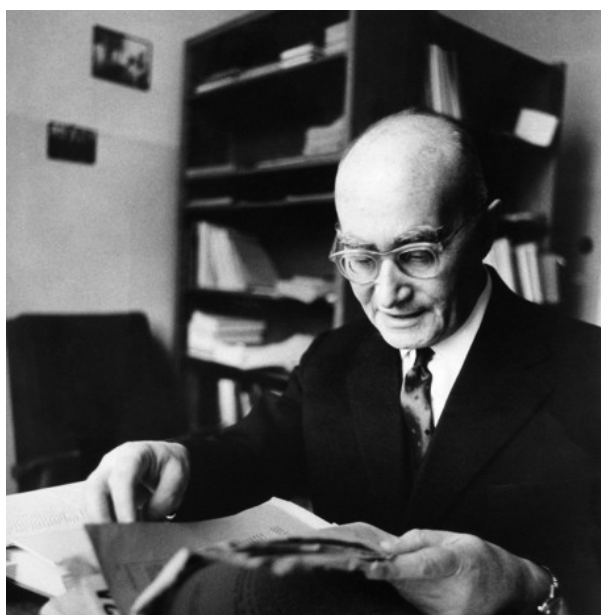


MAŁGORZATA SKUP

Grupa Neurobiologii Naprawczej
Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN
Pasteura 3, 02-093 Warszawa
e-mail: m.skup@nencki.edu.pl

JERZY KONORSKI (1903–1973) – EKSPERYMENTATOR I TEORETYK: OD BADAŃ ODRUCHÓW WARUNKOWYCH DO KONCEPCJI JEDNOSTEK GNOSTYCZNYCH



Jerzy Konorski w swoim gabinecie, 1969 rok (fot. Marek Holzman).

Jerzy Konorski (1903–1973)

był wybitnym neurofizjologiem i neuropsychologiem, uczniem Iwana Pawłowa, współodkrywcą i badaczem odruchów warunkowych II typu zwanych także instrumentalnymi. Ukuł termin plastyczności synaptycznej i opracował teoretyczne podstawy procesów plastyczności, podobne do tych, które wkrótce zaproponował Donald Hebb. Konorski był twórcą szkoły neurofizjologicznej w Polsce, autorem wielu prac eksperymentalnych, napisał również dwie ważne książki. W *Conditioned Reflexes and Neuron Organization* (1948), opisał mechanizmy wytwarzania odruchów warunkowych

i przedstawił teorię uczenia się asocjacyjnego (kojarzeniowego). W *Integrative Activity of the Brain* (1967), zrewidował swoje wczesne teorie dotyczące mechanizmów hamowania neuronalnego w mózgu, przedstawił teorię percepcji i motywacji, zaproponował koncepcję hierarchicznej organizacji mózgu i integracyjnej roli jednostek gnostycznych w jego funkcji.

Jerzy Konorski (1903–1973)

was a Polish neurophysiologist who further developed the work of Ivan Pavlov by discovering secondary conditioned reflexes. He also proposed the idea of gnostic neurons, a concept similar to the grandmother cell. He coined the term neural plasticity, and developed theoretical ideas regarding it, similar to those proposed soon after by Donald Hebb. Konorski was the author of two important books, *Conditioned Reflexes and Neuron Organization* (1948), which presented the theory of associative learning as a result of long-term neuronal plasticity, and *Integrative Activity of the Brain* (1967) in which Konorski revised his early theories and synthesized work on neurobiology of perception and motivation, proposed ideas of hierarchical organization of the brain and gnostic units.

WPROWADZENIE

Jerzy Konorski, który, jak napisał w swojej autobiografii: „pragnął zawsze być uczonym”, zanim skryształizowały się jego zainteresowania badawcze sięgał po lektury z socjologii i matematyki (KONORSKI 1974). Rozległość zainteresowań i niezdecydowanie co

do wyboru specjalności sprawiły, że z rozpoczętych studiów matematycznych na Uniwersytecie Warszawskim szybko zrezygnował na rzecz psychologii, powodowany zainteresowaniem czynnościami ludzkiego mózgu. Wykłady Leona Petrażyckiego na Wydziale Prawa i jego dzieło *Podstawy psychologii emocjonalnej* pomogły mu w ukształtowaniu poglądów w tym zakresie. Podjęte następnie studia lekarskie zawiodły jego młodzieńcze oczekiwania, że „neurologia i psychiatria nauczą go jak działa mózg” (KONORSKI 1974). Ale to na tych studiach spotkał Stefana Millera (1903-1942 lub 1943¹), z którym połączyły go zainteresowania naukowe i dziesięcioletnia praca badawcza. Praca ta doprowadziła obu uczonych do odkrycia odruchów, nazwanych pierwotnie „odruchami warunkowymi analizatora ruchowego”, które zastąpili później pojęciem „odruchów warunkowych II typu” (ang. CR II). Ich badania nad mechanizmami nabywania zachowań ruchowych przerwał wybuch II Wojny Światowej.

PIERWSZE BADANIA ZŁOŻONYCH ODRUCHÓW WARUNKOWYCH I ODKRYCIE ODRUCHÓW II TYPU

Pod koniec lat 20. XX w., Konorski i Miller, będąc jeszcze studentami Uniwersytetu Warszawskiego, zapoznali się z dwoma świeżo opublikowanymi dziełami wielkiego fizjologa rosyjskiego Iwana Pawłowa (1926, 1927), poświęconymi odruchom warunkowym, które Pawłow opisał u zwierząt i ludzi (WINDHOLZ i WYRICKA 1996). Pojęcie odruchu, rozwinięte przez Iwana Michajłowicza Sieczenowa w XIX w., dopiero w XX w. stało się podstawą do badań wyższych czynności nerwowych, zapoczątkowanych przez Pawłowa. Badania Pawłowa dotyczyły przede wszystkim działania bodźców apetytywnych i odruchów pokarmowych, co wynikało z długoletniego zainteresowania Pawłowa i jego uczniów fizjologią układu trawiennego i odkryć, za które Pawłow otrzymał Nagrodę Nobla. Zafascynowanie pracami Pawłowa sprawiło, że obaj studenci postanowili podjąć badania nad mechanizmami nabytych zachowań zwierząt i ludzi. Dalsze lektury (w tym rosyjskojęzycznej, obfitej literatury poświęconej odruchom warunkowym, w czym pomagała znakomita znajomość języka rosyjskiego przez Millera), i przede wszystkim badania własne, prowadzone w skromnych warunkach Zakładu Psychologii Wolnej Wszechnicy Polskiej (1928-1929), a następnie w Zakładzie Fizjologii Uniwersytetu Warszawskiego (1930-1931), doprowadziły obydwu badaczy do

