

KAZIMIERZ ZIELIŃSKI

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN
Warszawa

WARUNKOWANIE A POWSTAWANIE ASOCJACJI

WSTĘP

Pojęcie asocjacji jest podstawowym terminem, do którego odwołujemy się przy rozpatrywaniu mechanizmów uczenia się i pamięci. Wydaje się, że istota tego pojęcia nie uległa zmianie od czasów Arystotelesa (384–322 p.n.e.). Trwające przez wieki spory dotyczyły głównie charakteru kojarzonych ze sobą elementów i mechanizmu powstawania asocjacji. Ustalenie, jakie elementy podlegają kojarzeniu, w znacznym stopniu przesądza pogląd na temat mechanizmów umożliwiających wstępowanie tych elementów w swoisty związek funkcjonalny. Rozwój biologii molekularnej i jej przenikanie do neurofizjologii, powstanie takich kierunków jak neurobiologia uczenia się i pamięci, kolejny raz ożywiło kontrowersje wokół tych tematów.

Pierwotnie sądzono, że asocjacje wytwarzają się pomiędzy elementami nie poddającymi się już dalszemu podziałowi, a tworzenie kombinacji elementów (idei) jest podstawą uczenia się. Wśród czterech podstawowych praw tworzenia asocjacji Arystoteles wymieniał bliskość, bezpośrednie sąsiedztwo dwóch elementów w czasie. Ta zasada bliskości (contiguity principle) została przeniesiona przez wieki, rozwinięta przez brytyjskich empirystów, a zwłaszcza przez Johna Locke (1632–1704) i Dawida Hume (1711–1776) i zaadoptowana przez twórców współczesnych badań nad zachowaniem się zwierząt i ludzi. Zasada ta zachowuje swoje znaczenie również i w neurobiologii molekularnej, o czym świadczy chociażby poszukiwanie molekularnych detektorów równoczesności (Figiel i Kaczmarek 1993).

Współcześnie istnieją różne poglądy na temat elementów, pomiędzy którymi wytwarzają się asocjacje. Jeszcze więcej odmiennych poglądów dotyczy mechanizmów odpowiedzialnych za powstawanie asocjacji. Niektóre kontrowersje dotyczące tych problemów zostaną omówione w tym artykule.

WARUNKOWANIE KLASYCZNE (PAWŁOWOWSKIE)

Niewielu badaczy świadomych jest rzeczywistych przyczyn odkrycia przez Iwana P. Pawłowa (1849–1936) odruchów warunkowych. W prowadzonych

przez Pawłowa w badaniach nad fizjologią trawienia, uhonorowanych w 1904 roku Nagrodą Nobla, określano między innymi zależności pomiędzy ilością i jakością zjadanego pokarmu a wydzielaniem soków trawiennych. Wyniki badań były zakłócanie przez czynniki nie mające według ówczesnych wyobrażeń związku z fizjologią trawienia. Dotyczyły one warunków, w których karmiono zwierzęta: w jakiej misce został podany pokarm, przez kogo, w jakim pomieszczeniu i temu podobne. Wykrycie warunków sprzyjających pojawieniu się i ewentualnemu zanikaniu tak zwanego „psychicznego wydzielania śliny” oznaczało odkrycie odruchów warunkowych i zapoczątkowało nowy kierunek w neurofizjologii. Tak więc konieczność zbadania przyczyn szczególnego rodzaju błędu doświadczalnego doprowadziła do jednego z ważniejszych odkryć w fizjologii.

W poprzednim stuleciu neurofizjologowie pojmowali odruch jako stosunkowo prostą reakcję organizmu na specyficzny bodziec działający na właściwy narząd zmysłowy, wywołujący pobudzenie określonego ośrodka nerwowego, przekazywane następnie do narządu wykonawczego. Przykładem takiego odruchu może być zginanie kończyny po jej ukluciu. Odruchy były rozpatrywane jako trwałe cechy gatunkowe. Pojęcie asocjacji nie znajdowało zastosowania przy takim pojmowaniu odruchu.

W odróżnieniu od opisanych, odruchy badane przez Pawłowa były nabywane przez poszczególne osobniki dzięki tworzeniu się asocjacji pomiędzy określonym bodźcem obojętnym i bodźcem specyficznym dla danej reakcji odruchowej. Po pewnej liczbie skojarzeń pary bodźców: niespecyficznego (nazywanego bodźcem warunkowym) i specyficznego dla danej reakcji odruchowej (nazywanego bodźcem bezwarunkowym), reakcja odruchowa pojawiała się już na bodziec niespecyficzny. Jeśli zapalenie się lampki poprzedzało podawanie psu pokarmu, to po pewnej liczbie skojarzeń tych dwóch bodźców ślina wydzielana się już po zapaleniu lampki.

Odruchy warunkowe były trwałe przy zachowaniu zasady niezbędnej dla ich wytworzenia. Jeśli natomiast zaprzestawano w ślad za bodźcem warunkowym (conditioned stimulus, CS) stosować bodziec bezwarunkowy (unconditioned stimulus, US), to reakcja warunkowa (conditioned response, CR) stopniowo zanikała, następowało wygaszenie odruchu warunkowego. Odruch warunkowy można było wznowić kojarząc ponownie bodziec warunkowy z bodźcem bezwarunkowym. Jako bodźce warunkowe stosowano w doświadczeniach Pawłowa zapalenie się lampki, różnorodne dźwięki, widok poruszających się przedmiotów, dotyk określonej części ciała. Bodźcami bezwarunkowymi było podanie pokarmu lub wlewanie słabego roztworu kwasu do pyska psa. Miarą wielkości reakcji warunkowej była ilość wydzielanej śliny podczas działania bodźca warunkowego.

Występowanie reakcji warunkowej zależy więc od ściśle określonych warunków. Bodziec warunkowy ma znaczenie sygnalizacyjne. Dostarcza on bowiem organizmowi informacji o rychłym pojawieniu się bodźca o istotnym znaczeniu biologicznym. Bodziec warunkowy umożliwia przygotowanie się organizmu do

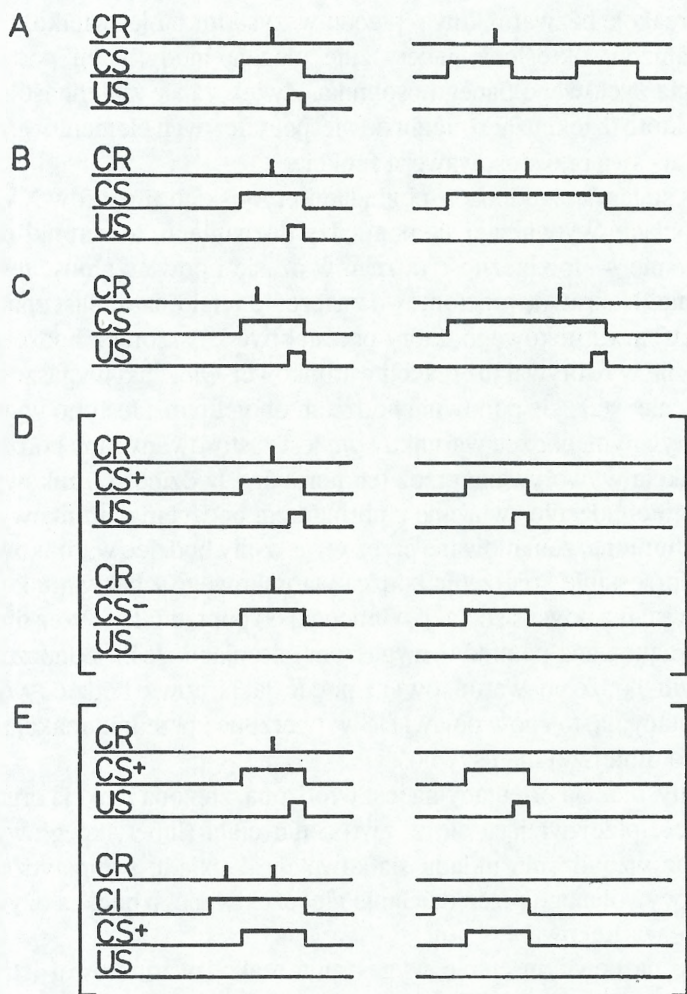
tego bodźca. Zmiana stanu organizmu wywoływana przez bodziec warunkowy wpływa na reakcję bezwarunkową, przede wszystkim na jej wielkość. Tak więc reakcje organizmu określone genetycznie ulegają modyfikacji pod wpływem doświadczenia życiowego danego osobnika. Zwiększa się zmienność reakcji odruchowych, które dzięki uzależnieniu od niespecyficznych elementów środowiska lepiej spełniają swą przystosowawczą funkcję.

Ten opis sugeruje zgodność z poglądami brytyjskich filozofów XVII i XVIII wieków: asocjacje wytwarzają się pomiędzy doznaniem, a warunki określające ich powstawanie — to zbieżność doznań w czasie i powtarzalność tego rodzaju doświadczenia. Naprawdę przełomowe znaczenie miało natomiast zbadanie właściwości bodźca warunkowego, który przestał być kojarzony z bodźcem bezwarunkowym i nie wywoływał już reakcji warunkowej. Otóż taki wygaszony bodziec warunkowy nie staje się ponownie bodźcem obojętnym. Jeśli po wygaszonym, a więc nieaktywnym, bodźcu warunkowym jest zastosowany inny bodziec warunkowy, to reakcja wywoływana przez ten normalny bodziec warunkowy zostanie zmniejszona. Pobudzenie związane z normalnym bodźcem warunkowym zostaje osłabione, stłumione, zahamowane przez wygaszony bodziec warunkowy. Świadczy to, że zaprzestanie kojarzenia bodźca warunkowego z bezwarunkowym prowadzi do powstania nowej asocjacji odmiennej od poprzedniej. Przez dłuższy czas jest jednak zachowana pamięć o wygaszonej asocjacji. Jeśli jednocześnie z nie wzmacnianym bodźcem warunkowym podać jakiś nowy bodziec wywołujący reakcję orientacyjną, to znów pojawi się wytworzona uprzednio reakcja warunkowa, chociaż o mniejszej intensywności.

