, sprowadzający się do tego, że w uszkodzonym mózgu tego pacjenta niektóre sprawy przebiegają z natężeniem mniejszym lub niezupełnie. Wskutek tego mogą jeszcze przychodzić do skutku inercyjne wyrażenie, których próg bliski jest minimalnej wysokości, albo które są częścią składową stosunkowo licznych lub ważnych kojarzeń, natomiast inne inercyjne są niemożliwe ¹⁾. Byłoby zupełnie błędnym przypuszczać, że oddzielne wyobrażenia lub litery są zlokalizowane, każda z osobna, w oddzielnych komórkach, które u takiego pacjenta ulegają zniszczeniu; tak samo jak błędem byłoby przypuszczać w przypadku interferencji dźwięków, że znikło ich źródło.

2. Drugi przypadek jest jeszcze jaśniejszy. Zaburzenie pamięci asocjacyjnej było tu również następstwem wypadku. Chory, pytany, jakiej barwy są liście na drzewie, nie umiał odpowiedzieć, o ile nie poszedł do okna i nie spojrzął na drzewo. Wówczas odpowiadał dobrze. Dopóki nie zobaczył drzewa, nie mógł w żaden sposób nazwać barwy liści. Kładziono przed nim skrawki papieru: zielone, czerwone i niebieskie i pytano go, do którego skrawka podobne są liście: chory nie umiał odpowiedzieć. Pytany, czy liście są niebieskie, odpowiadał, że to możliwe. Dopiero, spojrzawszy na drzewo, przypominał sobie, że liście są zielone. Pytany, ile koń ma nóg, szedł do okna i czekał, aż się jaki koń pokaże. Dopiero wtedy odnajdywał słowo „cztery“. Kolor śniegu mógł nazwać tylko w zimie; w lecie zdolny był nawet przypuścić, że śnieg jest czarny. Zapytany o barwę krwi, ukłuł się w rękę i dopiero, gdy się pokazała kropla, powiedział, że jest czerwona.

¹⁾ Podobny stan, jak u tego pacjenta, wywołać można sztucznie przez doświadczenia z dynamometrem, które opiszemy w rozdziale następnym.

Wynika stąd, że chory rozumiał wszystkie pytania i był dość inteligentny, ażeby potęgować te wrażenia, które pozwalały mu dać prawidłową odpowiedź. Mógł nazwać kolor cukru, jeżeli spojrział nań, chociaż mu to w niczym nie dopomagało do nazwania jego smaku. W tym celu musiał wziąć cukier do ust. Jeżeli mu pokazano gładki kawałek szkła, nie powiedział, że jest gładkie, dopóki się go nie dotknął.

Wypływają stąd dwa wnioski: 1) chory nie mógł sobie przypomnieć żadnej postrzegalnej własności przedmiotu, o ile go nie postrzegał w danej chwili; 2) przypominał sobie różne właściwości tylko wtedy, gdy odnośne zmysły odbierały właściwe czucie. U normalnego człowieka słowo „cukier“ lub widok cukru wystarcza do wywołania kojarzenia, że cukier jest słodki. U naszego chorego dopiero dotknięcie cukru językiem wywoływało w myśli wyraz „słodki“, chociaż był on dość inteligentny, aby wiedzieć, skąd się bierze prawidłowe kojarzenie.

U człowieka normalnego za pomocą pobudzenia jednego zmysłu można nasunąć na myśl nazwy niezliczonego mnóstwa przedmiotów. Tak np. słowo „skrzypce“ zjawia się, gdy widzimy ten instrument, albo gdy słyszymy tylko głos jego. Chory ten był skrzypkiem, a jednak musiał zobaczyć instrument, zanim go nazwał. Gdy kazano mu się dotknąć klucza, który był w jego kieszeni, to nie mógł go nazwać, dopóki go nie zobaczył. A jednak nazywał dobrze klucz tkwiący w zamku. Gdy ręką dotknął własnego ucha, nie mógł powiedzieć, czego się dotknął, dopóki nie spojrział na ucho lekarza. Gdy lekarz zakrył swe ucho, chory nie mógł znaleźć wyrazu. Widzimy więc, że w tym wypadku postrzeganie wzrokowe wywierało większy wpływ, niż każde inne wrażenie. Postrzeganie zmysłowe było niezbędne dla wywołania kojarzenia konkretnych przedmiotów, a z rozmaitych możliwych postrzeżeń zmysłowych, które w normalnych wypadkach nasuwają dany wyraz, skuteczne było tylko najsilniejsze. Słowo „parasol“ zjawiało się tylko wtedy, gdy parasol był otwarty. Możemy sobie wyobrazić, że nastąpiła tu w mechanizmie kojarzenia taka zmiana, iż proces ten następował tylko po sprawach największego natężenia; we wszystkich innych wypadkach nie było nic.

To samo odbywało w razie kojarzeń oderwanych. Chory skarżył się, że miał za małe dochody. Odpychał insynuacje lekarza, który mu wmawiał, że zamordował swoją żonę, albo że jest łotrem. Nie umiał jednak rozstrzygnąć, czy zebrak jest bogaty czy biedny, ani czy Bóg mieszka w piekle, czy w niebie, jakkolwiek był człowiekiem wierzącym.

Jeszcze jedną osobliwość przedstawiał jego mechanizm kojarzenia obok wymienionej już niezbędności wrażeń zmysłowych dla przypominania sobie wyrazów. Zanim wymówił jaki wyraz, musiał naprzód wykonać ruch pisania tegoż. Pytany o kolor liści, szedł do okna, spoglądał na drzewo, następnie wykonywał palcem ruch pisania słowa „zielony” i dopiero potym dawał trafną odpowiedź. Gdy nie mógł w tym celu użyć palca ręki, to używał palca od nogi; gdy i tego mu wzbroniono, wykonywał analogiczne ruchy ustami albo językiem. Gdy mu wszystkich tych ruchów wzbraniano, to nie mógł znaleźć wyrazu ¹⁾. Pisał nie fonetycznie, a ortograficznie. Niepodobna ani na chwilę przypuścić, że w tym wypadku był uszkodzony pojedynczy ośrodek, albo jakieś pasmo włókien pomiędzy dwoma ośrodkami. Cały aparat był jednakowo dotknięty. Przypuszczam, że mechanizm asocjacyjny tego chorego ilościowo tylko różnił się od stanu normalnego. Wolff wykazał, że dla każdego aktu przypomnienia istnieje jedno kojarzenie silniejsze od wszystkich pozostałych. Ale u normalnego człowieka nawet słabsze kojarzenia wystarczają do wywołania reprodukcji. Natomiast u naszego chorego odtworzenie następowało tylko pod wpływem najsilniejszego kojarzenia. Można by spytać, dla czego słyszymy tak rzadko o przypadkach tak jasnych i prostych, jak dwa powyższe ogłoszone przez Riegera i Wolffa. Według mnie większość lekarzy, mających do czynienia z takimi chorem, nie ma ani przygotowania naukowego, ani dosyć czasu dla przeprowadzenia wyczerpującej analizy. Chory Wolffa przeszedł przez ręce półtuzina specjalistów, którzy wykryli u niego tylko szczególniejsze ruchy piszące. To doprowa-

¹⁾ Wcale nie potrzebował widzieć napisanego, ani pisać rzeczywiście; wystarczyło mu wykonanie odpowiedniego ruchu.

dziło oczywiście do błędnych zupełnie wniosków. Każdy rozbiór niekompletny musi prowadzić do błędnych wniosków.