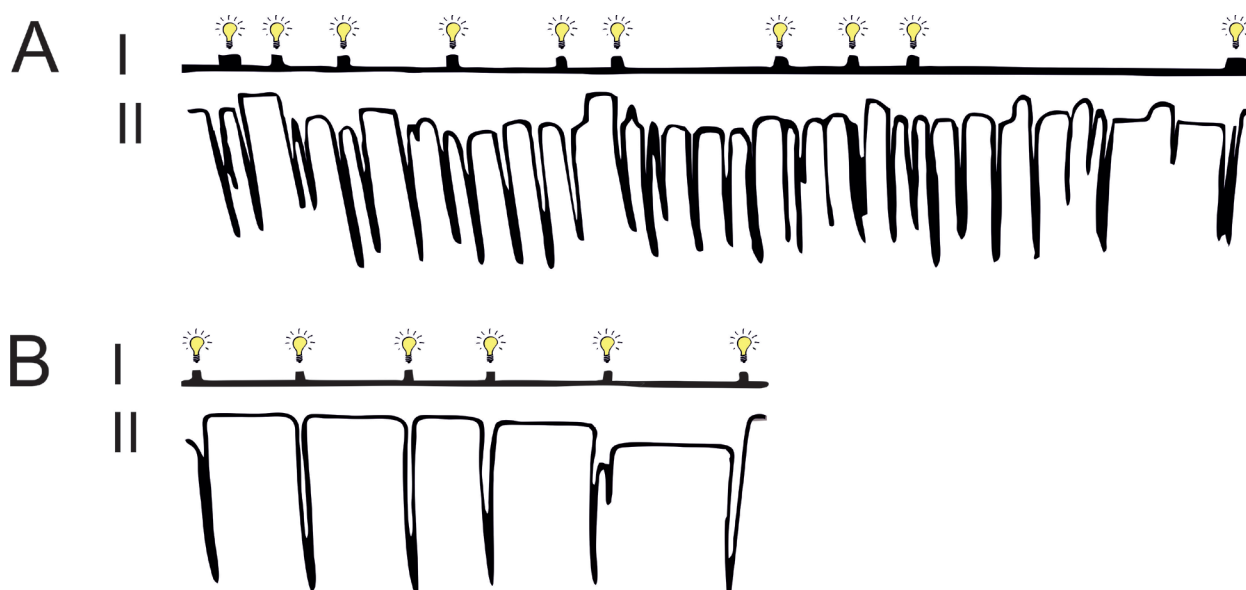
stwierdzenia odrębności „odruchów ruchowych”, opartych na mechanizmach ruchów dowolnych, i klasycznych odruchów warunkowych, stanowiących przedmiot badań Pawłowa i jego współpracowników. Jak pisze Konorski w swojej autobiografii: „Sądziliśmy w tym czasie, że sporządzając wykaz i definiując wszystkie typy odruchów warunkowych, znajdziemy odpowiedź na nasze pytanie. To właśnie dlatego nazwaliśmy II typem badane przez nas odruchy warunkowe, mieliśmy nadzieję, że odkryjemy później odruchy warunkowe III typu, IV typu itd.”. Wiele lat później KONORSKI (1969), pisząc książkę *Integracyjna działalność mózgu*², która stanowiła podsumowanie jego prac badawczych i koncepcji teoretycznych, przedstawił pogląd na dwa, dziś często współrealizowane, kierunki badań nad działalnością mózgu: „analityczny” i „syntetyczny” (KONORSKI 1969). Według jego opisu, o ile ten pierwszy, na podstawie wyników badań elektrofizjologicznych różnych części mózgu i uzupełniających badań neuroanatomicznych, stara się wyjaśnić podstawowe właściwości ich działania „w maksymalnie uproszczonych i sztucznych warunkach funkcjonowania mózgu”, o tyle ten drugi wykorzystuje obserwacje reakcji czuwającego zwierzęcia doświadczalnego na działające bodźce i próbuje wnikać w mechanizmy funkcjonowania mózgu w jego normalnym stanie czynnościowym. Ten drugi kierunek był od początku wiodący w pracy badawczej Konorskiego, a później również jego współpracowników. Z biegiem lat rosnąca świadomość znaczenia badań czynności elektrycznej mózgu dla zrozumienia zjawisk psychicznych sprawiła, że włączano do badań również techniki elektrofizjologiczne (także u czuwających zwierząt), leżymy i neuroanatomiczne.

Konorskiego i Millera zainteresowały szczególnie te doświadczenia Pawłowa, w których badano wykształcanie się reakcji na złożony bodziec warunkowy (ang. compound conditioned stimulus), składający się z dwóch bodźców o różnej modalności, prezentowanych jednocześnie lub w bliskim odstępie czasu. W celu zrozumienia paradygmatu eksperymentalnego, zastosowanego przez obu badaczy, warto przytoczyć tu opis warunków doświadczalnych i pierwszych dwóch doświadczeń, w których warunkowaniu poddano psa, nazwanego Bobkiem:

„Stojak pawłowowski” sporządzono z połączonych dwóch stołków, na których stał Bobek; ekran, wykonany z tektury, oddzielał zwierzę od eksperymentatorów. Przed stojakiem zamontowano cynową miskę, do któ-

¹Dokładna data śmierci Stefana Millera, który odebrał sobie życie w getcie w Mińsku Mazowieckim, jest nieznana.

²Data polskiego wydania; wydanie angielskie ukazało się wcześniej, w 1967 roku.



Ryc. 1. Jeden z pierwszych kimograficznych zapisów wykształcania się odruchów warunkowych II typu w doświadczeniu przeprowadzonym przez Konorskiego i Millera.

I – bodziec warunkowy (zapalenie się lampy); II – ruchy lewej, przedniej nogi; A – zwierzę wykonuje wyuczony ruch zarówno podczas działania bodźca warunkowego, jak i w przerwach między bodźcami; B – ruch jest wykonywany wyłącznie podczas bodźca warunkowego (wg KONORSKI 1969, str. 352; opracowała A. Głowacka).

rej wrzucano pokarm po wykonaniu przez Bobka zadania. Do zapisów ruchów kończyn psa używano kimografu. Pierwsze doświadczenie wykonano w następujący sposób: na tylną nogę psa założona była opaska z elektrodami połączonymi z cewką indukcyjną. Konorski i Miller podawali ton z fisharmonii (pierwotnie bodziec obojętny, bez wartości informacyjnej) i po kilku sekundach stosowali lekkie drażnienie nogi prądem elektrycznym. Kiedy tylko pies unosił nogę, do miski wpadał kawałek kiełbasy (wzmocnienie pokarmowe). Niekiedy stosowano sam ton bez drażnienia elektrycznego i bez wzmocnienia. Po kilku dniach takiego postępowania Bobek zaczął podnosić tylną nogę bez zastosowania drażnienia elektrycznego i natychmiast przy tym odwracał się w stronę miski, oczekując podania pokarmu. W ten sposób udało się po raz pierwszy uzyskać odruch warunkowy II typu w warunkach doświadczalnych, którego cechą charakterystyczną jest to, że otrzymanie wzmocnienia jest zależne od wykonania wyuczonych reakcji ruchowej. Następnym krokiem była próba wytworzenia odruchu warunkowego II typu pod wpływem biernego unoszenia nogi psa. Uzasadnieniem dla tego doświadczenia było założenie, że niezbędnym warunkiem wytworzenia odruchu warunkowego II typu było to, aby bodźce proprioceptywne³ związane z wykonaniem tego ruchu stały się bodźcem warunkowym I typu, sygnalizującym otrzy-

manie pokarmu. „Bobka ustawiono na stojaku, na wprost lampy. W chwili, gdy włączano lampę, eksperymentator unosił przednią łapę psa i niemal natychmiast psa nagradzano pokarmem. Po kilku powtórzeniach tej procedury, Bobek zaczął unosić łapę, bez udziału eksperymentatora, gdy tylko zapalało się światło” (KONORSKI 1974). Najpierw bodziec świetlny stawał się bodźcem warunkowym, sygnalizującym pokarm; następnie pies nauczył się kojarzenia dwóch bodźców warunkowych (proprioceptywnego i świetlnego) i wykonywania reakcji. Ponieważ pokarm podawano tylko po czynnych ruchach, czyli występujących po włączeniu lampy, ruchy w przerwach powoli zanikały. Ilustrację zachowań ruchowych w tym doświadczeniu, rejestrowanych za pomocą kimografu, przedstawia Ryc. 1.

Już w tym doświadczeniu Konorski i Miller odkryli zjawisko generalizacji odruchu, które polegało na tym, że pies uczył się kojarzyć oba bodźce warunkowe i podnosić również drugą łapę po tej samej stronie ciała, jeśli tylko założono na nią opaskę wykorzystywaną do uczenia reakcji unoszenia łapy; założenie opaski na którąkolwiek z łap przeciwstronnych nie wywoływało żadnej reakcji.