Jak wiemy, reakcja orientacyjna jest wrodzoną, złożoną reakcją organizmu na nowy bodziec, przejawiającą się w zwróceniu ciała (lub tylko głowy) w jego kierunku oraz wzbudzeniu układu siatkowatego i układu sympatycznego. Stan wzbudzenia wywołanego przez działanie nieoczekiwanego bodźca ożywia wygaszoną reakcję warunkową.

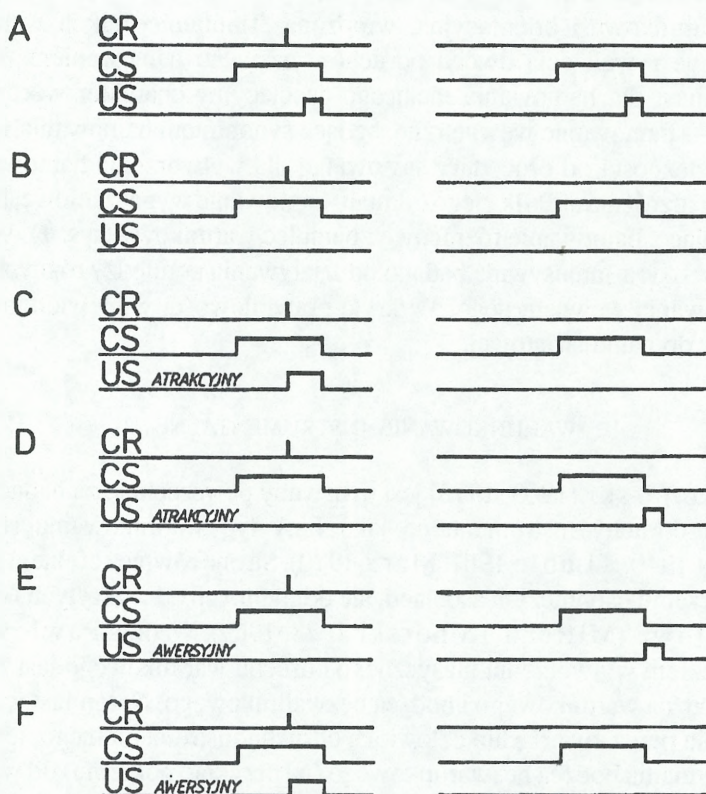
Tak więc na pewnym etapie wygaszania reakcji warunkowej istnieją obok siebie dwie asocjacje: stara — podlegająca osłabieniu i nowa — wytwarzana. Podobnie jak wydzielanie śliny na zapalenie się lampki jest efektem wytworzenia asocjacji między tym bodźcem a pokarmem, tak systematyczne kojarzenie innego bodźca obojętnego (na przykład tonu) z niepodaniem pokarmu prowadzi również do wytworzenia asocjacji, ale przejawiającej się w tłumieniu (hamowaniu) reakcji wydzielania śliny podczas działania tonu. Tłumienie reakcji warunkowej będącej wynikiem wytworzenia asocjacji nazwano hamowaniem warunkowym, nabytym w wyniku treningu.

Istnieje zasadnicza różnica pomiędzy warunkowym hamowaniem reakcji warunkowej a hamowaniem spowodowanym przez zastosowanie bodźca warunkowego jednocześnie z innym, nieoczekiwanym przez zwierzę bodźcem wywołującym reakcję orientacyjną. O ile hamowanie warunkowe jest wynikiem wytworzenia nowej lub modyfikacji poprzedniej asocjacji, to w drugim przypadku tłumienie



Rys. 1. Stosunki czasowe pomiędzy reakcją warunkową (CR), bodźcem warunkowym (CS) i bodźcem bezwarunkowym (US) w różnych rodzajach hamowania wewnętrznego (wg Pawłowa).

A — chroniczne wygaszanie reakcji warunkowej: z lewej strony — próba podczas treningu reakcji warunkowej (CS stosowany razem z US); z prawej strony — kolejne dwie próby wygaszeniowe (CS stosowany bez US). B — ostre wygaszanie reakcji warunkowej: z lewej strony — próba podczas treningu reakcji warunkowej (jak wyżej); z prawej strony — próba wygaszeniowa (CS o przedłużonym działaniu, podawany bez US). C — hamowanie opóźniające: z lewej strony — próba z krótkim odstępem czasu pomiędzy włączeniem CS a podaniem US; z prawej strony — próba z długim odstępem czasu pomiędzy włączeniem CS a podaniem US. D — hamowanie różnicowe. W górnym rzędzie próby pobudzeniowe, w dolnym rzędzie próby hamulcowe. Pobudzeniowy bodziec warunkowy (CS+) jest stosowany łącznie z US niezależnie od wykonania lub braku reakcji warunkowej. Różnicowy bodziec warunkowy (CS-) jest stosowany bez US, niezależnie od wykonania lub braku reakcji warunkowej. E — hamulec warunkowy. W górnym rzędzie próby pobudzeniowe, w dolnym rzędzie — próby hamulcowe. Pobudzeniowy bodziec warunkowy (CS+) jest stosowany łącznie z US, niezależnie od wykonania lub braku reakcji warunkowej. W próbach hamulcowych ten sam bodziec warunkowy (CS+) jest stosowany na tle innego bodźca (CI) bez US, niezależnie od wykonania lub braku reakcji warunkowej. Bodziec, który sygnalizuje, że w danej próbie CS+ nie będzie kojarzony z US jest nazywany hamulcem warunkowym (conditioned inhibitor, CI)



Rys. 2. Stosunki czasowe pomiędzy wykonaniem reakcji warunkowej (CR), działaniem bodźca warunkowego (CS) i zastosowaniem bodźca bezwarunkowego (US) w różnych odmianach odruchów warunkowych. Schematy przedstawione z lewej strony ilustrują stosunki pomiędzy CS i US w przypadku wykonania CR, a z prawej strony — w przypadku nie wykonania reakcji warunkowej.

Odmiany odruchów warunkowych: A — pobudzeniowy klasyczny odruch warunkowy (US stosowany niezależnie od wykonania albo braku CR); B — hamulcowy klasyczny odruch warunkowy (US nie stosowany niezależnie od wykonania albo braku CR); C — ćwiczenie za pomocą nagród (atrakcyjny US podawany jedynie po wykonaniu CR); D — ćwiczenie za pomocą pozbawienia nagrody (atrakcyjny US podawany jedynie po powstrzymaniu się od wykonania CR); E — odruch aktywnego unikania (awersyjny US podawany jedynie po nie wykonaniu CR, co znaczy karanie braku reakcji warunkowej); F — odruch pasywnego unikania (awersyjny US podawany jedynie po wykonaniu CR, co znaczy karanie wykonania reakcji warunkowej).

reakcji wydzielania śliny jest spowodowane rywalizacją pomiędzy dwoma reakcjami: warunkową i orientacyjną, wrodzoną. Tłumienie reakcji warunkowej spowodowane rywalizacją dwóch odruchów nazwano hamowaniem zewnętrznym, natomiast dla hamowania mającego asocjacyjny charakter wprowadzono określenie — hamowanie wewnętrzne, będące synonimem hamowania warunkowego. W zależności od procedury stosowanej dla wytworzenia hamowania wewnętrznego rozróżnia się kilka jego odmian: hamowanie wygaszeniowe, hamowanie opóźniające, hamowanie różnicowe i hamulec warunkowy (rys. 1). W laboratoriach Pawłowa intensywnie badano oddziaływania pomiędzy różnymi odmianami hamowania wewnętrznego. Wykryte prawidłowości w niewielkim stopniu przeniknęły do nauki światowej.

WARUNKOWANIE INSTRUMENTALNE

Jerzy Konorski (1903–1973) jest uznawany powszechnie za badacza, który wyodrębnił odruchy instrumentalne jako inny typ warunkowania (Hilgard i Marquis 1940, Kimble 1961, Marx 1970). Są one również efektem nabytych w doświadczeniu osobniczym asocjacji, ale odmiennych od wykrytych i badanych przez Pawłowa (Miller i Konorski 1928, 1969). Według Pawłowa, jedynym warunkiem wytworzenia klasycznego odruchu warunkowego jest zbieżność w czasie bodźca warunkowego i bodźca bezwarunkowego. Natomiast warunkiem wytworzenia przez zwierzę lub człowieka odruchu instrumentalnego, jest uzależnienie otrzymania bodźca bezwarunkowego (na przykład pokarmu) od wykonania określonej reakcji ruchowej. Reakcją instrumentalną może być także aktywne powstrzymanie się od wykonania określonego ruchu.