3. Porównajmy teraz stan umysłowy tych chorych ze stanem umysłowym zwierząt niższych. Obaj chorzy zapominali momentalnie, co do nich mówiono. Jeżeli kojarzenie właściwe nie nastąpiło w krótkim czasie, trzeba było powtórzyć pytanie. Jednak był jeden wyjątek: pamiętali oni przedmioty i sprawy ściśle związane z ich instynktami, np. kwestje pieniężne. Możemy sobie wyobrazić, że podobne stosunki zachodzą u zwierząt niższych; osy np. zapominają łatwo, a zdają się pamiętać tylko niektóre przedmioty, ściśle związane z ich instynktami, jak np. położenie gniazda.

Przypuszczano, że zachodzi jakościowa różnica w pamięci asocjacyjnej człowieka i zwierząt. Chorzy powyżsi pomogą nam do rozstrzygnięcia tej kwestji. Gdy chorego pytano o kolor krwi, powstawały u niego kojarzenia, które skłaniały go do wywołania wrażenia wzrokowego krwi. Porównajmy to z faktem, że osa nie może odnaleźć swego gniazda, gdy to przykryte jest kwiatkiem; moglibyśmy sobie tu wyobrażać różnicę jakościową w pamięci asocjacyjnej osy i człowieka. Moglibyśmy dowodzić, że człowiek posiada władzę stwarzania nowych kojarzeń czyli zdolność podstawiania i zmieniania istniejących warunków, ażeby umożliwić nowe kojarzenia. Tymczasem zdolność tę do pewnego stopnia posiadają i zwierzęta. W doświadczeniu Thorndikego kót dobrowolnie wchodził do pewnej klatki i czekał tam, żeby mu podano rybę; mamy tu do czynienia, jak się zdaje, z taką samą zdolnością stwarzania nowych kojarzeń. Z drugiej strony, wyższość człowieka w tym względzie można położyć na karb większej niż u zwierząt zdolności kształtowania i zatrzymywania nowych kojarzeń.

Pytanie: jaki jest kolor krwi?—wywołuje nietylko jedno kojarzenie — wyraz czerwony — ale cały szereg innych kojarzeń, np. kojarzenie rany i zadawania rany. Jeżeli jednocześnie zdarzy się wrażenie zmysłowe wrzodu, powstanie kojarzenie, że otworzenie wrzodu spowoduje ukazanie się krwi. Wszystkie doświadczenia potwierdzają fakt, że tej zadziwiającej (kolosalnej) obfitości kojarzeń, którą może posiadać nawet mózg mało uzdolnionego człowieka, nie posiada żadne

zwierzę. Jedno wrażenie może wywołać tylko bardzo ograniczoną liczbę wrażeń. Widocznym to jest w doświadczeniach Thorndikego na psach i kotach i w doświadczeniach Whitmana na gołębiach. Ta mała zdolność do kojarzeń sprawia, że odczyny zwierząt wydają się machinalne i mniej inteligentne. Moim zdaniem, większa zdolność kojarzenia, większa szybkość w kształtowaniu kojarzeń i zapamiętywaniu ich przez mózg ludzki, dostatecznym jest wytłumaczeniem faktu, że człowiek panuje nad siłami przyrody, gdy zwierzę zdane jest na ich łaskę.

Znany entomolog Father E. Wasmann, S. J. w pracy swojej p. t. „Instynkt i inteligencja” podnosi kwestję, czy zwierzęta posiadają inteligencję. Odpowiedź na takie pytania zależy od określenia wyrazu „inteligencja”, i dla tego dyskusja taka przechodzi w spór o wyrazy i określenia. Tego rodzaju scholastyczne dowodzenia bardzo są pożyteczne w obronie dogmatów albo przekonań. Praca Wasmanna należy do tej samej kategorii. Ale nie możemy pominąć milczeniem faktu, że stały postęp nauki zaczął się od dnia, w którym Galileusz wyzwolił naukę z jarzma metod scholastycznych. Przedmiotem nowożytnej biologji nie jest już czczone wyrazów, lecz badanie zjawisk życiowych. Zgodnie z tym nie podnosimy i nie rozbieramy pytania, czy zwierzęta mają inteligencję, czy nie, ale za zadanie nasze uważamy zbadanie dynamiki procesów asocjacyjnych i wykazanie warunków chemicznych i fizycznych, które wpływają na różnice zdolności pamięciowych rozmaitych organizmów.

XIX.

Niektóre punkty zaczepne dla przyszłej mechaniki czynności mózgowej.

1 Fakty dowodzą przeto, że odruchy są uwarunkowane przeważnie przez budowę narządów zmysłów, względnie przez budowę powierzchni ciała, oraz przez ugrupowanie mięśni; układ nerwowy centralny ma tu wyłącznie znaczenie przewodnika. Prawdziwym zadaniem fizjologii odruchów jest mechanizm przewodnictwa w protoplazmie; zagadnienie to należy nietylko do biologji, ile do chemji fizycznej. Jedyłą specyficzną funkcją mózgu, a względnie niektórych jego części, jaką zdołaliśmy wykazać, jest pamięć asocjacyjna. Ogólnie przyjętą jest rzeczą, że badanie anatomiczne i histologiczne mózgu stanowi kierunek najbardziej obiecujący w analizie tej czynności. Podług mnie rozwikłania mechanizmu pamięci asocjacyjnej nie możemy się spodziewać od metod histologii i morfologii, tak samo jak nie możemy oczekiwać poznania dynamiki zjawisk elektrycznych na drodze badania mikroskopowego przecięć poprzecznych drutów telegraficznych, albo przez określenie liczby i umiejscowienia komunikacji telefonicznych w dużym mieście.