Jest fascynujące, że tych dwóch badaczy bez żadnego doświadczenia laboratoryjnego, dysponujących bardzo skromnym warsztatem badawczym, potrafiło dokonać tak ważnych obserwacji, wskazujących na udział wyższych czynności mózgowych w wykształcaniu odru-

³Czucie głębokie; zmysł orientacji ułożenia własnego ciała.

chu warunkowego związanego z aktem ruchowym. W następnych latach Konorski i jego współpracownicy wykonali kilkadziesiąt wariantów tych historycznych doświadczeń, w których badano warunkowanie u psów, a później u szczurów, kóz i małp. Zmieniało modalność bodźca warunkowego (np. ze słuchowego na wzrokowy lub dotykowy) i zwiększano złożoność zadania instrumentalnego. Na przykład, w jednym z doświadczeń, pierwszym bodźcem, pierwotnie neutralnym, był dźwięk „tykającego” metronomu (umożliwiał zmianę częstotliwości dźwięku i badanie różnicowania), drugim bodźcem (proprioceptywnym) było unoszenie łapy. Mogło być ono czynne, gdy pies podnosił łapę pod wpływem drażnienia prądem elektrycznym o słabym natężeniu, lub bierne, tak jak w drugim z opisanych historycznych doświadczeń. W obu wariantach aplikowanie bodźców nagradzano pokarmem. Stwierdzono, że sam dźwięk metronomu stawał się bodźcem „istotnym”, który wywoływał uniesienie łapy. Udoskonalenie i replikowanie prób niekiedy korygowało wnioski z pierwszych doświadczeń. Na przykład rozwinięcie tych badań przez współpracowników Konorskiego, Elżbietę Jankowską, Teresę Górską i Włodzimierza Kozaka, pozwoliło odrzucić pierwotną hipotezę Konorskiego i Millera, że sygnalizacja zwrotna (proprioceptywna), pochodząca z wykonywanego ruchu, w odruchu warunkowym II typu jest konieczna do zachowania tego ruchu. Stwierdzono mianowicie, że po deafferentacji używanej łapy, brak zwrotnej informacji proprioceptywnej był kompensowany informacjami o położeniu innych części ciała (GORSKA i JANKOWSKA 1961). Oprócz doświadczeń, w których warunkowanie wzmacniano pokarmem, przeprowadzono również doświadczenia warunkowania odruchów obronnych, w których warunkowano unikanie bodźca elektrycznego i innych bodźców awersyjnych.

Wiele lat później Konorski dokonał generalizacji tego paradygmatu doświadczenia w następujący sposób: „Jeżeli określony bodziec nerwowy, powiedzmy dźwięk metronomu, połączymy z danym ruchem, powiedzmy uniesieniem łapy, które jest wzmocnione bodźcem pokarmowym, wówczas zwierzę powinno wykonać ten ruch w reakcji na (poprzednio neutralny) bodziec nerwowy” (KONORSKI 1974, str. 187).

KONTYNUOWANIE BADAŃ PRZEZ KONORSKIEGO I MILLERA W LABORATORIACH PAWŁOWA

Młodzi fizjologowie śmiało zdecydowali się przedłożyć sprawozdanie ze swoich doświadczeń Warszawskiemu Oddziałowi Francuskiego Towarzystwa Biologicznego, a jednocześnie

postanowili podzielić się z Pawłowem swoimi obserwacjami i zwrócić się z prośbą o ocenę ich badań. Były one kontynuacją i rozszerzeniem paradygmatu doświadczeń, prowadzonych przez uczniów Pawłowa: Tichona Manujłowa, Walentina Kryłowa i Georgija Zielonego, ale wskazywały na odkrycie nowego typu warunkowania. Pierwszy list do Pawłowa Konorski i Miller napisali 26 marca 1928 r. (KREPS 1970). Poinformowali Pawłowa, że choć ich praca nad warunkowaniem „odruchów ruchowych” (odruchów II typu) nie jest ukończona, ich odkrycia wydają się otwierać nowe pole do badań. Po kilku miesiącach dwie prace, powstałe na podstawie ich doświadczeń ukazały się na łamach *Comptes Rendus de la Société de Biologie et de ses Filiales* (MILLER i KONORSKI 1928a, b). Ze wspomnień Konorskiego wynika, że doniesienia zostały przychylnie przyjęte przez środowisko, ale Pawłow nie przekonał się do ich koncepcji. Odpowiedział on warszawskim badaczom listem z dnia 21 września 1928 r. Wyraził opinię, że ich „warunkowanie odpowiedzi motorycznych” co prawda poszerza jego teorię dotyczącą wyższych czynności nerwowych, jednak ich schemat warunkowania nie różni się zasadniczo od warunkowania pawłowowskiego. Przypuszczał też, że Konorski i Miller popełnili pewne niedokładności w badaniach, i zawiadamiał ich, że zlecił powtórzenie ich doświadczeń swym współpracownikom: Georgijemu Skipinowi i Annie Petrowej. Wielokrotne powtórzenie warszawskich doświadczeń i ich wariantów w laboratorium Pawłowa, przeprowadzone na kilku psach, nie przyniosło jednoznacznych wyników. Znacznie późniejsze badania Wyrwickiej, prowadzone już w Zakładzie Neurofizjologii Instytutu Nenckiego, wyjaśniły przyczynę niepowodzeń części eksperymentów: dowiodły istotności czynników motywacyjnych i roli układu nagrody w wykształcaniu odruchów II typu (WYRWICKA i współaut. 1960).

Do końca studiów Konorski i Miller kontynuowali swoje badania w laboratorium Katedry Fizjologii Człowieka na Wydziale Lekarskim, udostępnionym przez prof. Franciszka Czubalskiego, szefa Katedry. Warunki laboratoryjne i dostępność aparatury pozwoliły na wykonywanie przetok ślinowych i rejestrowanie nie tylko czynności ruchowych, ale też wydzielania śliny⁴, toteż w nowej serii badań stało się możliwe analizowanie

⁴Reakcja ślinowa, czyli wydzielanie śliny, jest elementem pokarmowego odruchu bezwarunkowego, który powstaje na widok i obecność pokarmu w jamie ustnej. Badania Pawłowa dowiodły, że przy wytwarzaniu warunkowania pokarmowego ilość wydzielanej śliny jest wprost proporcjonalna do stopnia kojarzenia bodźca bezwarunkowego z warunkowym. Dlatego zaczęto stosować pomiar objętości wydzielonej śliny jako miarę skuteczności warunkowania (również wygaszania reakcji).

stopnia pobudzenia w reakcji warunkowej kojarzonej z nagrodą; badacze nawet nazwali stosowaną przez siebie technikę ślinowo-ruchową. Potwierdzili, że po warunkowaniu sam bodziec złożony wywoływał u psa wydzielanie śliny, które pierwotnie następowało wyłącznie na widok pokarmu. Prowadząc studia nad zależnościami pomiędzy odruchami warunkowymi I i II typu wykryli, że klasyczny, dodatni bodziec pokarmowy I typu hamuje reakcję II typu, w przeciwieństwie do bodźca ujemnego⁵ (KONORSKI i MILLER 1930).

Po ukończeniu studiów, krótki epizod pracy obu badaczy w podwarszawskiej klinice psychiatrycznej w Pruszkowie spowołnił nieco pracę badawczą, kontynuowaną w zorganizowanej przez nich samych pracowni odruchów warunkowych. Zyskali natomiast mocne podstawy wiedzy psychiatrycznej, pomocnej Konorskiemu w późniejszej pracy naukowej. Mimo kontaktu listownego z Pawłowem, rozbieżności eksperymentalne i interpretacyjne trudno było wyjaśnić korespondencyjnie. Pawłow, zainteresowany badaniami Konorskiego i Millera, zaprosił obu badaczy do swoich laboratoriów w Zakładzie Fizjologii Instytutu Medycyny Eksperymentalnej w Leningradzie. Warto wspomnieć, że dwuletni pobyt Konorskiego i kilkumiesięczny Millera w laboratoriach Pawłowa, przypadł na czas sędziwego wieku uczonogo; Pawłow miał wówczas 82 lata, ale był w pełni sił twórczych i w doskonałej formie intelektualnej, służąc obu młodym uczonym bogatym doświadczeniem badawczym i przeprowadzając precyzyjną analizę ich doświadczeń. Od 1931 do 1933 r. Konorski, pracując w leningradzkim laboratorium, kontynuował badania nad wariantami doświadczalnymi i parametrami reakcji warunkowej typu II (ang. conditioned reflex II, CR II). Pobyt i praca w laboratoriach Pawłowa były ważnym doświadczeniem w życiorysie naukowym Konorskiego. Na szczegółowy opis tego etapu jego pracy naukowej zdecydowałam się, gdyż wiele lat później Konorski twierdził, że praca w pawłowowskich laboratoriach była dla niego sprawą ogromnej wagi i że z pewnością zdeterminowała całą jego przyszłość. Organizacja i rytm pracy doświadczalnej, dźwiękoszczelne kamery służące do doświadczeń na psach, stanowiska badawcze z laboratoriów Pawłowa stanowiły wzór, który Konorski wiernie przeniósł do zorganizowanego przez siebie w połowie lat 50. Zakładu Neurofizjologii w Instytucie Nenckiego. Zetknięcie się u Pawłowa z doświadczeniami, w których dokonywano uszkodzeń różnych ośrodków mózgowych i docenienie ich zna-

czenia dla zrozumienia funkcji mózgu, było bodźcem do zaprojektowania sal operacyjnych dla neurochirurgii w powstającym Zakładzie. W Instytucie Nenckiego zbudowano również, dla celów badań neurofizjologicznych, obszerną, jak na owe czasy, zwierzętarnię dla psów, a później również kotów i małp.