W klasycznych odruchach warunkowych jakkolwiek bodziec obojętny, nie mający określonego znaczenia biologicznego, może być kojarzony z jakimkolwiek bodźcem bezwarunkowym i charakter reakcji warunkowej jest określony zawsze przez stosowany bodziec bezwarunkowy. Natomiast w odruchach instrumentalnych reakcja warunkowa jest z reguły odmienna od reakcji wywołanej przez bodziec bezwarunkowy. Można wytworzyć przeciwstawne reakcje instrumentalne przy stosowaniu tego samego bodźca bezwarunkowego. Reakcją instrumentalną psa umożliwiającą otrzymanie pokarmu może być kładzenie łapy na karmnik, a na inny bodziec warunkowy (lub w innej sytuacji doświadczalnej) — wyprostowanie tej samej łapy (Konorski i Miller 1933). Decydujące bowiem znaczenie dla charakteru reakcji instrumentalnej mają relacje między wykonaniem reakcji ruchowej i zastosowaniem bodźca bezwarunkowego (rys. 2).

W odróżnieniu od klasycznych reakcji warunkowych, reakcja instrumentalna zmienia prawdopodobieństwo pojawienia się bodźca o istotnym dla organizmu znaczeniu. W przypadku odruchów instrumentalnych prawomocne stają się stosowanie terminów „nagradzanie” bądź też „karanie” wykonanej reakcji warunkowej, pojawia się konieczność rozróżnienia atrakcyjnych i awersyjnych bodźców bez-

warunkowych (Konorski 1969, Konorski i Miller 1933). Bodźce atrakcyjne wywołują reakcje zmierzające do ich osiągnięcia. Uzyskanie atrakcyjnego bodźca jest nagrodą dla organizmu. Bodźce awersyjne wywołują reakcje wycofywania się a zastosowanie ich stanowi karę. Pawłowowski termin bodziec warunkowy nie uwzględniał subiektywnej atrakcyjności ważnego biologicznie bodźca i odpowiadał raczej pojęciu wzmocnienie, dotyczącego procesu zapamiętywania powstającej asocjacji (White 1989).

Odkrycie odruchów instrumentalnych miało istotne znaczenie dla rozwoju teorii warunkowania, a zwłaszcza dla zrozumienia mechanizmów hamowania wewnętrznego (Zieliński 1979, 1984).

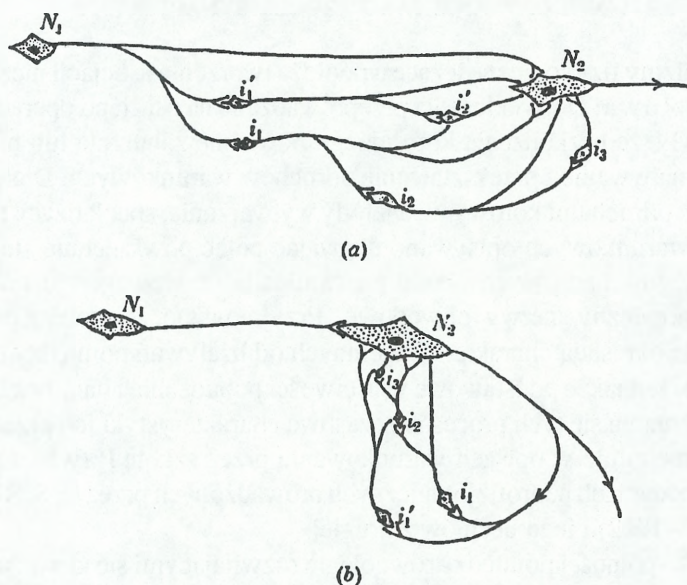
WARUNKOWANIE JAKO PROCES SYNAPTYCZNY

Mechanizmy fizjologiczne leżące u podłoża tworzenia asocjacji niezbyt absorbowwały P a w ł o w a . Doświadczenia przeprowadzane na psach po operacjach mózgu świadczyły, że uszkodzenia kory mózgu poważnie zaburzają lub nawet uniemożliwiają nabywanie i przekształcanie odruchów warunkowych. Dlatego często nazywano je odruchami korowymi. Metody wytwarzania, specjalizacji i wygaszania reakcji warunkowych opisywano używając pojęć powszechnie stosowanych przez fizjologów badających niższe piętra układu nerwowego: rdzeń kręgowy, układ autonomiczny, nerwy obwodowe. Przyjmowano, że procesy pobudzenia i hamowania określają charakter wzajemnych oddziaływań pomiędzy ośrodkami nerwowymi. Jednakże podstawowe właściwości pobudzenia i hamowania, sposób rozprzestrzeniania się tych procesów, czasowe charakterystyki ich przebiegu różniły się diametralnie w opisach warunkowania przez szkołę P a w ł o w a z jednej strony, a w badaniach neurofizjologicznych prowadzonych przez C. S. Sherringtona (1857–1952) i jego uczniów z drugiej.

Ten brak spójności pomiędzy równoległe rozwijającymi się kierunkami badań czynności układu nerwowego nie został zauważony przez amerykańskich psychologów, mimo że anglojęzyczni badacze zachowania się zwierząt stosunkowo wcześniej dysponowali dobrymi tłumaczeniami podstawowych dzieł P a w ł o w a o odruchach warunkowych (P a w ł o w 1927, 1928). Można jednak przypuszczać, że jednym z powodów niezmiernie opóźnionego przenikania pawłowowskiej metodologii badań hamowania wewnętrznego do amerykańskiej psychologii było błędne pojmowanie neurofizjologicznych mechanizmów dokonanego przez P a w ł o w a odkrycia.

Negatywne skutki braku wspólnej bazy pojęciowej badań nad różnymi piętrami układu nerwowego dostrzegł, jako jeden z pierwszych, Jerzy Konorski. Efektem dokonanej przez Konorskiego reinterpretacji teorii P a w ł o w a było sformułowanie poglądu, że asocjacje (w szczególności odruchy warunkowe) tworzą się w wyniku zmian w synaptycznych połączeniach między neuronami (Konorski 1948).

Pojęcie synapsy, złącza pomiędzy dwoma neuronami bądź też neuronem i inną komórką pobudliwą, wprowadził Sherrington już w 1887 roku. Szkoła Sherringtona wykazała, że pobudzenie docierające za pośrednictwem jednego zakończenia nerwowego nie jest zdolne do wywołania potencjału czynnościowego w neuronie postsynaptycznym. W latach trzydziestych Lorente de Nò sformułował zasady przestrzennej i czasowej sumacji krótkotrwałych pobudzeń docierających za pośrednictwem różnych aksonów na błonę neuronu postsynaptycznego. Zaproponował on modele sieci neuronalnych, zgodnie z którymi pobudzenie z neuronu N_1 mogłoby docierać do neuronu N_2 zarówno bezpośrednio, jak też z udziałem dodatkowych neuronów. Dzięki temu do neuronu N_2 docierałaby seria pobudzeń wystarczająca dla wywoływania potencjału czynnościowego (rys. 3). W



Rys. 3. Modele sieci neuronalnych proponowanych przez Lorente de Nò. a) Sieć, za pośrednictwem której pobudzenie z neuronu N_1 dociera do neuronu N_2 albo bezpośrednio, albo za pośrednictwem różnej liczby neuronów pośredniczących ($i_1, i_2, i_3, \dots$). Sieć ta umożliwia sumację serii pobudzeń na neuronie N_2 , których źródłem jest jednorazowe pobudzenie neuronu N_1 . b) Zamknięty obwód neuronów umożliwiający długotrwałe utrzymywanie pobudzenia neuronu N_2 bez dodatkowych impulsów z neuronu N_1 (wg Konorskiego 1948).

innym modelu możliwe było krążenie pobudzeń w zamkniętych sieciach neuronalnych i długotrwałe utrzymywanie stanu aktywności określonego neuronu.

Po zreferowaniu tych ogólnych zasad funkcjonowania układu nerwowego, Konorski przedstawia hipotezę sumacji impulsów pobudzeniowych i impulsów hamulcowych, zgodnie z którą docierające do określonego neuronu impulsy hamulcowe podwyższałyby próg jego pobudliwości, a zatem utrudniały pobudzenie (Konorski 1948, str. 72).

Następnym krokiem była analiza wygaszania reakcji orientacyjnej. Przy powtarzaniu tego samego bodźca reakcja orientacyjna stopniowo zanika. Zanikanie reakcji orientacyjnej nie jest efektem zmęczenia, ponieważ zachodzi nawet wówczas, gdy ten sam bodziec jest stosowany w identycznych okolicznościach krótko, z wielogodzinnymi przerwami. Dobry stan układu nerwowego jest niezbędnym warunkiem dla wygaszania reakcji orientacyjnej; w szczególności proces ten nie zachodzi u zwierząt z usuniętymi płatami czołowymi mózgu. W kolejnych seriach stosowania tego samego bodźca, wygaszanie wywołanej przez niego reakcji orientacyjnej następuje coraz szybciej.

Kluczowym ogniwem w rozumowaniu Konorskiego było rozróżnienie dwojakiego rodzaju zmian obserwowanych przy wielokrotnym stosowaniu bodźca wywołującego reakcję orientacyjną. Jedne przejawiają się w wywołanych przez bodziec cyklach pobudzenia i hamowania zanikających w stosunkowo krótkim okresie czasu po wyłączeniu bodźca. Natomiast drugi rodzaj zmian, nie dający sprowadzić się do bezpośredniej odpowiedzi na działający bodziec i mający bardziej długotrwały charakter, Konorski nazwał zmianami plastycznymi układu nerwowego.