W rozwijaniu dynamiki rozmaitych zjawisk życiowych niezbędna jest wielka oględność, gdyż substratem ich są substancje koloidalne, których fizyczne właściwości stanowią dopiero naukę przyszłości. Nowe metody i koncepcje, stworzone przez chemję fizyczną, pozwalają nam żywić nadzieję, że własności fizyczne koloidów będą w najbliższym czasie

zbadane. Na teraz jednak w badaniu mechanizmu pamięci asocjacyjnej musimy się ograniczyć do rozpatrzenia niektórych objawów drugorzędno znaczenia. Pierwszą grupę takich faktów da nam badanie czynności narządów zmysłów.

Helmholtz zaznaczył, że zmysły nasze dają nam tylko symbole świata zewnętrznego. Każdy proces fizyczny, działając na narząd zmysłowy, sprowadza w nim zmiany, uwarunkowane przez jego budowę obwodową, czyli przez „energję” specyficzną narządu zmysłu, jak mówi fizjologja od czasów J. Müllera. Czy siatkówkę drażni uderzenie, czy prąd elektryczny, czy drganie eteru o długości fali 0,0008—0,0004 mm., czucie jest zawsze specyficzne, t. j. światło; natomiast w uchu uderzenie i prąd elektryczny wywoła czucie dźwiękowe. Prawo to, t. zw. prawo specyficznego narządów zmysłów, nie jest wyłączną własnością tych ostatnich: dotyczy ono, jak zaznaczył Sachs, wszelkiej substancji żywej, a nawet każdej maszyny. Jest to po prostu inne określenie faktu, że oko, ucho, wogóle każdy narząd zmysłowy i twór żywy przetwarzać może energję tylko w pewnej określonej formie, t. j. stanowi specjalną maszynę. Stwierdzenie formy tej energii byłoby ściślejszym określeniem tego, co rozumiemy właściwie przez energję specyficzną zmysłów.

Fizjologja nie daje nam odpowiedzi na to pytanie. Pojęcie specyficznego narządów zmysłów uważano zawsze za ostatni kres, do jakiego dojść może badanie w dziedzinie fizjologii zmysłów. Tym więcej cenić należy zasługi Macha i Heringa, których chemiczna teoria czuć barwnych pierwsza przekroczyła te szranki. Ostatnio Mach wypowiedział z całą stanowczością myśl, że warunki chemiczne są podstawą czuć (1). Oczywiście gdy znamy charakter spraw, wywoływanych w narządach naszych zmysłów przez wpływy zewnętrzne, jesteśmy w możności określić, w jakiej formie podniety dochodzą do naszego układu nerwowego centralnego od narządów zmysłów.

Co do oka, to możemy, bądź co bądź, uważać za prawdopodobne, że światło wywołuje sprawy chemiczne. W siatkówce wytwarzają się i rozkładają rozmaite substancje, i te sprawy wytwarzania i rozkładu warunkują czucia świetlne i barwne. Drgania eteru o pewnej określonej długości fali wywierają pewien wpływ w pewnym określonym kierunku

na te sprawy rozkładu. Elektromagnetyczna teoria światła pozwoli nam zapewne pod wielu względami wejrzeć głębiej w istotę rzeczy. Prąd elektryczny może sprowadzać takie same przemiany. Prąd sam może przechodzić przez siatkówkę tylko na drodze elektrolizy i być może, że dopiero wtórne produkty rozkładu, utworzone przez wolne jony, działają na substancje wzrokowe. Ale tak samo nie daje się wykluczyć ewentualność, że same t. zw. substancje wzrokowe mogą być elektrolitami. Możemy więc łatwo zrozumieć, że i prąd elektryczny może wywołać w oku czucia wzrokowe. Niema i w tym nic dziwnego, że ucisk lub uderzenie wywierają na oko wpływ podobny. Carey Lea znalazł, że na niektóre związki chemiczne, np. na płytę fotograficzną, ciśnienie działa w ten sposób, że wywołuje w nich, względnie przyspiesza przemianę chemiczną.

Tak więc energia specyficzna oka jest to po prostu ta okoliczność, że w siatkówce następują przemiany w pewnych określonych związkach chemicznych, i to przemiany zawsze te same, czy wywołują je drgania eteru, czy prąd elektryczny, czy też ciśnienie, wyciąganie lub uderzenie. Podrażnienia, płynące z oka do mózgu, wykazywać muszą ściśle tę samą wielorakość i właściwości, jakie odpowiadają wielorakości i przebiegowi spraw chemicznych w siatkówce.

To samo powiedzieć można o podrażnieniach płynących do mózgu od narządów smaku i powonienia. Chemiczny charakter warunków, wywołujących te czucia, jest zbyt oczywisty, ażeby go bliżej uzasadniać. Oczywiście i w tych sprawach częściowo biorą udział jony.

Trudniejsza sprawa jest z narządami zmysłowemi skóry. A jednak i tu można sobie przynajmniej wyobrazić możliwość chemicznej podstawy czynności zmysłowej. Opieram się tu na argumentacji, którą starałem się wyjaśnić zadziwiający wpływ siły ciężenia na położenie zwierząt i roślin i na ich czynność organotwórczą (2). W wypadkach tych nie ulega wątpliwości, że zmiana położenia odnośnych narządów wiąże się ze zmianą w procesach chemicznych; inaczej nie podobna zrozumieć, w jaki sposób następować mogą zmiany w napięciu mięśni oraz w czynności organotwórczej i we wzroście. Jeżeli procesy chemiczne polegają w tym razie

na fermentacji, wtedy ilość produktów przemiany chemicznej na jednostkę czasu stanowić musi ceteris paribus funkcję ilości cząsteczek fermentu oraz cząsteczek substancji fermentującej wchodzących w zetknięcie. Przypuśćmy, że dwa te rodzaje cząsteczek znajdują się morfologicznie w różnych elementach komórek żywych: ferment znajduje się, dajmy na to, w jądrze, a substancja rozszczepiana w protoplazmie komórki; wtedy oczywiście zmiana w położeniu komórek lub ciśnienie na nie wywarte spowodować musi zetknięcie z jądrem nowych cząsteczek protoplazmy. W ten sposób nastąpić może spotęgowanie przemiany materji. Wynikiem takich zmian w obwodowych zakończeniach nerwowych skóry mogą być procesy inercyjne i odruchowe. Ale wszystko to jest zbyt jeszcze niepewne; jest to zaledwie wskazówka czym być może chemizm tych procesów. Najtrudniej — chociaż nie jest to niepodobieństwem — dają się te poglądy przenieść na narządy ślimaka w uchu.