W Leningradzie Konorski i Miller zebrali dużo materiału doświadczalnego i zapoznali się bliżej z metodą badań stosowaną przez Pawłowa i jego współpracowników. O wynikach badań wykonanych u Pawłowa przez Konorskiego, jego uczennica, prof. Elżbieta Fonberg pisze w ten sposób: „W laboratorium Pawłowa Konorski powtórzył wszystkie uprzednio „po amatorsku” – jak sam to określa – przeprowadzone doświadczenia, usystematyzował je metodycznie i opracował teoretycznie” (FONBERG 1979). Podsumowaniem tego okresu w działalności naukowej Konorskiego i Millera były dwie prace: monografia (KONORSKI i MILLER 1948) *Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych*, w której, obok przedstawionych wyników doświadczeń z lat 1928-1931, dokonano obszernej analizy dorobku szkoły Pawłowa, oraz rozprawa *Ustłownuje refleksy dwigatielnogo analizatora* (KONORSKI i MILLER 1936). Do drugiej z tych publikacji, wydanej w Związku Radzieckim, Pawłow napisał wstęp świadczący, że niezupełnie został przez polskich badaczy przekonany „o istnieniu różnic w mechanizmach fizjologicznych odpowiedzialnych za wytwarzanie i wykonywanie odruchów warunkowych I i II typu”. Jak pisze FONBERG (2008), zapewne ten wstęp, jak i publikacje Konorskiego i Millera wydane w mało „czytanych” językach, zahamowały zrazu powszechne przyjęcie poglądów polskich uczonych.

We wstępie do napisanej po rosyjsku rozprawy Konorskiego i Millera Pawłow podtrzymał swoje stanowisko, że warunkowanie aktów ruchowych różni się od warunkowania „analizatorów czuciowych” (wydzielanie śliny na bodźce słuchowe czy dotykowe, kojarzone z podaniem pokarmu) tylko tym, że na poziomie zaangażowanych struktur mózgu analizator ruchowy (pojęcie wprowadzone przez Pawłowa) składa się z części aferentnej (która odbiera pobudzenie wywołane przez bodziec, następnie analizowane i porównywane z wzorcami pamięciowymi) i eferentnej (która odpowiada na drażnienie reakcją ruchową). Warto przytoczyć tu opis, sporządzony przez Stefana Millera, który rzuca światło na sposób myślenia i postawę Pawłowa, jako badacza, również w kwestii oceny CR II. Z początkiem 1933 r. Warszawskie Czasopismo Lekarskie rozpoczęło w cotygodniowych odcinkach drukowanie wrażeń Stefana Millera z jego pobytu z

⁵Bodziec ujemny = bodziec warunkowy ujemny (inaczej bodziec warunkowy hamulcowy) – jest to bodziec warunkowy, sygnalizujący brak bodźca bezwarunkowego.

Jerzym Konorskim w Związku Radzieckim. Jak pisze Miller: „Z syntonicznego charakteru Pawłowa wynika jego stosunek do nauki. Jest on czystym empirykiem. Teoria, choćby najpiękniej zbudowana, nie ma dla niego najmniejszego znaczenia, o ile fakty należy pod nią podciągnąć, a nie wypływa ona z nich samorzutnie. [...] Pawłow z zasady nie uznaje tego, do czego nie doszedł sam, drogą własnego rozumowania. W dyskusji woli zawsze zająć przeciwne stanowisko, lubi zaprzeczyć tezie, którą mu jego rozmówca narzuca. Jest w nim jakaś przekora, ale daleki jest od dogmatyzmu. Jeżeli w toku rozmowy dojdzie do konkluzji sprzecznej z poprzednio zajętym stanowiskiem, nie waha się ani chwili poprzednie swoje stanowisko odrzucić [...]”. Taką też jego postawę ilustruje korespondencja pomiędzy Pawłowem i Konorskim, którą opisali i wnikliwie skomentowali WINDHOLZ i WYRWICKA (1996).

W 1933 r. KONORSKI i MILLER opublikowali monografię, w której na podstawie dotychczasowych doświadczeń przedstawili tezę, że typ II odruchów warunkowych stanowi fizjologiczny model zachowania zależnego od woli, którego mechanizmy są inne, niż te, odpowiedzialne za odruchy pawłowowskie. Dyskusja, którą Pawłow podjął z Konorskim w rok później, podczas śródogodowego seminarium w Leningradzie (10 października 1934 r.), podsumowującego badania leningradzkie i warszawskie oraz kluczowego dla ustalenia poglądów dotyczących warunkowania ruchów wolicjonalnych, nie doprowadziła do uzgodnienia stanowisk. Konorski nie był przekonany do interpretacji przedstawionej przez Pawłowa, choć trudno jest odnaleźć w zachowanej dokumentacji jego kontrargumenty. W dłuższej perspektywie Konorski podtrzymał pogląd, że oba schematy warunkowania zasadniczo różnią się. Uważał on, że gdyby Pawłow uznał odrębność odruchów II typu, badania nad tego rodzaju warunkowaniem rozwinęłyby się w Związku Radzieckim tak, jak to miało miejsce w USA, gdzie prace prowadzone niezależnie przez Burrhusa Skinera, doprowadziły do potwierdzenia odrębności odruchów II typu, nazwanych tam reakcjami instrumentalnymi lub zachowaniem operacyjnym (SKINNER 1935). Od Pawłowa metodę odruchowo-warunkową przejęło w Stanach Zjednoczonych wielu psychologów i fizjologów zajmujących się badaniem zachowania się zwierząt. Należy tu wspomnieć zwłaszcza o dwóch takich szkołach. Jedna to Cornell University, gdzie Liddell zajmował się badaniem wyższych czynności nerwowych u kóz, owiec i świń. Druga to Baltimore, gdzie Horsley Gantt rozpoczął badania doświadczalne na psach. W tym samym czasie, kiedy Pawłow odkrył odruchy

warunkowe, szkoła amerykańskich behawiorystów również starała się obiektywnie obserwować wolicjonalne zachowanie się zwierząt. Przy tym, o ile Pawłow kładł nacisk na bierne tworzenie się odruchów warunkowych przez skojarzenie bodźców obojętnych z ważnymi biologicznie bodźcami bezwarunkowymi, to behawiorysty kładli nacisk na czynne zachowanie się zwierząt.

Konorski, mimo różnicy poglądów na temat mechanizmów warunkowania, darzył Pawłowa ogromnym szacunkiem i podziwem dla jego intelektu (KONORSKI 1949). Opisane również przez Millera środowce „zebrania wszystkich współpracowników Pawłowa, na których Iwan Pietrowicz omawia wyniki prac bieżących i dzieli się ze swoimi uczniami tym, co przez ubiegły tydzień obmyślił”, musiały zrobić na Konorskim ogromne wrażenie, skoro wprowadził je do stałej praktyki Zakładu Neurofizjologii Instytutu Nenckiego, gdy objął kierownictwo tego Zakładu (1955-1973).

EWOLUCJA POGLĄDÓW NA TEMAT MECHANIZMÓW CZYNNOSCIOWYCH MÓZGU

W końcu 1933 r., po powrocie do Polski, Konorski podjął się zorganizowania, za aprobatą profesora Kazimierza Białaszewicza, laboratorium odruchów warunkowych w Instytucie Nenckiego. W tym samym czasie zaczął współpracę naukową z Lilianą Lubińską (później żoną), która doktoryzowała się u znanego neurofizjologa Louisa Lapique'a na Sorbonie, we Francji i przekazała Konorskiemu doskonałą znajomość neurofizjologii, nabytą w jednym z najbardziej znanych ośrodków neurofizjologii w Europie. Pod wpływem tej wiedzy i dalszych studiów, Konorski zmienił poglądy na temat mechanizmów czynności kory mózgowej. Odstąpił od pawłowowskiej koncepcji ośrodków pobudzenia i hamowania w poszczególnych punktach kory mózgowej (generowanych przez pobudzające i hamulcowe⁶ bodźce warunkowe), które wzajemnie się ograniczają, i zaczął skłaniać się ku poglądom Sherringtona na czynności procesów nerwowych, osadzone mocno w neuronalnej teorii budowy mózgu, której podwaliny położył Ramon y Cajal. Jest godne uznania, że decydując się na odrzucenie teorii Pawłowa, Konorski powziął postanowienie, żeby spróbować wyjaśnić prace doświadczalne szkoły Pawłowa, stosując sherringtonowskie zasady funkcjonowania ośrodkowego układu nerwowego (KO-

⁶Używam pojęcia „hamulcowe” (bodźce lub neurony), zgodnie z nazewnictwem stosowanym przez Konorskiego; obecnie przyjęte jest w literaturze przedmiotu określenie „hamujące”.