Długotrwałe zmiany wywoływane przez kolejne zastosowania tego samego bodźca (lub kombinacji bodźców) kumulują się w układzie nerwowym. Wyniki doświadczeń świadczą, że szybkość powstawania zmian plastycznych zależy od długości przerw między zastosowaniami bodźca. Wielokrotne stosowanie danego bodźca (kombinacji bodźców) powoduje, że wywołana zmiana plastyczna staje się bardziej trwała. Natomiast długa przerwa w stosowaniu bodźca (bodźców) prowadzi do zanikania powstałej zmiany plastycznej. Według Konorskiego prawidłowości te odnoszą się zarówno do wygaszania reakcji orientacyjnej, jak i do wytwarzania i wygaszania reakcji warunkowych.

Kumulowanie się zmian plastycznych i ich względna trwałość jest związana ze zmianami morfologicznymi zachodzącymi w układzie nerwowym. Wytwarzanie się odruchów warunkowych jest skutkiem powstawania i zwielokrotnienia nowych połączeń synaptycznych pomiędzy zakończeniami aksonów jednych neuronów a dendrytami i ciałami drugich neuronów. Natomiast zanikanie odruchów warunkowych jest związane z atrofią połączeń synaptycznych (Konorski 1948, str. 89–90). Konorski postuluje, że połączenia synaptyczne między dwoma neuronami mogą utworzyć się jedynie wówczas, gdy istnieją pomiędzy nimi połączenia potencjalne będące wynikiem realizacji programu genetycznego. Rozważa, czy między różnymi ośrodkami nerwowymi istnieją podobne połączenia, czy też między niektórymi ośrodkami połączenia są bezpośrednie a inne ośrodki łączą się poprzez liczne ogniwa pośrednie. Ze względu na znaczne różnice w szybkości wytwarzania różnych odruchów warunkowych Konorski skłania się do drugiej ewentualności. Konorski konsekwentnie podkreśla, że powstanie klasycznych odruchów warunkowych „polega na ustanowieniu nowych połączeń funkcjonalnych pomiędzy dwoma jednocześnie pobudzonymi grupami neuro-

nów, z których jedna grupa reprezentuje ośrodek bodźca warunkowego, a druga stanowi ośrodek wzmacniającego bodźca bezwarunkowego” (Konorski 1948, str. 93).

Koncepcja pobudzeń krążących po zamkniętych obwodach neuronalnych przyciągała uwagę wielu badaczy owych czasów. Już w 1940 roku Hilgard i Marquis próbowali wykorzystać ten mechanizm dla wyjaśnienia wytwarzania odruchów warunkowych (Hilgard i Marquis 1940, str. 331). Jednak najbardziej konsekwentnie koncepcja Lorente de Nò została rozwinięta przez Donalda O. Hebb’a (1904–1985). Punktem wyjścia jego rozważań były procesy nerwowe towarzyszące percepcji bodźców. Według Hebb’a powtarzające się pobudzenie określonego narządu odbiorczego (receptora) prowadzi stopniowo do utworzenia zespołu neuronów, w którym jeszcze przez pewien czas po zakończeniu działania bodźca utrzymuje się wywołane przez niego pobudzenie. Współdziałanie zespołów komórek (cell assemblies), których aktywność zapewnia utrzymanie śladu pamięciowego bodźca, jest podstawą takich procesów jak uwaga, myśl. Dla utrwalenia tych przejściowych stanów są niezbędne jednak zmiany morfologiczne.

Sformułowany przez Hebb’a postulat głosi, że jeśli akson neuronu N_1 wywoływał podprogowe pobudzenie neuronu N_2 i wielokrotnie współuczestniczył w wywoływaniu jego ponadprogowego pobudzenia, to w jednym lub też w obu neuronach zachodzą pewne procesy wzrostowe lub zmiany metaboliczne, wskutek których zwiększa się efektywność neuronu N_1 wywoływania czynności bioelektrycznej neuronu N_2 (Hebb 1949, str. 62). Według Hebb’a najbardziej prawdopodobną zmianą jest powstawanie kolbek synaptycznych neuronu presynaptycznego na dendrytach drugiego neuronu.

Hebb nie miał wiele szczęścia w prowadzonych przez siebie doświadczeniach mających na celu potwierdzenie teorii o zespołach komórek utrzymujących ślady bodźców i stanowiących ich reprezentację w układzie nerwowym (Milner 1993). Tym niemniej pojęcie „synapsa Hebb’a” jest obiegowym terminem współczesnej neurobiologii. Doświadczenia Konorskiego o przekształcaniu różnorodnych odmian odruchów warunkowych potwierdziły wnioski sformułowane w ramach jego teorii odruchów warunkowych (Dickinson i Boakes 1979). Niestety, z przyczyn politycznych dalszy rozwój tej teorii był przez szereg lat niemożliwy (Konferencja 1952). Jednak obecnie jest powszechnie stosowane pojęcie plastyczności, jako zdolności układu nerwowego lub jego części do ulegania trwałym zmianom strukturalnym pod wpływem przetwarzanych informacji. Zmiany te są podłożem uczenia się i pamięci a także zmian rozwojowych i zmian kompensacyjnych po uszkodzeniach mózgu.

INFORMACYJNA WARTOŚĆ BODŹCA

Zgodnie z poglądami asocjanistów, psychologów ubiegłego wieku sprowadzających cały mechanizm życia psychicznego do tworzenia asocjacji, styczeń

dwóch bodźców w czasie jest warunkiem koniecznym i wystarczającym dla powstania między nimi asocjacji. W wygłoszonym w 1932 roku na Światowym Kongresie Fizjologów w Rzymie referacie, traktowanym przez Pawłowa jako podsumowanie jego badań nad wyższymi czynnościami nerwowymi, utożsamiał on odruch warunkowy z asocjacją (Pawłow 1952, str. 502). Nasuwa się pytanie, czy zasada bliskości bodźców w czasie jest rzeczywiście wystarczającym warunkiem dla wytworzenia odruchu warunkowego. Szereg przesłanek wskazuje, że odruch warunkowy jest zjawiskiem bardziej złożonym, nie dającym sprowadzić się tylko do kojarzenia dwóch bodźców.

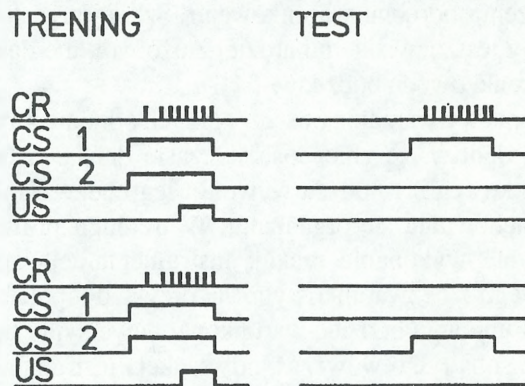
Po pierwsze, opis wytwarzania poszczególnych odmian odruchów instrumentalnych (rys. 2) świadczy, że zbieżność w czasie działania bodźca pierwotnie obojętnego (warunkowego) i bodźca wywołującego bezwarunkową reakcję jest uzależniona od zachowania się organizmu. W treningu prowadzonym metodą nagradzania, jedynie wykonanie reakcji instrumentalnej zapewnia styczność bodźca warunkowego z bezwarunkowym (na przykład z pokarmem). Natomiast w treningu reakcji unikania bodziec warunkowy i awersyjny bodziec bezwarunkowy sąsiadują ze sobą tylko wówczas, gdy reakcja instrumentalna nie zostanie wykonana. Trening reakcji unikania prowadzi przeciwieństwo do gwałtownego zmniejszenia częstotliwości wspólnego występowania bodźca warunkowego z awersyjnym bodźcem bezwarunkowym. Osiągany skutek (prawo efektu Thorndike'a) a nie zasada styczności między bodźcami jest odpowiedzialna za wytwarzanie reakcji instrumentalnych.

Co więcej, wytwarzanie klasycznych odruchów warunkowych również nie może być sprowadzone jedynie do powstawania asocjacji pomiędzy dwoma bodźcami. Ponieważ bodziec warunkowy spełnia rolę sygnału umożliwiającego przygotowanie się do bodźca bezwarunkowego, to zwierzę (lub człowiek) dokonuje wyboru między różnymi bodźcami na korzyść tych, które najlepiej sygnalizują pojawienie się bodźca bezwarunkowego. Przypuszczenie to zostało potwierdzone w doświadczeniach z bodźcami kompleksowymi złożonymi z dwóch jednocześnie działających elementów, na przykład szumu i światła. W kontrolnych grupach zwierząt wykazano, że każdy z elementów stosowany oddzielnie stawał się skutecznym bodźcem warunkowym. Efektywność warunkowania była mierzona wielkością reakcji warunkowej i szybkością jej wytwarzania. W zależności od badanego gatunku, rodzaju bodźca bezwarunkowego oraz mierzonej reakcji warunkowej efektywność każdego z bodźców była różna.

Pierwszy z układów doświadczalnych polegał na wytworzeniu reakcji warunkowej na bodziec kompleksowy, po czym mierzono wielkość reakcji wywoływanej przez każdy element bodźca kompleksowego stosowanego oddzielnie (rys. 4). Podczas treningu oba elementy kompleksowego bodźca warunkowego były kojarzone, oczywiście, identyczną liczbą razy z bodźcem bezwarunkowym. Mimo to w próbach testowych wielkość reakcji wywoływanej przez każdy z elementów różniła się znacznie. Bodziec bardziej efektywny wywoływał reakcję warunkową

o podobnej sile niezależnie od tego, czy podczas treningu był stosowany w kompleksie, czy też oddzielnie. Natomiast mniej efektywny bodziec stosowany w kompleksie wywoływał znacznie słabszą reakcję niż stosowany samodzielnie po tej samej liczbie prób.