Możemy sobie tu wyobrazić, że drgania dźwiękowe wywołują wstrząśnienia w odpowiednich zakończeniach nerwu słuchowego; w ten sposób wchodzą w zetknięcie coraz nowe cząsteczki. Teoria taka pociąga jednak za sobą pewną trudność, której na razie nie umiałbym ominąć: wielorakość naszych czuć oraz różnaitość ich formy są zbyt wielkie, ażeby można je było wszystkie sprowadzić do spraw jednej i tej samej kategorii, a mianowicie do przemian chemicznych. Tymczasem więc lepiej będzie uważać chemiczną teorię czynności *wszystkich* narządów zmysłów jedynie za *możliwą* ewentualnie.

Pewnym jest jednakże, że jeżeli chcemy uczynić postęp pod tym względem, musimy pójść za przykładem Macha i Heringa i przestać uważać t. zw. prawo o specyficznej energii zmysłów za ostatnie słowo w naszych badaniach nad powstawaniem czuć zmysłowych.

2. Zdaje mi się, że najistotniejsze fakty fizjologii mózgu, jakie może dać wiwisekcja, uważać można za ustalone. Dalszy postęp wiedzy w tym względzie wiąże się z głębszą analizą czuć, względnie rodzajów pobudliwości. Przedewszystkiem wypełnione być muszą bardziej określonymi wia-

domościami te luki, które dotąd zapełnialiśmy odwoływaniem się do specyficznej energii narządów zmysłów.

Dalszy punkt zaczepny przyszłej mechaniki czynności mózgowej stanowi zagadnienie pamięci asocjacyjnej. Czym się to dzieje, że dwa procesy, odbywające się prawie jednocześnie, tak się ze sobą zlewają, że później jeden z nich pociąga za sobą drugi? Czy zlewają się w mózgu sprawy odbywające się jednocześnie?

Gdy będziemy ręką obracali koło, nie troszcząc się ani o rodzaj, ani o szybkość obrotów, a jednocześnie będziemy w myśli deklamowali wiersz, nie poruszając wargami, to ilość obrotów będzie się znajdowała w stosunku prostym do ilości wahań natężenia inercji deklamowania. W języku niemieckim, w którym *arsis* wygłaszana bywa dobitniej niż *thesis*, liczba obrotów w ogólności równać się będzie liczbie *ars*. Brücke pierwszy zwrócił uwagę na tę zależność i przed 12 laty zrobiłem w tej kwestji wiele doświadczeń (nie ogłoszonych dotąd), które wykazały to samo. Nadto znalazłem, że jeżeli umyślnie obracamy koło bardzo szybko, a deklamujemy powoli, wtedy i liczba obrotów stanowi wielokrotną prostą liczby *ars*. Robimy dwa, trzy lub więcej obrotów w przeciągu jednej *arsy*. Natomiast gdy deklamujemy bardzo szybko, a koło umyślnie obracamy wolno, to liczba *ars* stanowi wielokrotną prostą liczby obrotów. W tym ostatnim wypadku najczęściej liczba obrotów równa się liczbie wierszy. Przypuśćmy, że inercje, odpowiadające rytmowi w myśleniu i deklamacji wiersza, dają się przedstawić w kształcie krzywych harmonijnych, jak również inercje, od których zależy obracanie koła; wyniknie stąd, że *jednocześnie zachodzące harmonijne procesy inercyjne oddziałują na siebie wzajemnie w ten sposób, że okresy obu spraw są albo jednakowe, albo stosunek pomiędzy nimi wyraża się w prostych, całych liczbach*. Uchylić się z pod tego prawa można tylko z rozmysłem i trzeba na to bardzo wielkiej stanowczości. Nie jestem nawet pewnym, czy wtedy, gdy się to udaje, uchylenie nie jest tylko pozorne. W rzeczywistości może być tak, że jedna z obu spraw chwilowo zostaje przerwana. Co do tego niezbędną są dalsze spostrzeżenia. Już teraz jednak fakty są wystarczające, aby wykazać, że w warunkach naturalnych dwa razem odbywające się procesy inercyjne, na-

leżące do różnych dziedzin inervacji, wpływają na siebie wzajemnie i najczęściej wywołują sprawy o jednakowej okreso-wości. Fakty te wcale nie przemawiają za tym, ażeby inervacja mówienia w myśli ograniczała się do ruchowego ośrodka mowy w korze mózgowej, a inervacja ramienia do „ośrodka ramieniowego”.

Ze spostrzeżeń tych raczej zdaje się wynikać, że gdy mówimy w myśli, proces inervacyjny udziela się pozostałym częściom półkul mózgowych (a ewentualnie i dalszym czę-ściom układu nerwowego centralnego); to samo da się powie-dzied o inervacji ruchowej ramienia.

To samo dotyczy nietylko społecznych procesów inervacyjnych, ale i społecznych podrażnień zmysłowych inervacji. Zupełnie takim samym przypadkiem jest taniec, tylko że rytm muzyki określa w nim okresowość inervacji.

3. W procesach aperjodycznych ta sama zasada, która wywierała wpływ dodatni w sprawach harmonijnych, daje się częstokroć odczuć jako zawada. W ten sposób tłumacząc sobie znany powszechnie fakt, że nie można robić dwóch rzeczy naraz. Nie jest to zasada ogólna, gdyż w harmonij-nych procesach inervacyjnych, jak widzieliśmy, rzecz ma się wręcz przeciwnie. Dotyczy to jednak wielu spraw aperjo-dycznych. Przeskakując przez głęboki rów, nie możemy jednocześnie rozwiązywać równania. Fechner rozumiał to w ten sposób, że mózg ma naraz do dyspozycji tylko pewną określoną ilość energii. Przy przeskakiwaniu rowu cała energia odpływa do mięśni, a dla myślenia nie pozostaje nic. Już 12 lat temu wykazałem, że pogląd Fechnera jest błędny. albowiem zahamowanie procesu myślenia przez jednoczesną czynność mięśni jest jednakowe, czy wprawiamy w czynność maksymalną jedno ramię, czy oba, czy też wszystkie mięśnie naszego ciała. Raczej zahamowanie to jest większe, gdy wprawiamy w czynność jedno ramię, niż kiedy inervujemy oba naraz. Podług Fechnera ilość energii spotrzebowanej w mózgu musiałaby być tym większą, im więcej grup mięśni ulega inervacji. W doświadczeniach posługiwałem się me-todą mierniczą, polegającą na określeniu maksymalnego ciś-nienia, wywieranego na dynamometr przez zginacze ręki. Ciśnienie to nietylko nie zmniejsza się przy jednoczesnej

inerwacji drugiej ręki lub wszystkich mięśni wogóle, ale nawet powiększa się. Natomiast jeżeli zaczniemy jednocześnie liczyć, ciśnienie w dynamometrze nie dochodzi do maximum, jakie osiągnąć się daje bez jednoczesnej pracy umysłowej (3). Dalsze zastosowanie tej metody dostarczyło wyjaśnienia dla faktu, z którego wyszliśmy, a mianowicie, że nie możemy skutecznie pracować jednocześnie fizycznie i duchowo.