NORSKI 1974, str. 228). Do wybuchu wojny Konorski kontynuował pracę doświadczalną nad odruchami warunkowymi, rozszerzając ją o poszukiwania wzajemnych zależności między pokarmowymi a obronnymi odruchami warunkowymi II typu, ale materiał doświadczalny z tych badań nie zachował się. Również w tym czasie pojawiają się prace amerykańskich behawiorystów, m.in. Skinera, opisujące doświadczenia prowadzone na szczurach, w których autorzy wykazują istnienie dwóch typów reakcji warunkowych (nazwanych „respondent behavior” i „operant behavior”). A więc tezy Konorskiego i Millera zostały niezależnie potwierdzone.

BADANIA W CZASIE WOJNY

Wybuch wojny skłonił Konorskiego do opuszczenia Warszawy. Plany przedostania się do Londynu, gdzie przebywał jego brat nie powiodły się i Konorski z żoną, zatrzymani w Białymstoku (miasto znajdowało się już w rękach armii radzieckiej), nawiązali kontakt z kolegami z zespołu Pawłowa, którzy udzielili im ogromnego wsparcia. Dzięki ich pomocy, Konorski (zapewne jako uznany i szanowany uczeń Pawłowa) objął stanowisko kierownika Zakładu Fizjologii w Podzwootnikowej Biologicznej Stacji w Suchumi u podnóża Kaukazu. Dzięki temu, że zadaniem tej Stacji była hodowla małp dla celów doświadczalnych, Konorski wykorzystał tę możliwość do badania odruchów warunkowych u małp. Jednak rozpoczęcie wojny niemiecko-radzieckiej sprawiło, że oboje z Lubińską zmienili przedmiot badań i rozpoczęli studia nad nerwicami pourazowymi i ich leczeniem oraz regeneracją nerwów po ich przecięciu (u psów i małp) zakładając, że wyniki ich pracy mogą być przydatne w medycynie wojskowej. Ten okres ich wspólnej pracy badawczej przyniósł obserwację, że regeneracja nerwów zachodzi o wiele szybciej niż się przypuszczało dotychczas (3 do 4 mm/na dobę, a nie 1 mm), i że z łatwością można wykryć zakończenia regenerujących włókien, z powodu ich silnie wzmożonej pobudliwości na bodźce mechaniczne (KONORSKI 1969). Ewakuowanie Instytutu do Tbilisi, wymuszone zbliżaniem się frontu sprawiło, że w nowym miejscu Konorski zajął się głównie pracą w oddziałach neurologicznych, badając objawy pourazowych wstrząsów mózgu u rannych.

PRACE I KONCEPCJE WSPÓLPRACOWNIKÓW KONORSKIEGO

U kresu wojny Konorski z Lubińską znaleźli się w Moskwie, z zamiarem powrotu do Polski. Ze spotkaniem tam profesorem Ja-

nem Dembowskiem, jednym z dawnych dyrektorów Instytutu Nenckiego, powzięli postanowienie o odbudowie Instytutu. Zapadła decyzja, by do czasu reaktywowania Instytutu w Warszawie, „przenieść” Instytut do Łodzi, gdzie jego załóżek zaczął działalność już w 1947 r. Jak pisze Konorski, w 1946 roku w Instytucie nie było jeszcze wiele pracy, gdyż podjęto ją na szerszą skalę dopiero w roku 1947, w związku z czym zdecydował się poświęcić czas przede wszystkim na pisanie książki: „o całości studiów nad odruchami warunkowymi, przełożonych na język współczesnej neurofizjologii.” (KONORSKI 1974). Konorski zebrał dostępne materiały jeszcze w Moskwie, miał jej dojrzałą koncepcję, toteż w niecały rok później książka była gotowa. *Conditioned Reflexes and Neuron Organization* ukazała się w Cambridge University Press (KONORSKI i MILLER 1948). Zdaniem Konorskiego, krytyka była na ogół przychylna, a książka stała się dobrze znana w Anglii, natomiast w USA „nieomalże jej nie zauważono”, co Konorski tłumaczył tym, że psychologia doświadczalna w tym czasie była zdominowana przez behawiorystów, Skinera i Hulla, natomiast fizjologiczne wyjaśnianie mechanizmów było niepopularne. W ZSRR natomiast książkę poddano ostrej krytyce, a sam Konorski znalazł się na kilka lat w głębokiej niełasce ówczesnych władz akademickich.

W ciągu kilku lat Konorski zebrał wokół siebie zespół entuzjastycznych, młodych badaczy, których większość rekrutowała się spośród studentów biologii i medycyny. W tym czasie przeprowadzał badania doświadczalne, bezpośrednio związane z hipotezami, jakie wysunął w swojej książce. Jego interpretacja zjawisk fizjologicznych stała się ściśle związana z pojęciem sieci nerwowych i procesów synaptycznych. Zaproponowana przez Niego koncepcja, dotycząca hamowania wewnętrznego⁷, powstającego w trakcie wygaszania lub różnicowania odruchów warunkowych zakładała, że hamowanie powstaje dzięki synapsom hamulcowym, tworzącym się między ośrodkiem bodźca warunkowego a bezwarunkowego. W książce Konorski rozwinął teorię hamowania wewnętrznego na podstawie faktów, ustalonych przez szkołę Pawłowa. Wedle Jego koncepcji, aktualne połączenia pobudzeniowe między ośrodkiem bodźca warunkowego a ośrod-

⁷Termin, wprowadzony przez Pawłowa na określenie fizjologicznego procesu hamowania, które zachodzi, gdy reakcja na bodziec warunkowy lub obojętny stopniowo maleje, ponieważ bodziec ten nie jest wzmacniany przez bodziec bezwarunkowy. Zjawisko, które polega na zmniejszaniu się danej reakcji warunkowej pod wpływem bodźca „postronnego”, rozpraszającego (np. orientacyjnego), który zadziałał przed albo podczas działania bodźca warunkowego, Pawłow nazwał hamowaniem zewnętrznym.

kiem bodźca bezwarunkowego tworzą się wówczas, gdy impulsy wysyłane przez pierwszy z tych ośrodków trafiają do drugiego w momencie narastania jego pobudzenia na skutek zadziałania bodźca bezwarunkowego. Podobnie przyjął, że gdy impulsy wysyłane przez pierwszy z tych ośrodków trafiają do neuronów ośrodka bezwarunkowego w momencie spadku jego pobudzenia, wtedy pomiędzy tymi ośrodkami tworzą się połączenia hamulcowe (KONORSKI 1948, str. 311). Elementem koncepcji była teza, że siła hamulcowego odruchu warunkowego jest proporcjonalna do siły odruchu pobudzeniowego, z którego wykształcił się odruch hamulcowy. Nie jest jasne, jakie były przesłanki tego założenia, które sugerowało, że siła zachowanych synaps pobudzeniowych ułatwia (facylituje) formowanie (na danym neuronie) synaps hamulcowych. Jednak badania, prowadzone ze Szwejkowską nad hamowaniem wewnętrznym wskazały, że im silniejszy był początkowy odruch pobudzeniowy, wytworzony na dany bodziec warunkowy, tym słabszy był hamulcowy odruch wywoływany następnie przez ten bodziec, jeśli nie był on wzmacniany. Innymi słowy, połączenia hamulcowe współzawodniczyły z pobudzającymi; w interpretacji Konorskiego „nie były silniejsze, gdyż ich powstawaniu przeszkadzały wytworzone tam wcześniej połączenia pobudzeniowe” (KONORSKI 1974). Konorski uznał to odkrycie za najbardziej istotne w tej dziedzinie badań, gdyż skłoniło go to do całkowitej zmiany poglądów na hamowanie wewnętrzne. W 20 lat później, w książce *Integracyjna działalność mózgu* KONORSKI (1969) zrewidował koncepcje hamowania wewnętrznego, odstępując od tego pojęcia i wysuwając nową koncepcję, która tłumaczyła nagromadzone przez jego zespół fakty doświadczalne. W koncepcji tej odświeżona jest w cień fizjologia połączeń hamulcowych. Konorski interpretuje wygaszanie odruchu warunkowego jako zastępowanie starego wzmocnienia przez nowe (zastępowanie bodźca bezwarunkowego przez jego brak) i twierdzi, że wszystkie znane przypadki hamowania można wytłumaczyć przyjmując, że pobudzeniowe połączenia tworzą się między zbiorem jednostek nadawczych a zbiorem wzajemnie się hamujących jednostek, związanych z jednostkami odbiorczymi.