Tak więc, jeśli jednocześnie działają dwa bodźce o potencjalnie podobnych właściwościach, to jeden z nich, bardziej wyrazisty (salient), zostaje bodźcem



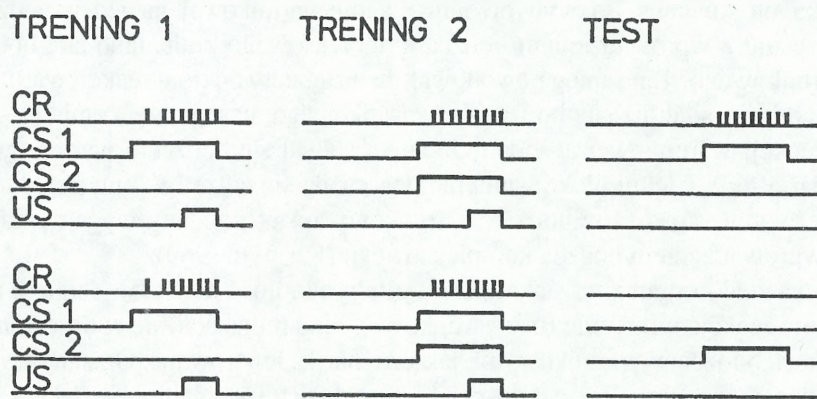
Rys. 4. Schemat doświadczenia z zacienianiem mniej wyrazistego bodźca. Wszystkie osobniki są trenowane w identycznych warunkach z jednoczesnym stosowaniem dwóch bodźców warunkowych (CS1 i CS2) oraz regularnym podawaniem bodźca bezwarunkowego (US). W próbach testowych jest stosowany tylko jeden bodziec warunkowy, różny u poszczególnych osobników. Jeden z bodźców wywołuje reakcję warunkową (CR) o normalnej sile, drugi z bodźców nie wywołuje reakcji warunkowej.

warunkowym, natomiast znaczenie drugiego bodźca ulega zmniejszeniu. Specjalne testy wykazały, że każdy element bodźca kompleksowego był przez zwierzę zauważany, a mimo to bodziec słabszy (mniej wyrazisty) został przytłumiony, zacieniony (overshadowed) przez bodziec dominujący. Zjawisko to zostało opisane już przez Pawłowa (1927, str 141), jednakże dopiero współcześni badacze zwrócili uwagę, że podważa ono automatyzm działania zasady bliskości (Kamin 1968, Mackintosh 1975).

Inny układ doświadczalny umożliwił wyjaśnienie przyczyn naruszenia zasady styczności. Różnicę w wyrazistości dwóch elementów bodźca kompleksowego uzyskiwano za pomocą wstępnego wytwarzania reakcji warunkowej na jeden element. Następnie kontynuowano trening warunkowy, ale już na bodziec kompleksowy (rys. 5). Próby testowe wykazały, że po takim treningu dodany element, zastosowany sam, nie wywoływał reakcji warunkowej. Wytworzenie reakcji warunkowej na jeden element bodźca kompleksowego zablokowało możliwość przekształcenia dodanego elementu w bodziec warunkowy, pomimo wystarczającej w normalnych warunkach ilości skojarzeń dodanego bodźca z bodźcem bezwarunkowym. Zmiana wielkości reakcji warunkowej w pierwszej próbie z zastoso-

waniem bodźca kompleksowego świadczyła, że dodany element został zauważony przez zwierzę (Kamin 1969).

Zarówno zacienianie, jak i zjawisko blokowania (blocking), nie dadzą się wytłumaczyć utrudnieniami w percepcji bodźców lub też zakłóceniami procesów uwagi. Wykazano, że zjawisko zacieniania nie występuje, jeżeli jest stosowany silny bodziec bezwarunkowy i warunkowanie na bodziec kompleksowy przebiega szybko. Dotyczy to zarówno sytuacji, w której różnice w sile elementów bodźca kompleksowego są znaczne, jak i wówczas, gdy kompleks składa się z dwóch bardzo wyrazistych bodźców (Kamin 1968).



Rys. 5. Schemat doświadczenia z blokowaniem warunkowania. W pierwszej fazie treningu reakcji warunkowej (Trening 1) jest stosowany tylko jeden bodziec warunkowy (CS1) wraz z bodźcem bezwarunkowym (US). W następnej fazie (Trening 2) jest stosowany kompleks bodźców warunkowych (CS1 i CS2) z bodźcem bezwarunkowym. W próbach testowych jest stosowany tylko jeden bodziec warunkowy, różny u poszczególnych osobników. Bodziec warunkowy stosowany w pierwszej fazie treningu (CS1) wywołuje reakcję warunkową (CR) o normalnej sile, natomiast bodziec warunkowy dodany w drugiej fazie treningu (CS2) nie wywołuje reakcji warunkowej.

Porównanie różnych grup doświadczalnych wykazało, że szum o wysokiej intensywności blokował skuteczniej przekształcenie światła w bodziec warunkowy niż podawany w kompleksie szum o niskiej intensywności. Głównym czynnikiem określającym skuteczność procedury blokowania był stopień wytrenowania reakcji warunkowej na bodziec blokujący mierzony tuż przed wprowadzeniem kompleksu. Im silniejsza była reakcja warunkowa tuż przed, lub podczas pierwszych prób z bodźcem kompleksowym, tym bardziej efektywna okazywała się procedura blokowania. Można więc wnioskować, że wprowadzony do kompleksu bodziec obojętny może przekształcić się w bodziec warunkowy jedynie wówczas, gdy jest kojarzony z bodźcem bezwarunkowym w serii prób, podczas których trenowana reakcja warunkowa w dalszym ciągu podlega doskonaleniu i zwiększa swoją siłę. Jeśli natomiast reakcja warunkowa osiągnęła poziom zbliżony do asymptoty przed wprowadzeniem kompleksu bodźców, to możliwość przekształ-

cenia dodatkowego elementu w bodziec warunkowy jest całkowicie zablokowana (Kamin 1968).

Wszystko to wskazuje, że również i w warunkowaniu klasycznym stosunki pomiędzy bodźcem warunkowym a bezwarunkowym zależą od reakcji warunkowej, jej siły, stopnia wytrenowania. Jeśli wielkość reakcji warunkowej wywołanej przez jeden bodziec odpowiada sile bodźca bezwarunkowego, jest z nim współmierna, to wprowadzenie bodźca kompleksowego nie zmieni wielkości reakcji warunkowej i nowy element nie stanie się bodźcem warunkowym.

Podobne rozumowanie podpowiedziało bardzo prostą metodę zapobiegania zjawisku blokowania. Po wytworzeniu reakcji warunkowej na jeden bodziec, jednocześnie z wprowadzeniem bodźca kompleksowego zmieniano siłę bodźca bezwarunkowego. Ten zabieg powodował, że osiągnięty poziom reakcji warunkowej nie odpowiadał już sile bodźca bezwarunkowego, następowała zmiana wielkości reakcji warunkowej a dodany element stawał się bodźcem warunkowym (Kamin 1968). Efektu blokowania nie obserwuje się także i w tym przypadku, gdy pierwotnie stosowany bodziec warunkowy został poddany wygaszaniu tuż przed wprowadzeniem bodźca kompleksowego (Kamin 1969).

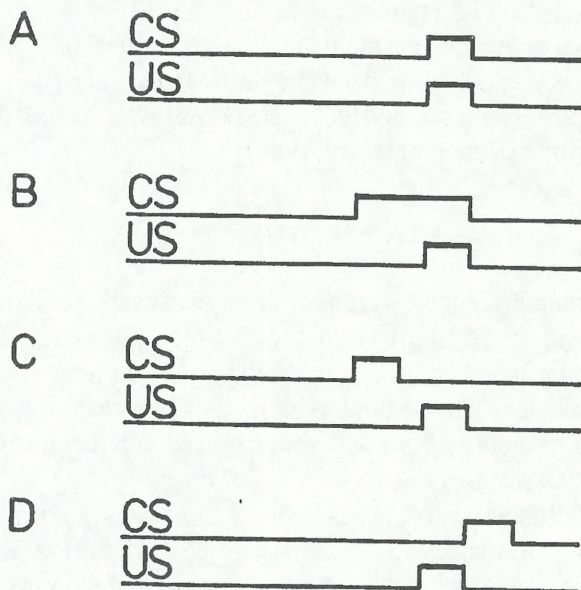
Do każdego organizmu stale dociera olbrzymia ilość bodźców. Jedne z nich wywołują reakcje wrodzone (bezw warunkowe), inne mogą stać się w określonych warunkach bodźcami warunkowymi, jeszcze inne są ignorowane. Opisane wyniki doświadczeń wskazują, że działa pewien mechanizm selekcji określający, czy aktualna sytuacja bodźcowa w wystarczającym stopniu informuje organizm o działającym bodźcu bezwarunkowym. Jeśli nowy bodziec nie dostarcza dodatkowej informacji, to zauważany jest tylko w pierwszej próbie (świadczy o tym zmiana wielkości reakcji warunkowej), a następnie jest ignorowany jako zbyt słaby. Natomiast jeśli nowy element dostarcza dodatkowej informacji o bodźcu bezwarunkowym, to efekt jego utrzymuje się w kolejnych zastosowaniach i element taki przekształca się w bodziec warunkowy.