Zacznijmy rozwiązywać na pamięć niezupełnie łatwe zadanie rachunkowe i w samym trakcie roboty spróbujmy osiągnąć w ręku maksymalne ciśnienie dynamometryczne; okaże się, że ciśnienie pozostanie o jakieś 20—30% poniżej zwykłego maximum, jakie osiągamy przy zwróceniu na to całkowitej uwagi (4).

Wprawdzie niekiedy podczas rachunku udaje nam się osiągnąć najwyższe ciśnienie takie, jakie spostrzegamy w spokoju. Ale w wypadkach takich osoba eksperymentująca napewno przerwała rachunek podczas ciśnienia; wyraża się to albo przez rezultat rachunku, wypadający zupełnie bez sensu, albo przez zupełne zapomnienie treści zadania, tak że osoba ta zapytuje zdziwiona, o co właściwie chodzi w zadaniu. Należy to do najrzadszych wypadków, żeby osoba, użyta do doświadczenia, osiągnęła, rachując, ciśnienie maksymalne i pomimo to dobrze rozwiązała zadanie.

Doświadczenia wypadają zupełnie inaczej, gdy osoba badana zaczyna od ciśnienia, dostaje zadanie rachunkowe dopiero po dojściu do maximum wysiłku i ma się tylko starać o utrzymanie się na tym samym poziomie. W takich razach w doświadczeniach moich nie widziałem albo żadnego wpływu jednej czynności na drugą, albo minimalny tylko: rachunek wypadł dobrze, a krzywa ciśnienia albo nie spadała podczas rachunku pamięciowego stromiej niż zwykle, albo też różnica była minimalna.

Widzimy więc, że jednoczesna inerwacja statyczna, nawet najbardziej natężona, nie tamuje rachunku pamięciowego, natomiast inerwacja wzmagająca się szybko, nagłe dodatnie wahanie inerwacji, sprowadza dotkliwe zakłócenie w czynności rachunkowej. Próbowałem zbadać, czy nagły spadek inerwacji, t. j. nagłe zwolnienie jej, także zakłóca ra-

chunek. Tego jednak nie było. Proces rachowania pamięciowego składa się z szeregu spraw dynamicznych (operacje częściowe, na które rozpada się zadanie) i z procesów statycznych, polegających na zapamiętaniu wyników rachunków częściowych aż do stwierdzenia wyniku całkowitego. Jeżeli chodzi o nagłe zwolnienie ciśnienia dynamometrycznego podczas rachowania, to następuje to najczęściej właśnie w chwili ukończenia części rachunku. W ten sposób nie odbija się to wcale na operacji rachunkowej. Nie jestem jednakże pewien, czy wpływ jest większy wtedy, gdy w środku rachunku zażądamy nagle, żeby osoba badana puściła dynamometr, czy wtedy, gdy pozostawiamy jej samej wybór chwili puszczenia.

Jakiegokolwiek objaśnienie jest tu możliwe, widzimy, że dwa jednoczesne aperjodyczne maksymalne procesy inercyjne, połączone z wysiłkiem i dotyczące rozmaitych narzędzi, przeszkadzają sobie nawzajem. *Gdy natężenie nie jest maksymalne, mogą spokojnie odbywać się obok siebie. Przekonałem się, że łatwe zadanie rachunkowe albo odtwarzanie materiału pamięciowego nie obniża maximum ciśnienia.*

Doświadczenia te przypominają zaburzenia pamięci asocjacyjnej, o których była mowa w poprzednim rozdziale. Przy powstawaniu potężnych procesów inercyjnej ruchowej następuje interferencja wszystkich skojarzeń za wyjątkiem tych, które następowały bardzo często. Było to charakterystyczne dla pacjentów wymienionych w poprzednim rozdziale. To jednak kwestji nie wyczerpuje. Procesy inercyjne w mózgu tych pacjentów mogły przedstawiać braki nie tylko pod względem natężenia, ale i pod innymi względami

Do tej samej kategorii zjawisk należy i znane powszechnie hamowanie odruchów. Wspominaliśmy, że pies z przeciętym rdzeniem pacierzowym wykonywa ruchy wahadłowe tylnymi nogami, zwieszającemi się wolno. Jeżeli uszczypnąć skórę tylnej połowy ciała zwierzęcia, ruchy wahadłowe ustają zaraz (Goltz).

Niektórzy autorowie zdają się przypuszczać, że działanie wstrząsu polega na wyczerpaniu odnośnych okolic mózgu. To jednak bynajmniej nie jest rzeczą konieczną. Działanie wstrząsu może równie dobrze polegać na zjawisku interferencji, jak

na stosunkowo lekkiej zmianie fizycznej, sprowadzającej naruszenie procesu inerwacyjnego.

Wpływ natężenia w razie dwu procesów inerwacyjnych, przebiegających obok siebie, przypomina sumowanie się ruchów falistych, których nakładanie się wzajemne jest możliwe tylko dopóty, dopóki amplituda nie jest zbyt wielka. Możliwe jest, że dwa procesy mogą tylko wtedy jednocześnie odbywać się w mózgu naszym bez przeszkody, gdy natężenie ich jest dostatecznie małe, aby umożliwić nakładanie.