Rozwijając badania nad funkcjonalną organizacją kory mózgowej, Konorski dostrzegł wartość analizy funkcjonalnej po usunięciu wybranych rejonów kory mózgowej u zwierząt z wytworzonymi odruchami warunkowymi. Wprowadził więc techniki operacyjne do badań swojego zespołu, dzięki nawiązaniu współpracy z wybitnym neurochirurgiem polskim, Lucjanem Stępnem. Obszerny cykl

prac, który powstał z udziałem Ireny i Lucjana Stępnów (na psach), Wacławy Ławickiej (na psach i kotach), Stefana Brutkowskiego, Kazimierza Zielińskiego, Jadwigi Dąbrowskiej (na szczurach) i Bogusława Żernickiego (na kotach) dowodził, że usunięcie części okolicy przedczołowej powoduje rozhamowanie pokarmowych hamulcowych odruchów warunkowych, a usunięcie okolicy przedrudkowej zmienia złożone „ciągi kinestetyczne” istotne dla ruchów precyzyjnych. Te techniki są stosowane do dziś w badaniach behawioralnych prowadzonych w Instytucie Nenckiego.

Zespół Konorskiego rozwijał również badania nad mechanizmami warunkowania II typu. Pierwszym osiągnięciem w tej dziedzinie stał się nowy, asocjacyjny model tego warunkowania, zaproponowany przez WYRWICKĄ (1952). Na podstawie swych prac doświadczalnych doszła ona do wniosku, że ośrodek bodźca warunkowego jest łączony z ośrodkiem instrumentalnej reakcji ruchowej bezpośrednio oraz pośrednio, poprzez ośrodek bodźca bezwarunkowego. Dowiedziono, że do wykonania reakcji warunkowej II typu potrzebna jest jednoczesna aktywność obydwu typów połączeń. Model taki dobrze tłumaczył również inne obserwacje, poczynione podczas warunkowania II typu. Stefan Sołtysik sformułował twierdzenie o różnicy między odruchem napędowym⁸ a odruchem konsumacyjnym⁹; do niego należy też idea, że w „działalności pokarmowej”, odruch konsumacyjny hamuje odruch napędowy. W tym zakresie Konorski współpracował z G. D. Ellisonem, któremu udało się doświadczalnie oddzielić pokarmowe odruchy warunkowe napędowe od konsumacyjnych, co umożliwiło ich analizę. O badaniach roli propriocepcji w sygnalizacji zwrotnej wspominałam wcześniej; z tymi pracami pozostają w związku prace Remigiusza Tarneckiego, w których wykazano, że zniszczenie pośrednich struktur mózgowych, przewodzących impulsy aferentne z kończyny do kory (z pozostawieniem korowych połączeń zstępujących i zmysłowo-ruchowych z innych części ciała), nie uniemożliwia wykonania reakcji instrumentalnej przez tę kończynę.

⁸Odruch napędowy – odruch przygotowawczy, zawiadywany przez ośrodki napędowe. Wyróżnia się trzy podstawowe napędy: ból, lęk i głód; również popęd seksualny

⁹Odruch konsumacyjny – odruch, wywoływany przez bodźce, posiadające aktualne znaczenie biologiczne i wymagające reakcji adaptacyjnej; np. odruch pokarmowy, wywoływany przez kontakt z pokarmem jest trójfazowy, gdyż wymaga (1) żucia, (2) wytwarzania śliny i (3) połknięcia pokarmu. Inne odruchy konsumacyjne to np. odruch retrakcji, repulsji, i o. ofensywne. Odruch konsumacyjny jest poprzedzony ukierunkowaną fazą przygotowawczą (odruchem napędowym), która służy zachowaniu lub uniknięciu bodźców wywołujących odruch konsumacyjny, np. spożycie pokarmu, akt seksualny.

W Zakładzie Neurofizjologii prowadzonym przez Konorskiego badano również znaczenie różnych aspektów bodźca warunkowego dla rodzaju różnicowania (Wacława Ławicka, Czesława Dobrzecka), znaczenie prawa siły bodźców w generalizacji i różnicowaniu (Kazimierz Zieliński), zagadnienia pamięci krótkotrwałej (Wacława Ławicka i Irena Łukaszewska) oraz system emocyjny mózgu na poziomie podwzgórza i ciała migdałowatego, a także mechanizmy nerwic (Elżbieta Fonberg). Dzięki pracom i koncepcjom tych badaczy kształtowały się idee o mechanizmach czynności mózgu, które Konorski zawarł w swojej książce *Integracyjna działalność mózgu* (KONORSKI 1969).

Ważnym wydarzeniem, zarówno dla samego Konorskiego, jak i dla Zakładu Neurofizjologii i dalszego rozwoju tych badań w Instytucie Nenckiego, stał się jego trzymiesięczny wyjazd z końcem 1957 r. do Stanów Zjednoczonych, w celu zapoznania się z naukowymi ośrodkami badań nad mózgiem. Pobyt ten był możliwy dzięki inicjatywie władz Polskiej Akademii Nauk. Był to wyjazd, jak na tamte czasy wyjątkowy, starannie przygotowany przez Roberta Livingstone'a, dyrektora Basic Research on Neurological Sciences and Psychiatriy Narodowych Instytutów Zdrowia w Bethesda. Umożliwił on Konorskiemu zwiedzenie laboratoriów w Bethesda i w innych poważnych amerykańskich ośrodkach badawczych, w których zajmowano się psychofizjologią. Poznając amerykańskie środowisko badaczy Konorski mógł stwierdzić z satysfakcją, że dobrze orientował się w nowych osiągnięciach amerykańskich i, jak wspomina w autobiografii, zawdzięczał to temu, że „założyliśmy w Instytucie Nenckiego doskonałą bibliotekę i mieliśmy do naszej dyspozycji wszystkie najważniejsze czasopisma z tej dziedziny.” Na początku lat 60., na podstawie Public Law 480, Polska uzyskała zgodę, by spłacać długi wobec USA inwestując odpowiednie pieniądze w badania naukowe, których wynikami zainteresowane były instytucje amerykańskie. Instytut Nenckiego w 1962 r. nawiązał taką współpracę z Sekcją Neuropsychologii NIMH, kierowaną przez Halvorda E. Rosvolda. W związku z tym Konorski często wyjeżdżał do USA, gdzie zyskał dużą popularność i w 1965 r. został członkiem National Academy of Sciences. Dzięki nawiązaniu szerokiego kontaktów naukowych i współprac, Konorski umożliwił w następnych latach odbycie staży w Stanach Zjednoczonych wielu swoim współpracownikom. We wdzięcznej pamięci jego uczniów pozostaje fakt, że Konorski wystarał się o kilka stypendiów fundacji Sloana, które umożliwiały odbycie staży podoktorskich na Uniwersytecie Pensylwańskim w