Tak więc nie sama zasada sąsiedztwa, bliskości między bodźcami, a wartość informacyjna bodźca określa, czy stanie się on bodźcem warunkowym czy też nie. Potwierdza to zarówno zjawisko zacierania bodźca słabszego przez bardziej wyrazisty, jak również doświadczenia z blokowaniem procesu warunkowania. W normalnych warunkach pojawienie się nieoczekiwanego lub też niedostatecznie sygnalizowanego bodźca bezwarunkowego wywołuje poszukiwawczą reakcję organizmu. Tylko w wyniku analizy śladów pamięciowych, pozostawionych przez bodźce poprzedzające bodziec bezwarunkowy, może wytworzyć się asocjacja pomiędzy bodźcem bezwarunkowym a bodźcem warunkowym.

WARUNKOWANIE BEZ ZBIEŻNOŚCI CZASOWEJ BODŹCÓW

Najbardziej skuteczną metodą wytwarzania klasycznych reakcji warunkowych jest podawanie bodźca bezwarunkowego na tle działającego bodźca warun-

kowego. Metoda ta jest nazywana warunkowaniem opóźniającym, ponieważ US jest podawany z pewnym odstępem czasu po rozpoczęciu działania CS (rys. 6). Reakcja warunkowa wytwarza się również, jeśli bodziec bezwarunkowy jest podawany tuż po zakończeniu działania bodźca warunkowego, na jego śladach (warunkowanie śladowe). Zazwyczaj postuluje się, że dzięki jednemu z wielu



Rys. 6. Stosunki czasowe pomiędzy bodźcem warunkowym (CS) i bodźcem bezwarunkowym (US) stosowane w treningu reakcji warunkowych.

A — warunkowanie równoczesne; B — warunkowanie opóźniające; C — warunkowanie śladowe; D — warunkowanie wsteczne.

możliwych mechanizmów (na przykład, krążenie pobudzeń w zamkniętych sieciach neuronów) również i w warunkowaniu śladowym występuje zbieżność czasowa pobudzeń umożliwiającą wytwarzanie się asocjacji. W podobny sposób traktowano także przypadki bardzo długich przerw pomiędzy działaniem bodźca warunkowego a zastosowaniem bodźca bezwarunkowego. Warunkową awersję smakową można wytworzyć, gdy bodziec bezwarunkowy wywołujący zaburzenia gastryczne (na przykład, napromieniowanie organizmu lub iniekcja roztworu chlorku litu) stosuje się kilka godzin po wypiciu roztworu sacharyny (bodziec warunkowy). Przypuszczano, że smak sacharyny utrzymuje się wystarczająco długo, aby możliwa była zbieżność w czasie dwóch bodźców. Podawanie pokarmu po wypiciu sacharyny a przed napromieniowaniem nie zapobiegało wytworzeniu awersji do smaku sacharyny.

Według Kami na (1969) działanie nieoczekiwanego lub nie w pełni przewidywanego bodźca o istotnym dla organizmu znaczeniu powoduje aktywację śladów pamięciowych poprzedzającej go sytuacji bodźcowej. Dzięki temu może wytworzyć

rzyć się asocjacja pomiędzy bardzo świeżą pamięcią bodźca bezwarunkowego a pamięcią jednego z poprzedzających go bodźców obojętnych. Zarówno bliskość czasowa, jak i wyrazistość bodźca poprzedzającego, są czynnikami sprzyjającymi wytworzeniu się takiej asocjacji. W przypadku warunkowej awersji smakowej nie znany poprzednio a preferowany przez zwierzę smak roztworu sacharyny niewątpliwie pozostawia silny ślad pamięciowy.

Tak więc asocjacje powstają nie tylko w wyniku zbieżności procesów nerwowych towarzyszących aktualnie działającym bodźcom, ale także pomiędzy wewnętrznymi reprezentacjami bodźców, zakodowanymi w układzie nerwowym i przywoływanymi z pamięci (Dudai 1989).

NIEASOCJACYJNE FORMY UCZENIA SIĘ

W trakcie treningu reakcji warunkowej obserwowane są różnorodne zmiany w zachowaniu się organizmu i tylko część z nich jest skutkiem wytwarzanej asocjacji pomiędzy bodźcami (czy też między ich wewnętrznymi reprezentacjami). Doskonalenie mechanizmów spostrzegania stosowanego bodźca, przyjęcie określonej postawy ciała a nawet skrócenie czasu reakcji ruchowej, trudno wiązać z wytworzeniem określonej asocjacji.

Przywykanie (habituaacja) i uwrażliwienie są najczęściej analizowanymi formami uczenia się nie mającymi asocjacyjnego charakteru. Przywykaniem nazywamy stopniowe zmniejszanie się reakcji orientacyjnej na powtarzający się bodziec. Wprowadzenie dłuższej przerwy pomiędzy kolejnymi zastosowaniami bodźca pozwala na przywrócenie normalnej siły reakcji. Można także zlikwidować efekt przywykania stosując jakiś inny bodziec przed kolejną prezentacją habitowanego bodźca. Monotonne podawanie tego samego bodźca w równych odstępach czasu sprzyja szybkiemu przywykaniu.

Uwrażliwienie (sensitization) oznacza wzmożenie reakcji utrzymujące się przynajmniej przez kilka prób z określonym bodźcem w wyniku zastosowania go, na przykład, po bodźcu bólowym. Intensywne bodźce wywołują wzrost reakcji na zastosowane po nich różnorodne bodźce. Obserwowane niekiedy nasilenie reakcji na powtórne zastosowanie tego samego bodźca rozpatrywane jest również jako efekt uwrażliwienia.

W wielu przypadkach jest istotne rozróżnienie zmian będących wynikiem wytworzenia funkcjonalnego związku pomiędzy bodźcem warunkowym i bodźcem bezwarunkowym i zmian towarzyszących jedynie wielokrotnej prezentacji określonego bodźca. Inaczej mówiąc, niezbędne są metody pozwalające na rozróżnienie asocjacyjnych i nieasocjacyjnych form uczenia się. Jak pamiętamy, Konorski (1948) pisał o wygaszaniu reakcji orientacyjnej. Być może u psa poddawaneemu uprzednio treningowi reakcji warunkowych, zanikanie reakcji orientacyjnej przebiega inaczej niż u psa nie trenowanego. Prawdopodobnie proces ten wymaga wygaszenia asocjacji wytworzonych z całą sytuacją doświadczalną.

Dla wykazania, że obserwowana zmiana w zachowaniu się jest efektem warunkowania, nie wystarcza porównanie reakcji wywołanej przez bodziec warunkowy z wrodzoną reakcją na identyczny bodziec u nie trenowanych zwierząt. W tym celu najczęściej jest stosowana procedura pseudowarunkowania, w której bodziec obojętny i bodziec bezwarunkowy są stosowane przypadkowo, bez korelacji czasowej, wskutek czego nie wytwarza się między nimi bezpośrednia asocjacja. Procedura ta umożliwiła natomiast ujawnienie zmian nie mających charakteru asocjacyjnego, z przywykaniem lub też uwrażliwieniem włącznie.

Wykorzystywano, zwłaszcza we wcześniejszych opracowaniach, również i inne procedury kontrolne. Jedną z nich była metoda warunkowania wstecznego, w której bodziec warunkowy i bezwarunkowy są podawane w bezpośrednim związku czasowym ale w odwrotnej kolejności: bodziec bezwarunkowy wyprzedza bodziec obojętny (rys. 6). Udowodniono jednak, że przy takiej kolejności bodziec pierwotnie obojętny nabywa właściwości hamulcowych (Konorski i in. 1936). Dla wykazania, że warunkowanie spowodowało określoną zmianę zachowania, wykorzystywano także metodę różnicowania (rys. 1). Porównanie efektów tego samego bodźca, stosowanego u jednych zwierząt jako warunkowy bodziec pobudzeniowy a u innych — jako bodziec różnicowy, świadczyło, że zachowanie się organizmu znajduje się pod kontrolą bodźców, które w wyniku stosowanych procedur przekształciły się z obojętnych w warunkowe.

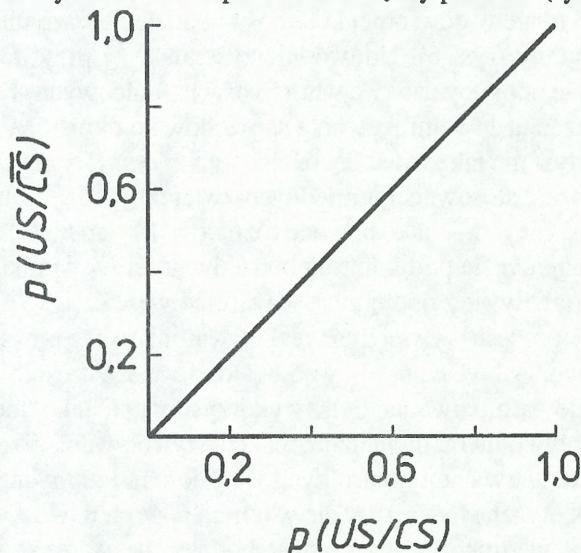
Utożsamianie procesu wytwarzania reakcji warunkowej z powstawaniem asocjacji między dwoma bodźcami spowodowało, że we wcześniejszych pracach procedura pseudowarunkowania była wykorzystywana jako metoda kontroli ewentualnego wpływu uwrażliwienia na reakcję wywołaną przez bodziec warunkowy. Zarówno u zwierząt kontrolnych jak i doświadczalnych każdy bodziec był stosowany identyczną liczbę razy ale w innym porządku. U zwierząt doświadczalnych bodziec warunkowy wyprzedzał bodziec bezwarunkowy i były one zawsze stosowane w parach. W grupie kontrolnej natomiast bodźce nigdy nie tworzyły par, bodziec bezwarunkowy niekiedy wyprzedzał a czasami następował po bodźcu warunkowym, przy czym odstępy czasu pomiędzy bodźcami były zmienne. Tego rodzaju procedura nosi obecnie nazwę pseudowarunkowania z wyraźnym unikaniem par (explicitly unpaired control).