Niech nam będzie wolno posunąć się jeszcze o krok dalej w tych widokach, jakie odsłania przed nami analogia spraw mózgowych z ruchami falistymi i ich sumowaniem, i zobaczyć, jak będą pasowały do tego obrazu sprawy kojarzenia. Dany proces kojarzy się w naszym mózgu z temi procesami, które przebiegają prawie albo zupełnie jednocześnie z nim tak, że spotyka się przynajmniej koniec pierwszego z początkiem drugiego. Wyobrażamy sobie, że każdy proces ma w naszym układzie nerwowym centralnym pewną określoną postać, ile że można przedstawić jego przebieg w formie krzywej. Gdy dwa procesy odbywają się razem, a natężenie ich nie jest zbyt wielkie, nakładają się one wzajemnie. Ślad pozostawiony przez proces ten w naszym układzie nerwowym centralnym odpowiada krzywej, wyrażającej zsumowanie obu procesów. Gdy później nastąpi jeden z tych procesów, odzywa się zaraz drugi, poprzednio z nim skojarzony. Odwrotnie, proces bardzo skomplikowany wywołuje odezwanie się procesów prostszych, które stanowią jego części składowe i które dawniej już raz miały miejsce w prostszej formie. Nauka o czuciach dźwiękowych dostarcza nam tu analogji; tony proste składają się w dźwięk złożony określonego charakteru i, na odwrót, w obrazie dźwiękowym wysłuchać możemy jego elementarne części składowe. W procesach naszego mózgu działa to, co psychologja nazywa obrazem pamięciowym sprawy, jak rezonator Helmholtza, za którego pomocą wysłuchujemy tony częściowe w dźwięku złożonym. Zdaje mi się, że to, co nazywamy inteligencją, polega w przeważnym stopniu na rozwoju zdolności rezonacyjnej w obu kierunkach: odzywania się części składowych procesu skomplikowanego oraz wzbudza-

nia spraw skomplikowanych przez jedną ze składających je spraw elementarnych. Oczywiście ani jedno, ani drugie nie ma żadnego związku z wagą mózgu. Drugi warunek, który ma wpływ na potęgę umysłu, jest oprócz tej zdolności rezonancyjnej wspomniana już wyżej pojemność, t. j. liczba powstających w mózgu obrazów pamięciowych.

Obecność zjawisk rezonansu w naszych procesach nerwowych tłumaczy nam, dla czego podrażnienie jednego i tego samego narządu sprowadza skutki zupełnie różne w razie zmiany charakteru lub rytmu podrażnienia. Tylko niektóre dźwięki zmuszają psa do wycia, tylko pewien sposób pocierania skóry u żaby, skłania ją do skrzeczenia. T. zw. prawo specyficznego energii zmysłów odsunęło fakty tak ważne na plan dalszy i doprowadziło do przyjęcia poglądu, że charakter podniety jest rzeczą obojętną. Aczkolwiek faktem jest, że uderzenie w oko wywołuje czucie świetlne, to jednak każdy odróżni zawsze takie czucie od czucia świetlnego, spowodowanego przez drganie eteru. Oczywiście nie podobna wyświecić tej sprawy za pomocą anatomji lub histologii mózgu. Ale doświadczenia nad czuciami dźwiękowymi zapowiadają możliwość analizy tych zjawisk. Hermann i Mach przyszli do wniosku, że fizyczna teoria rezonansu Helmholtza nie może się dłużej ostać — zastąpić ją musi teoria fizjologiczna. Zgodnie z Hermannem możemy przypuścić, że same zakończenia nerwowe są obdarzone specjalną wrażliwością na podniety określonego perjodu. Uogólnienie tego przypuszczenia pozwala nam zrozumieć zjawisko następujące. Narządy ruchowe krtani mogą być uważane za rezonatory i to może nam tłumaczyć, dla czego tylko niektóre dźwięki zmuszają psa do wycia i dla czego tarcie tylko pewnego określonego charakteru — czyli perjodu powoduje skrzeczenie żaby. Fakt łatwego przewodnictwa dźwięków wywołujących funkcjonowanie inercji krtani u człowieka, papugi lub ptaka śpiewającego opiera się zapewne na tej samej zasadzie.

Zdaje mi się jednak, że na teraz teoria taka musi być tak prowadzona, ażeby pozostawiać jak najwięcej miejsca roli procesów chemicznych. Zmiany wzajemne, jakie spostrzegamy u wielu zwierząt w okresie płciowym, muszą prawdopodobnie zależeć od obecności pewnych ciał chemicznych

krążących w tym czasie we krwi (wydzielanie wewnętrzne) i wpływających na przemianę materji tych właśnie narządów, które w tym czasie wykazują zmiany w wyglądzie zewnętrzny i pobudliwości.

5. Nasze czucia przestrzenne są wielorakością trójwymiarową. Główne spólrzędne wykazują określony stosunek do głównych osi naszego ciała. To prowadzi nas do przypuszczenia, że główne spólrzędne naszego systemu czuć przestrzennych mogą być uwarunkowane przez pewne właściwości budowy naszego ciała. Hering wykazał, że inerwacja ruchowa naszych oczu sprowadza się do trzech typów: 1) z prawej strony na lewo i odwrotnie; 2) do góry i na dół, 3) od bliższego przedmiotu do dalszego i odwrotnie. Pierwszy ruch odbywa się wzdłuż osi poprzecznej, drugi wzdłuż osi podłużnej, a trzeci wzdłuż osi grzbietowo-brzuszej. Doświadczenia nad poziomymi kanałami półkulistami ucha wykazują, że drażnienie tych kanałów sprowadza ruchy oczu, głowy, a nawet całego zwierzęcia w płaszczyźnie tych kanałów. Doświadczenia nasze nad galwanotropizmem wskazują, że zachodzić musi pewien prosty związek pomiędzy ustawieniem pewnych elementów układu nerwowego centralnego a kierunkiem ruchów od nich zależnych. Do pewnego stopnia potwierdzają to doświadczenia nad odnóżami mózdzku. Zdaje się rzeczą prawdopodobną, że proste geometryczne stosunki strukturalne warunkują ten fakt, że wszystkie nasze inerwacje dają się sprowadzić do trzech kategorii, odpowiadających trzem głównym osiom naszego ciała. Z drugiej strony Mach dowiódł, że wola albo procesy inerwacji ruchowej mają ten sam charakter, co procesy czuć przestrzennych. Chęć zwrócenia oczu na pewien punkt i samo czucie przestrzenne mogą być dodane algebricznie. Doświadczenia z dziedziny złudzeń przestrzennych, wynikające z niedoskonałości ruchów naszych oczu i rąk, zgadzają się z tym poglądem. Co więcej, Mach dowiódł, że symetrię geometryczną dwu figur wtedy poznajemy z łatwością, gdy oś symetrii zgadza się z podobną osią naszego ciała. Wszystkie te fakty wskazują, że główne spólrzędne przestrzeni fizjologicznej uwarunkowane są przez właściwości budowy naszego ciała. Ostateczne elementy strukturalne w tym wypadku nie muszą być bynaj-

mniej natury morfologicznej lub histologicznej. Może to być, jak to Mach w innym miejscu zaznaczył, konfiguracja stereochemiczna niektórych cząsteczek.