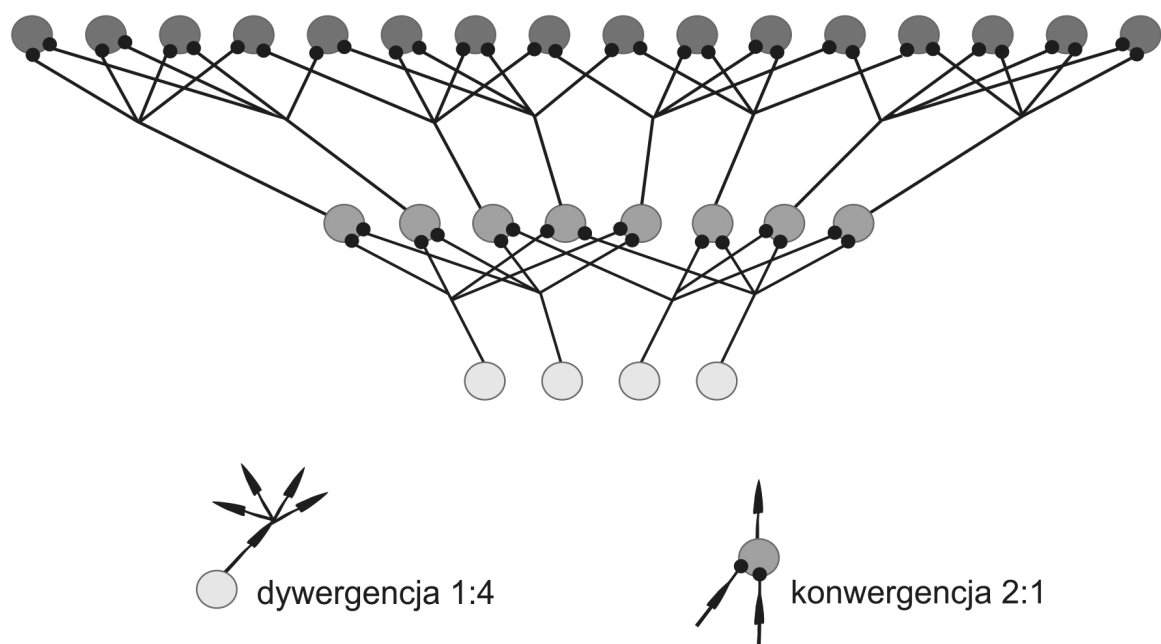
Filadelfii Andrzejowi Wróblowi, Andrzejowi Michalskiemu, Krzysztofowi Turlejskiemu, Julicie Czarkowskiej-Bauch i Małgorzacie Kossut. Stało się to możliwe dzięki pomocy profesora Elliota Stellara (wówczas rektora Uniwersytetu Pensylwańskiego w Filadelfii), który dobrze znał i wysoko cenił Instytut Nenckiego, współpracował z profesorem Konorskim i z profesorem Elżbietą Fonberg.

KONCEPCJA JEDNOSTEK GNOSTYCZNYCH

Dla Konorskiego było oczywiste, że zasadniczym pytaniem, na które odpowiedź warunkuje zrozumienie zasad działalności mózgu jest to, w jaki sposób informacje o bodźcach różnej modalności są magazynowane w układzie nerwowym. Intrygowało go, jak zostają powiązane informacje pochodzące z różnych receptorów i jaki jest mechanizm przekazywania opracowanych sygnałów do narządów wykonawczych. Na podstawie badań własnych oraz śledząc doświadczenia i koncepcje innych badaczy, sformułował koncepcję hierarchicznej organizacji systemów aferentnych w procesach percepcji, której kluczowym elementem są okolice gnostyczne i jednostki gnostyczne. Jak to przedstawił w *Integracyjnej działalności mózgu* (KONORSKI 1969): „każdy analizator przedstawia wielopiętrową budowę, której partnerem jest określona powierzchnia recepcyjna, najwyższym zaś piętrem – ta okolica mózgu, w której kończy się wędrówka sygnałów wysyłanych z receptorów [...]. Każde niższe piętro danego systemu aferentnego połączone jest z wyższym piętrem na zasadach konwergencji i dywergencji”. Rycina 2 ilustruje tę koncepcję, wedle której akson każdej jednostki niższego piętra rozgałęziając się dochodzi do wielu jednostek aferentnych wyższego piętra.

Jednostki określonego piętra analizatora, łączące się z jednostkami wyższego piętra, są zdefiniowane jako przekaźnikowe, a ich rolą jest scalanie elementarnych informacji z powierzchni recepcyjnych w coraz bardziej złożone wzorce. Jednostki gnostyczne mają być tymi, które reprezentują zintegrowany, „stopiony” wzorzec, opracowany przez jednostki przekaźnikowe. Rycina nie uwzględnia, dziś oczywistego, hamowania obocznego, które kształtuje z tego rozlanego systemu „piramidę” z komórką gnostyczną u jej szczytu.

Koncepcja Konorskiego dojrzewiała w okresie szybkiego postępu badań nad organizacją systemów aferentnych, co było możliwe dzięki wprowadzeniu metod elektrofizjologicznych, polegających na rejestrowaniu potencjałów czynnościowych pojedynczych komórek nerwowych. Konorski zaproponował



Ryc. 2. Zasada dywergencji i konwergencji w systemach aferentnych.

Jednostki należące do poszczególnych pięter (tu: trzy piętra, ale może być ich więcej) oznaczone są kółkami; ich kontakty synaptyczne – punktami. Na tym schemacie stosunek dywergencji jest równy 1:4, zaś stosunek konwergencji – 2:1 (wg KONORSKI 1969, str. 70; opracowała A. Głowacka).

istnienie komórek specyficznie odpowiadających na dany zbiór bodźców. Dostępne badania dotyczyły głównie układu wzrokowego, słuchowego i czuciowego, ale Konorski zauważył, że ich organizacja funkcjonalna jest bardzo zbliżona. Kluczowe dla jego idei były wyniki badań doświadczalnych prowadzonych na kotach przez Dawida Hubla i Thorstena Wiesela (HUBEL I WIESEL 1962, HUBEL I WIESEL 1965, HUBEL I WIESEL 1979), którzy odkryli w układzie wzrokowym i prześledzili z dużą precyzją zasadę, że im wyższe jest piętro danego układu aferentnego, tym bardziej złożone są bodźce (wzorce pobudzenia poszczególnych receptorów), na które komórki tego piętra reagują. Konorski nazwał takie bodźce adekwatnymi. Dokonał on ekstrapolacji danych doświadczalnych Hubla i Wiesla i zaproponował tworzenie się percepcji za pomocą tych samych zasad, które dotyczą niższych pięter systemów aferentnych. Być może pewien wpływ na kształtowanie się jego teorii miały wczesne propozycje występowania nadrzędnych, „pontyfikalnych” komórek, których istnienie postulował James i „kardynałnych” komórek Barlowa (QUIROGA 2013). Wedle jego koncepcji proste percepcje są reprezentowane przez pojedyncze komórki najwyższego piętra każdego analizatora, które nazwał jednostkami gnostycznymi, a to piętro – okolicą gnostyczną. Na poparcie tej hipotezy nie było z początku bezpośred-

nich danych, ale Konorski zebrał, starannie przeanalizował i skomentował dane pośrednie, pochodzące z obserwacji symptomów psychologicznych i neurologicznych, a także zapisy introspekcji pacjentów, u których podczas zabiegów neurochirurgicznych drażniono korę mózgową.

Jednostki gnostyczne Konorskiego dość szybko powiązano z odbiorami zlokalizowanych aktywności, odpowiedzi komórkowych na prezentowane złożone obiekty, takie jak twarze, lub kategorie: ekspresji emocjonalnej (złość, radość, lęk) albo miejsca (PERRETT i współaut. 1987, GROSS 1998). W niedługim czasie po sformułowaniu przez Konorskiego koncepcji jednostek gnostycznych Jerry Lettvin (opowiadając swoim studentom fikcyjną historię) zaproponował zbliżoną, ale nie tożsamą wizję organizacji kory mózgowej z kluczową rolą hipotetycznego neuronu, który odpowiada jedynie na tylko jeden, specyficzny i znaczący, złożony bodziec, taki jak obraz przywoływanej z naszej pamięci drogiej nam babci. Dlatego nazwał tę hipotetyczną komórkę babciną (ang. grandmother cell).

Grandmother cells stały się atrakcyjnym „ucieleśnieniem” ducha nauki epoki lat 1960-1980 (jak model planetarny budowy atomu Rutherforda); jednak jak pisze Ann-Sophie Barwich (BARWICH 2019): ich smak polegał na sile ich metaforycznego potencjału, ale ich tożsamość i sposób kodowania

przez nie informacji pozostawały nieudowodnione. W badaniach tzw. „komórek pojęciowych” [ang. concept cells, zidentyfikowane w przyśrodkowej części płatów skroniowych kory mózgowej człowieka przez QUIROGE i współaut. (2005, 2008)] stwierdzono, że odpowiadają one specyficznemu bodźcu (np. fotografię znanej osoby, jej nazwisko wyświetlane na ekranie czy odsłuchane w głośniku (QUIROGA i współaut. 2008, 2014)). Koncepcja „concept cells” Quirogi jest bliska koncepcji jednostek gnostycznych w tym, że obie zakładają transformację „perceptów” do bliżej niezdefiniowanego konstruktów, który jest zapamiętywany i wydobywany z pamięci, a więc jest wynikiem procesu uczenia się.