Zmiana nazwy procedury była efektem dokładnej analizy założeń teoretycznych różnych procedur kontrolnych i uzyskiwanych za ich pomocą efektów behawioralnych (Rescorla 1967). Analiza ta stała się źródłem ważnego uogólnienia, w znacznym stopniu modyfikującego wcześniejsze pojmowanie procesu warunkowania.

STOPIEŃ PRZEWIDYWALNOŚCI ZJAWISK

Tradycyjnie, głównym wskaźnikiem uwzględnianym przy ocenie efektywności klasycznego warunkowania była liczba prób niezbędnych dla osiągnięcia

określonego poziomu wykonania reakcji warunkowej. W oryginalnych badaniach Pawłowa przy wytwarzaniu pobudzeniowej reakcji warunkowej w każdej próbie stosowano parę bodźców: warunkowy i bezwarunkowy. Pojedyncze bodźce nie były używane. Można więc powiedzieć, że zastosowanie bodźca bezwarunkowego (US) było całkowicie uzależnione od podania bodźca warunkowego (CS). Taką sytuację można określić za pomocą dwóch wzorów: $p(US/CS) = 1$; $p(US/\overline{CS}) = 0$. Pierwszy wzór określa prawdopodobieństwo zastosowania bodźca bezwarunkowego przy założeniu, że działa bodziec warunkowy lub, w warunkowaniu śladowym, po krótkim i stałym odstępie czasu tuż po CS. Drugi wzór określa prawdopodobieństwo pojawienia się bodźca bezwarunkowego przy założeniu, że bodziec warunkowy nie działa w przerwach między próbami (rys. 7).



Rys. 7. Przestrzeń warunkowania klasycznego (pawłowskiego) charakteryzująca możliwość przewidywania pojawienia się bodźca bezwarunkowego (US). Na współrzędnej poziomej — prawdopodobieństwa podania US podczas działania bodźca warunkowego (CS). Na współrzędnej pionowej — prawdopodobieństwa podania US przy braku bodźca warunkowego (CS). Przekątna oznacza warunki, w których podanie US jest nieprzewidywalne.

Podczas chronicznego wygaszania reakcji warunkowej próbę stanowi zastosowanie samego bodźca warunkowego; bodziec bezwarunkowy nie jest stosowany ani w obecności bodźca warunkowego ani też w przerwach między próbami. Takie zależności pomiędzy bodźcami określają wzory: $p(US/CS) = 0$; $p(US/\overline{CS}) = 0$.

Łatwo można się zorientować, że w procedurze pseudowarunkowania z wyraźnym unikaniem par prawdopodobieństwo zastosowania bodźca bezwarunkowego podczas działania bodźca warunkowego równa się zero, natomiast prawdopodobieństwo bodźca bezwarunkowego w przerwach, gdy bodziec warunkowy nie działa, jest większe od zera. Taką sytuację można wyrazić wzorami: $p(US/CS) = 0$; $p(US/\overline{CS}) > 0$.

Zgodnie z postulatem Rescorli (1967), wpływ na procesy warunkowania okazuje zarówno prawdopodobieństwo zastosowania bodźca bezwarunkowego podczas działania bodźca warunkowego, jak i prawdopodobieństwo z jakim bodziec bezwarunkowy pojawia się przy braku bodźca warunkowego. Jeśli $p(US/CS) > p(US/\overline{CS})$, to efektem jest wytworzenie pobudzeniowego odruchu warunkowego, jeśli natomiast $p(US/CS) < p(US/\overline{CS})$, to obserwuje się wytworzenie hamulcowego odruchu warunkowego. W związku z tym jedynie prawidłową procedurą kontrolną jest pseudowarunkowanie z rzeczywiście przypadkowym stosowaniem bodźców warunkowego i bezwarunkowego, spełniające warunki wzoru $p(US/CS) = p(US/\overline{CS})$. Tylko w tej procedurze działanie bodźca warunkowego nie dostarcza informacji ani o zastosowaniu ani o braku bodźca bezwarunkowego. Pojawienie się bodźca bezwarunkowego jest całkowicie nieprzewidywalne. Zachowanie się będące efektem takiej procedury, stanowi kontrolę zarówno dla wytwarzania pobudzeniowych, jak i hamulcowych reakcji warunkowych.

Tak więc głównym parametrem określającym efekt treningu reakcji warunkowej nie jest liczba prób a wielkość różnicy prawdopodobieństw zależności pomiędzy trzema sytuacjami bodźcowymi: działaniem bodźca warunkowego, brakiem bodźca warunkowego i zastosowaniem bodźca bezwarunkowego. Podsumowaniem tego rozumowania jest stwierdzenie, że prawdopodobieństwa względne pomiędzy CS i US mają bardziej istotne znaczenie niż występowanie CS i US parami („the CS-US contingency is important rather than the CS-US pairings”, Rescorla 1967, str. 80).

Termin „contingency” nie jest jednoznaczny. W istocie rzeczy jest niezbędne zestawienie treści trzech pojęć: continuity, pairing i contingency. Termin „continuity” oznacza bliskość elementów (na przykład bodźców) w czasie a także zbieżność ich w przestrzeni. Pojęcie „pairing” jest swoistym skrótem myślowym używanym w piśmiennictwie dotyczącym zachowania się i oznacza stosowanie dwóch bodźców w określonej kolejności, parami; w praktyce termin ten oznacza podawanie US na tle CS lub też na świeżych śladach CS. Pojęcie „contingency” ma szersze znaczenie i zawiera informację o prawdopodobieństwach pojawiania się elementów stosowanych parami, o kolejności ich w parze, jak również informację o prawdopodobieństwach stosowania elementów poza parami.

Metoda porównywania prawdopodobieństw pojawiania się bodźca bezwarunkowego w różnych sytuacjach bodźcowych wykazała swą wyższość nad liczeniem par CS-US. Dla przykładu, porównano skutki wielokrotnego stosowania bodźca obojętnego (na przykład tonu) nie kojarzonego z innym bodźcem w dwóch sytuacjach. Jeśli między kolejnymi prezentacjami tonu nie jest podawany inny bodziec, to nastąpi habituacja tonu, bodziec ten przestanie wywoływać reakcję orientacyjną i, oczywiście, nie nabierze żadnego znaczenia sygnalizacyjnego. Jeśli natomiast w przerwach pomiędzy prezentacjami tonu w zmiennych odstępach czasu będzie podawany pokarm, to ton stanie się silnym warunkowym bodźcem hamulcowym. Bodziec obojętny, który nie był podawany w bezpośredniej blisko-

ści z bodźcem bezwarunkowym, nabył bardzo określonych właściwości sygnalizacyjnych.

Zmiana pojmowania warunkowania pawłowskiego, odstąpienie od wymogu bezpośredniej bliskości bodźców na rzecz porównywania prawdopodobieństw współwystępowania określonych zdarzeń, umożliwiła opracowanie bardzo wysublimowanych układów doświadczalnych, pozwalających znacznie dokładniej badać poszczególne elementy złożonego procesu warunkowania.

ZALEŻNOŚCI POMIĘDZY REAKCJĄ A WZMOCNIENIEM

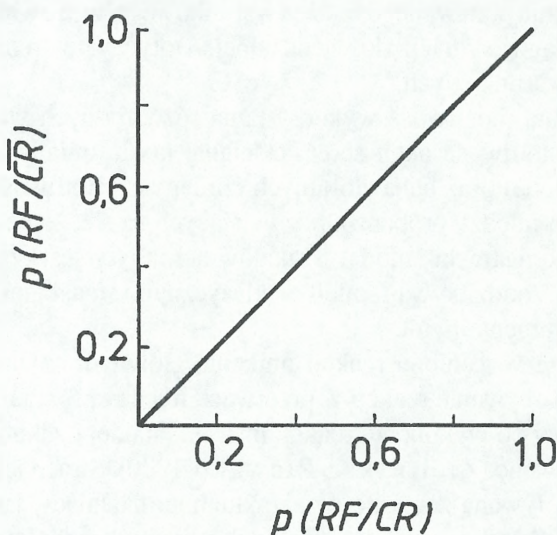
Metoda porównywania prawdopodobieństw współwystępowania określonych zdarzeń z łatwością daje się zastosować do warunkowania instrumentalnego (Seligman i in. 1971). W tym przypadku są istotne relacje między wykonaniem określonej reakcji warunkowej (CR) i otrzymaniem wzmocnienia (reinforcement, RF). Ćwiczenie za pomocą nagród będzie skuteczne nie tylko wówczas, gdy pokarm podawany jest wyłącznie po wykonaniu reakcji instrumentalnej, co symbolizuje wzór $p(RF/CR) = 1$. Nie każda reakcja instrumentalna musi być wzmocniana, a pokarm może być podawany i bez wykonania reakcji. Tym niemniej reakcja instrumentalna zostanie wyuczona, jeśli zachowany zostanie warunek $p(RF/CR) > p(RF/\overline{CR})$. Warunki pozwalające na uzyskanie zadawalającego efektu treningu za pomocą pozbawienia nagrody określa nierówność $p(RF/CR) < p(RF/\overline{CR})$. W treningu reakcji unikania główne źródło wzmocnienia stanowi uniknięcie bodźca awersyjnego (Zieliński 1991). Odruch aktywnego unikania wytworzy się przy spełnieniu warunku $p(RF/CR) > p(RF/\overline{CR})$, natomiast odruch pasywnego unikania wytworzy się przy spełnieniu nierówności $p(RF/CR) < p(RF/\overline{CR})$. Zależności te przedstawia rysunek 8.