Nie podaję tu żadnej teorii czucia przestrzeni, pragnę tylko pokazać, jakie stanowisko mogłyby zająć te czucia w przyszłej mechanice czynności mózgowych; dla tego też poprzestaję na tych luźnych uwagach. Mam nadzieję, że badania moje dadzą mi możność dalszego rozwinięcia faktów podanych w tym rozdziale.

L I T E R A T U R A.

Do rozdziału I.

- 1) *Loeb J.* Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg, 1890.
- 2) *Loeb J.* Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere II. Würzburg, 1892.
- 3) *Gaskell W. H.* On the innervation of the heart. Journal of Physiology Vol. IV. 1883.
- 4) *Engelmann Th. W.* Beobachtungen und Versuche am suspendirten Herzen. Pflügers Archiv. Band 56, 1894.

Do rozdziału II.

- 1) *Romanes G. J.* Jelly-fish, Star-fish and Sea-Urchins. The international Scientific Series 1893.
Eimer. Die Medusen, physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen, 1878.
- 2) *Hertwig O. i R.* Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen.
- 3) *Engelmann.* Beobachtungen und Versuche am suspendirten Herzen. Pflügers Archiv. Bd. 56, 1894.
- 4) *Quincke.* Ueber periodische Ausbreitung an Flüssigkeits-Oberflächen etc. Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1888 II. str. 791.

Do rozdziału III.

- 1) *Loeb J.* Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere II. 1891, Würzburg.
- 2) *Schaper A.* Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Archiv für Entwicklungsmechanik. Band. VI, 1898.
- 3) *Steinach E.* Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. Pflüger's Archiv. Bd. 52, 1892.
- 4) *Goltz i Ewald.* Der Hund mit verkürztem Rückenmark. Pflüger's Archiv. Band 63, 1896.
- 5) *Bethe A.* Das Centralnervensystem von *Carcinus maenas*. Theil I, II. Mittheilung. Archiv. für mikrosk. Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 50, 1897.
- 6) *Bethe A.* Das Centralnervensystem von *Carcinus maenas* II. Theil. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwickgesch. Band 51, 1898.

Do rozdziału IV.

- 1) *Loeb J.* Untersuchungen zur Physiologischen Morphologie der Thiere. I. 1891 Würzburg.
- 2) *Loeb J.* Zur Physiologie und Psychologie der Aktinien. Pflüger's Archiv. Bd. 59, 1895.
- 3) *Parker G. H.* The Reactions of *Metridium* to Food and other Substances. Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXIX, 1906.

Do rozdziału V.

- 1) *Romanes G. J.* Jelly-Fish, Star-Fish and Sea-Urchins. New-York 1893.
- 2) *Preyer W.* Ueber die Bewegung der Seesterne. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. VII Str. 96.

Do rozdziału VI.

1) *Lang A.* Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd I.

2) *Loeb J.* Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Pflüger's Archiv. Bd. 55, 1894, jak również:

Loeb J. Ueber künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Thiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflüger's Archiv. Bd. 54, 1893.

3) *Graber.* Grundlinien zur Erforschung der Helligkeits und Farbensinns der Thiere. Prag u Leipzig, 1884.

4) *Friedländer Benedikt.* Ueber das Kriechen der Regenwürmer. Biologisches Centralblatt, Band 8, jak również: Zur Beurtheilung und Erforschung der thierischen Bewegungen. Biolog. Centralblatt Bd. 11.

Friedländer. Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Pflüger's Archiv, Bd. 58.

5) *Maxwell S. S.* Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden. Pflüger's Archiv. Bd. 67, 1897.

6) *van Duyne John.* Ueber Heteromorphose bei Planarien. Pflüger's Arch. B. 64, 1896.

Do rozdziału VII.

1) *Hyde Ida H.* The nervous mechanism of the respiratory movements of *Limulus Polyphemus*. Journal of Morphology. Vol. IX, 1894.

2) *Langendorff O.* Studien über die Innervation der Athembewegungen, I. Mittheilung. Archiv. für Physiologie, 1880.

3 i 4) *Vulpian.* Leçons sur la Physiologie générale et comparée du Système Nerveux. Paris. 1866.

5) *Bethe A.* Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Anthropoden. Pflüger's Archiv. Bd. 68, 1897.

Bethe A. Das Centralnervensystem von *Carcinus maenas*. Archiv. f. mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 50, 1897 u. Bd. 51, 1898.

Do rozdziału VIII.

1) *Steiner J.* Die Functionen des Centralnervensystems der wirbellosen Thiere. Sitzungsbericht der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1890 I. S. 39.

2) *v. Ueacküll.* Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 31, 1895.

Do rozdziału IX.

1 i 2) *Goltz.* Ueber die Functionen des Lendenmarks des Hundes. Pflüger's Archiv. Bd. 8, 1874.

Goltz. Beiträge zur Lehre von den Nervencentren des Frosches. Berlin, 1868.

3) *Flourens P.* Recherches expérimentales sur les Propriétés et les Fonctions du Système Nerveux etc. 2 édit. Paris, 1842.

4) *Schrader Max E. G.* Zur Physiologie des Froschgehirns. Pflüger's Archiv. Bd. 41, 1887.

5 i 6) *Steiner J.* Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogense. I Abtheilung. Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns, Braunschweig, 1885. II Abtheilung: Die Fische, Braunschweig, 1888.

Do rozdziału X.

- 1) *Loeb J.* Ueber Geotropismus bei Thieren. Pflüger's Archiv Bd. 49, 1891.
- 2) *Loeb J.* Ueber den Antheil des Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und associirten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten. Pflüger's Archiv. Bd. 50, 1891.
- 3) *Steiner.* Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogense. II. Die Fische Braunschweig, 1888.
- 4) *Bethe A.* Vergleichende Untersuchungen über die Funct. des Centralnervensystems der Anthropoden. Pflüger's Archiv. Bd. 68, 1897.
Bethe A. Das Centralnervensystem von *Carcina maenas*. II Mitth. Archiv. f. mikrosk. Anatomie Bd. 50, 1897.
- 6) *Steiner J.* Die Functionen des Centralnervensystems virbelloser Thiere. Sitzung der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1890 I. S. 39.

Do rozdziału XI.

- 1) *Loeb J. i Walter E. Garrey.* Zur Theorie des Galvanotropismus II Mittheilung. Versuche an Wirberlthieren. Pflüger's Archiv. Bd. 65, 1896.
- 2) *Loeb J. i S. S. Maxwell.* Zur Theorie des Galvanotropismus. Pflüger's Archiv. Bd. 63, 1896.

Do rozdziału XII.

- 1) *Ferrier.* The Functions of the Brain. New-York, 1886.
- 2) *Flourens P.* Fonctions du Système nerveux. Paryż, 1842.