Dyskutując w swojej książce zagadnienie tworzenia się jednostek gnostycznych (KONORSKI 1969) zaproponował, że następuje ono dzięki indywidualnemu doświadczeniu i stanowi wynik specyficznych form procesów plastycznych o charakterze „mikromorfologicznym lub biochemicznym”. Wśród współczesnych poglądów na istotę złożonego bodźca, alternatywą dla morfologicznie zdefiniowanej komórki specyficznej dla określonego bodźca jest synchronizacja wyładowań (w zakresie częstotliwości gamma) zespołu neuronów o zbliżonych cechach („ensemble”).

Jak już wspomniałam, Konorski dostrzegł wartość kojarzenia badań „analitycznych” i „syntetycznych” i dążył do budowania współprac badaczy reprezentujących te kierunki. Miał dar nawiązywania kontaktów i zarażania entuzjazmem badaczy działających na innych polach nauki, których włączał do kręgu współpracowników, dążąc do wzbogacania warsztatu badawczego i szukając odpowiedzi na nowe pytania. Warto wspomnieć o współpracy z Ryszardem Gawrońskim, bioelektronikiem, z którym dyskutował i wypracowywał koncepcje fizjologicznych mechanizmów percepcji, próbując budować modele również hardware’owe działania układu nerwowego jako systemu sterowania w latach, gdy cybernetyka dopiero torowała sobie miejsce w polskiej rzeczywistości naukowej. Był wizjonerem. Zagadnienia, badane przez Konorskiego i członków jego szkoły, w szczególności dotyczące zjawiska uczenia się, zapamiętywania, i mechanizmów plastyczności synaptycznej, badanych coraz częściej z użyciem modeli łączących podejścia „analityczne” i „syntetyczne”, były i są przedmiotem badań jego naukowych następców.

POSŁOWIE

Przygotowując artykuł, dokonałam koniecznego wyboru najciekawszych w moim przekonaniu wątków z życiorysu i pracy ba-

dawczej Konorskiego, choć różnorodność zainteresowań i osobowość tego uczonego, obdarzonego niezwykłą energią i pasją, którymi zarażał swoich uczniów i współpracowników, warte są szerszego opracowania. Znaczącą część wspomnień o profesorze Konorskim i refleksji na jego temat, a także poglądy współczesnych badaczy na koncepcje Konorskiego czytelnik znajdzie w materiałach z dwóch sympozjów zorganizowanych dla upamiętnienia jego dorobku: „Jerzy Konorski Memorial Symposium” na 6. kongresie PTBUN w 2003 r (www.ptbun.org.pl/archiw-pns03) oraz „1st Nencki Symposium on Jerzy Konorski”, które zostało zorganizowane przez prof. Andrzeja Wróbla, ze współudziałem dr hab. Eweliny Knapskiej i moim, w 2013 r.; <http://www.nencki.gov.pl/sympozja-institutu-nenckiego>.

PODZIĘKOWANIE

Autorka serdecznie dziękuje Annie Głowackiej za opracowanie rycin i Kamilowi Gryczowi za sporządzenie spisu literatury. Artykuł przygotowano korzystając z funduszy grantu NCN UMO-2018/31/B/NZ4/02789 (dla M.S.)

LITERATURA

- BARWICH A. S., 2019. *The Value of Failure in Science: The Story of Grandmother Cells in Neuroscience*. Front Neurosci 13, 1121.
- FONBERG E., 1979. *Nerwice a emocje - fizjologiczne mechanizmy*. [W:] *Najnowsze Osiągnięcia Nauki*. MICHAJŁOW W., HAŁOŃ E. (red.). Wyd. Ossolineum. ISBN 83-04-00090-3.
- FONBERG E., 2008. *Profesor Jerzy Konorski*. [W:] *Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego. Historia i terażniejszość. t. III. Wspomnienia i refleksje*. KUŹNICKI L., SIKORA J. (red.), 159-169. ISBN 978-83-927972-1-0.
- GORSKA T., JANKOWSKA E., 1961. *The effect of deafferentation on instrumental (type II) conditioned reflexes in dogs*. Acta Biol. Exp. 21, 219-234.
- GROSS C. G., 1998. *Brain, vision, memory: Tales in the history of neuroscience*. The MIT Press.
- HUBEL D. H., WIESEL T. N., 1962. *Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex*. J. Physiol. 160, 106-154.
- HUBEL D. H., WIESEL T. N., 1965. *Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat*. J. Neurophysiol. 28, 229-289.
- HUBEL D. H., WIESEL T. N., 1979. *Brain mechanisms of vision*. Sci. Am. 241, 150-162.
- KONORSKI J., 1948. *Conditioned reflexes and neuron organization*. Cambridge University Press.
- KONORSKI J., 1949. *I. P. Pavlov*. Br. Med. J. 2, 944-950.
- KONORSKI J., 1969. *Integracyjna działalność mózgu*. PWN.
- KONORSKI J., 1974. *Jerzy Konorski. A history of psychology in autobiography*. G.Lindzey, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- KONORSKI J., MILLER S., 1930. *L' influence des excitateurs absolus et conditionnels sur les sa-*

- livomotrices*. Compt. Rend. Seanc. Soc. Biol. 104, 907-910.
- KONORSKI J., MILLER S., 1933. *Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych. Ruchowe odruchy warunkowe*. Książnica Atlas TNSW, Warszawa-Lwów.
- KONORSKI J., MILLER S., 1936. *Ustawnie refleksy dwigatelniowego analizatora*. Trudy Fizjologicznej Laboratorii I. P. Pawłowa 6, 119-278.
- KONORSKI J., MILLER S., 1948. *Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych*. Cambridge University Press.
- KREPS E. M., 1970. *Iu. Konorskii i S. Miller - I. P. Pavlovu. Letter No. 302*. [W:] *Perepiska I. P. Pavlova*. Leningrad: Izdatel'stvo "Nauka".
- MILLER S., KONORSKI J., 1928a. *Sur une forme particulière des reflexes conditionnels*. Compt. Rend. Seanc. Soc. Biol. 99, 1155-1158.
- MILLER S., KONORSKI J., 1928b. *Le phénomène de la generalisation motrice*. Compt. Rend. Seanc. Soc. Biol. 99, 1158.
- PERRETT D. I., MISTLIN A. J., CHITTY A. J., 1987. *Visual neurones responsive to faces*. Trends Neurosci. 10, 358-364.
- QUIROGA R. Q., 2013. *Gnostic cells in the 21st century*. Acta Neurobiol. Exp. 73, 463-471.
- QUIROGA R. Q., REDDY L., KREIMAN G., KOCH C., FRIED I., 2005. *Invariant visual representation by single neurons in the human brain*. Nature 435, 1102-1107.
- QUIROGA R. Q., KREIMAN G., KOCH C., FRIED I., 2008. *Sparse but not 'grandmother-cell' coding in the medial temporal lobe*. Trends Cogn. Sci. 12, 87-91.
- QUIROGA R. Q., KRASKOV A., MORMANN F., FRIED I., KOCH C., 2014. *Single-cell responses to face adaptation in the human medial temporal lobe*. Neuron 84, 363-369.
- SKINNER B. F., 1935. *Two types of conditioned reflex and a pseudo-type*. J. Gen. Psychol. 12, 66-77.
- WINDHOLZ G., WYRWICKA W., 1996. *Pavlov's position toward Konorski and Miller's distinction between Pavlovian and motor conditioning paradigms*. Integr. Physiol. Behav. Sci. 31, 338-349.
- WYRWICKA W., 1952. *Conditioned reflex of motor analyzer; mechanism of conditioned motor reaction*. Acta Physiol. Pol. 3, 39-62.
- WYRWICKA W., DOBRZECKA C., TARNECKI R., 1960. *The effect of electrical stimulations of the hypothalamic feeding center in satiated goats on alimentary conditioned reflexes type II*. Acta Biol. Exp. 20, 121-136.