Do rozdziału XIII.

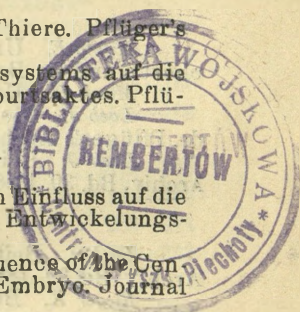
- 1) *Loeb J.* Ueber den Instinct und Willen der Thiere. Pflüger's Archiv. Bd. 47 p. 407, 1890.
- 2) *Goltz F.* Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Vorgänge während der Schwangerschaft und des Geburtsaktes. Pflüger's Archiv. Bd. 9, 1874.

Do rozdziału XIV.

- 1) *Loeb J.* Hat das Centralnervensystem einen Einfluss auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. 4, 1896.
- 2) *Schaper A.* Experimental Studies on the Influence of the Central Nervous System upon the Development of the Embryo. Journal of the Boston Soc. of Medical Science. Jan. 1898.
- 3) *Meyer Adolf.* A Few Demonstrations of Pathology of the Brain and Remarks on the Problems connected with them. Proceedings Am. Psychol. Ass. 95.
- 4) *Mathews.* The Physiology of Secretion. Annals N. Y. Academie of Science. Vol. XI, N. 14, 1898.
- 5) *Goltz und Ewald.* Der Hund mit verkürzten Rückenmark. Pflüger's Archiv. Bd. 63, 1896.
- 6) *Gaule J.* Der Einfluss des Trigemini auf die Hornhaut. Physiologisches Centralblatt. Bg. 5, 1891. Bd. VI, 1892.

Do rozdziału XV.

- 2) *Loeb J.* Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Pflüger's Archiv. Bd. 56, 1894.



3) *Loeb J.* Weitere Bemerkungen über den Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Pflüger's Archiv. Bd. 47. Patrz także: Zur Theorie der thierischen Instincte (Vorlesung).

4) *Bethé A.* Dürfen wir den Ameisen und den Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflüger's Archiv. Bd. 70, 1898.

5) *Norman W. W.* Dürfen wir aus den Reactionen niederer Thiere auf Schmerzempfindungen derselben schliessen? Pflüger's Archiv. Bd. 67, 1897.

6) *Bethé.* Functionen des Centralnervensystems der Anthropoden. Pflüger's Archiv. Bd. 68, 1897.

Do rozdziału XVI.

2) *Schrader Max E. G.* Zur Physiologie der Froshirns. Pflüger's Archiv. Bd. 41, 1897.

Schrader Max E. G. Die Stellung des Grosshirns im Reflexmechanismus. Archiv für experiment. Pathologie und Pharmakologie Band. 29, 1892.

3) *Goltz F.* Beiträge zur Lehre von der Nervencentren des Frosches. Berlin, 1867.

4) *Schrader Max E. G.* Zur Physiologie des Vogelgehirns. Pflüger's Archiv. Bd. 44, 1889.

5) *Steiner J.* Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. II Abth. Die Fische, Braunschweig 1885.

6) *Goltz F.* Der Hund ohne Grosshirn. Pflüger's Archiv. Bd. 51, 1892.

7) *Pflüger E.* Die sensorischen Functionen des Rückenmarks. Berlin, 1853.

8) *Speck.* Physiologie des menschlichen Athems. Leipzig, 1892.

Do rozdziału XVII.

Hitzig E. Untersuchungen über das Gehirn. Berlin, 1874 i Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv, 1870.

Munk H. Ueber die Functionen der Grosshirnrinde. Berlin, 1881.

Loeb J. Die Störungen nach Verletzungen der Grosshirnrinde. Pflüger's Archiv. Bd. 34, 1884.

Loeb J. Beiträge zur Physiologie des Grosshirns. Pflüger's Archiv. Bd. 39, 1886.

Do rozdziału XVIII.

Loeb J. Beiträge zur Physiologie des Grosshirns. Pflüger's Archiv. Bd. 39, 1886.

Rieger K. Beschreibung einer Intelligenzstörung in Folge einer Hirnverletzung etc. Verhandl. der Würzburger Physikalisch—Medicinischen Gesellschaft Bd. 22 u 23, 1889 i 1890.

Do rozdziału XIX.

1) *Mach E.* Die Principien der Wärmelehre. Leipzig. 1896. S. 360.

2) *Loeb J.* Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen. Pflüger's Archiv. Bd. 66, 1897.

3) *Loeb J.* Muskelthätigkeit als Maass psychischer Thätigkeit. Pflüger's Archiv. Bd. 39, 1886.

4) *Welch J. C.* On the Measurement of Mental Activity through Muscular Activity etc. The American Journal of Physiology. Vol. I. 98.

Mach E. Beiträge zur Analyse der Empfindungen. Jena 1885.

Spis rzeczy.

<i>Rozdział.</i>	<i>Str</i>
Przedmowy autora	I—III.
Słowo wstępne A. Mahrburga	5— 10
I. Niektóre zasadnicze pojęcia i fakty z fizjologii porównawczej mózgu	11— 21
II. Układ nerwowy meduz, automatyzm i koordynacja	22— 35
III. Układ nerwowy centralny u żachw i rola jego w odruchach	36— 45
IV. Doświadczenia nad ukwiałami	46— 55
V. Doświadczenia nad szkarłupniami	56— 64
VI. Doświadczenia z fizjologii mózgu robaków	65— 87
VII. Doświadczenia nad fizjologją mózgu stawonogów	88—106
VIII. Doświadczenia nad mięczakami	107—111
IX. Teorja segmentalna u kręgowców	112—124
X. Skrzyżowania połowiczne, skojarzenie zmiany postawy kończyn i ruchy przymusowe	125—132
XI. Związek wzajemny pomiędzy ustawieniem a czynnością niektórych elementów w zwojach segmentalnych	133—139
XII. Doświadczenia nad mózdzkiem	140—143
XIII. Przyczynek do teorji instynktów zwierzęcych	144—160
XIV. Układ nerwowy centralny i dziedziczność	161—169
XV. Rozpowszechnienie pamięci asocjacyjnej w państwie zwierzęcym	170—185
XVI. Półkule mózgowe a pamięć asocjacyjna	186—202
XVII. Lokalizacja anatomiczna i psychiczna	203—214
XVIII. Zaburzenia pamięci asocjacyjnej	215—222
XIX. Niektóre punkty zaczepne dla przyszłej mechaniki czynności mózgowej	223—234
Literatura	235—238



28869/

2