Termin „odrch instrumentalny” został wprowadzony przez Hilgarda i Marquisa (1940) i w sposób precyzyjny określa jego rolę: zapewnienie zwierzęciu lub człowiekowi kontroli nad pojawianiem się i czasem trwania bodźców o istotnym biologicznym znaczeniu. Tak więc odpowiednią procedurę kontrolną dla warunkowania instrumentalnego może zapewnić sytuacja uniemożliwiająca jakikolwiek wpływ zwierzęcia na pojawienie się i czas trwania bodźców. Wymagania te spełnia procedura sprzężonej kontroli (yoked control). Zwierzęta są poddawane treningowi parami. Reakcja instrumentalna zwierzęcia doświadczalnego umożliwia jego kontrolę nad wzmocnieniem. Zwierzę kontrolne, natomiast, otrzymuje te same bodźce, w tej samej kolejności i w tym samym czasie co zwierzę doświadczalne, ale jego reakcje nie okazują żadnego wpływu na bodźce. U kontrolnych zwierząt wzmocnienie nie jest sterowalne.

Należy podkreślić, że zwierzę sprzężone w parze ze zwierzęciem trenowanym nie może nauczyć się reakcji instrumentalnej. Ta procedura kontrolna nie chroni jednak przed uczeniem się w ogóle. Jak wiemy, zwierzęta uczą się reakcji umożliwiających im kontrolę nad uzyskaniem nagrody lub uniknięciem kary. Zwierzęta

zdolne są także nauczyć się, że nie mają żadnego wpływu na pojawienie się bodźców o istotnym dla organizmu znaczeniu (Seligman i in. 1971).

Poszczególne odmiany reakcji instrumentalnych można wytworzyć na bodźce ciągle sytuacji doświadczalnej albo, jak to przedstawiono na rysunku 2, ustalone zależności pomiędzy reakcją a wzmocnieniem obowiązują tylko podczas okresów sygnalizowanych przez bodziec warunkowy. W warunkowaniu instrumentalnym próbą nazywamy zainicjowany przez określony bodziec odcinek czasu, podczas którego obowiązują stałe zależności pomiędzy wzmocnieniem a reakcją, a dokładniej, ustalone przez eksperymentatora prawdopodobieństwa względne.



Rys. 8. Przestrzeń warunkowania instrumentalnego charakteryzująca stopień kontrolowania uzyskania wzmocnienia (RF). Na współrzędnej poziomej — prawdopodobieństwo uzyskania wzmocnienia w przypadku wykonania reakcji instrumentalnej (CR). Na współrzędnej pionowej — prawdopodobieństwo uzyskania wzmocnienia w przypadku nie wykonania reakcji instrumentalnej ($\overline{CR}$). Przekątna oznacza warunki, w których wzmocnienie nie jest kontrolowane przez reakcję instrumentalną.

Każdy eksperymentator wie, że zarówno w warunkowaniu klasycznym jak i w instrumentalnym, reakcje warunkowe są wykonywane nie tylko podczas sygnalizowanych prób, ale i w przerwach między próbami. Nazywane są one reakcjami międzyprobowymi. Wykazują one określoną dynamikę zmian częstotliwości wykonywania na różnych etapach treningu. Prawdopodobieństwo ich pojawienia zmienia się również w sposób prawidłowy w miarę trwania przerwy między próbami (Zieliński 1993). Wypowiadano wiele kontrowersyjnych poglądów na temat pochodzenia reakcji wykonywanych w przerwach między próbami, jak również ich wpływu na procesy warunkowania.

Rozpatrmy najpierw przebieg wytwarzania pobudzeniowej reakcji warunkowej u psa trenowanego w pawłowskiej sytuacji doświadczalnej. Nie tylko określony bodziec warunkowy, na przykład ton, nabiera sygnalizacyjnego znaczenia. Pokarm o szczególnych dla zwierzęcia właściwościach smakowych jest po-

dawany w określonej sytuacji, odmiennej od pomieszczenia domowego. Cała kamera doświadczalna staje się sygnałem otrzymywania małych i smaczych porcji pokarmu. Wpływ sytuacji doświadczalnej na zachowanie się psa przejawia się w podwyższonej pobudliwości pokarmowej, wyrażającej się w przestępowaniu, spoglądaniu na karmnik, okresowym wydzielaniu śliny. Włączenie tonu oznacza, że wkrótce, po okresie odstawienia (CS-US interval), zostanie podany pokarm. Pies zamiera, uważnie wpatruje się w miseczkę karmnika, wydzielanie śliny gwałtownie się zwiększa.

Ten opis świadczy, że zachowanie się zwierzęcia podlega kontroli nie tylko ze strony sporadycznie podawanego bodźca warunkowego, ale również jest określane przez bodźce ciągle sytuacji doświadczalnej. Dotyczy to treningu wszystkich odmian reakcji warunkowych.

Ze względu na możliwość wykorzystania różnorodnych wskaźników fizjologicznych (częstotliwość akcji serca, ciśnienie krwi, zmiany oporności skóry, rytm oddechu i inne) oraz behawioralnych (zmiany częstotliwości reakcji ruchowej w przerwach między próbami), pozwalających na śledzenie zmian natężenia warunkowej reakcji strachu, model odruchów obronnych jest często wykorzystywany do badań oddziaływań między klasycznymi reakcjami warunkowymi a reakcjami instrumentalnymi.

Wykazano, że w treningu reakcji unikania głównym czynnikiem odpowiedzialnym za wykonywanie reakcji w przerwach między próbami jest szczątkowy strach pozostający po wykonaniu reakcji instrumentalnej i zakończeniu działania bodźca warunkowego (Zieliński i Plewako 1980). Strach jest silną negatywną emocją wywoływaną zarówno przez aktualnie działający, jak i spodziewany bodziec bólowy. Strach wywołany przez działanie bodźca bólowego jest reakcją wrodzoną, natomiast strach wywołany przez bodziec sygnalizujący możliwość zastosowania bodźca bólowego jest wytwarzany zgodnie z zasadami klasycznego warunkowania.

Sformułowano wiele wersji teorii na temat roli warunkowania klasycznego w wywoływaniu reakcji instrumentalnych. Noszą one ogólną nazwę teorii dwóch procesów uczenia się, ponieważ zakładają, że warunki niezbędne dla wytworzenia odruchu instrumentalnego w sposób nieuchronny prowadzą do równoległego wytworzenia klasycznej reakcji warunkowej (Mowrer 1947, Rescorla i Solomon 1967). Klasyczne reakcje warunkowe i reakcje instrumentalne są realizowane w zasadzie przez inne narządy wykonawcze, różnią się także dynamiką wytwarzania, trwałością i temu podobne. Relacje pomiędzy klasyczną reakcją strachu i instrumentalną reakcją unikania są dość złożone i zmieniają się w trakcie treningu (Zieliński 1991).

Koty trenowane unikania bólu za pomocą naciśnięcia dźwigni opanowują tę umiejętność po kilkunastu próbach. Natomiast u tych samych kotów reakcje wegetatywne, charakteryzujące strach wywołany przez bodziec warunkowy, są wyraźne już po jednym do trzech skojarzeń bodźca warunkowego z bodźcem

bólowym. Cała sytuacja doświadczalna nabiera znaczenia sygnalizacyjnego i określa rodzaj aktywności przejawianej przez organizm.

Napięcie emocjonalne utrzymujące się podczas całego doświadczenia może stać się motywem wyuczenia nowej reakcji instrumentalnej, na przykład ucieczki z klatki doświadczalnej do innego pomieszczenia (McAllister i in. 1983). Objawem tego napięcia emocjonalnego jest również wykonywanie w przerwach między próbami wyuczonej uprzednio reakcji instrumentalnej. W odróżnieniu od reakcji instrumentalnych wykonywanych podczas prób reakcje te nie powodują zmiany sytuacji bodźcowej. Reakcje instrumentalne wykonywane podczas prób pozwalają bowiem na uniknięcie bodźca bólowego a także przerywają działanie bodźca warunkowego. Istnieją dane świadczące, że reakcje wykonywane w przerwach między próbami okazują wpływ na poziom strachu mierzony zmianami częstotliwości akcji serca (Zieliński 1993). Nie ma jednak wątpliwości co do zasadniczej różnicy pomiędzy rodzajem wzmocnienia towarzyszącego reakcji instrumentalnej wykonywanej podczas próby i w przerwach między próbami.

Pojawianie się reakcji instrumentalnych w przerwach między próbami zmienia przedstawione na początku tego podrozdziału warunkowe prawdopodobieństwa zależności nagrody (lub kary) od wykonania reakcji instrumentalnej. Efekty behawioralne i konsekwencje teoretyczne tego rodzaju odstępstw od dotychczasowej wizji procesów warunkowania nie są jeszcze zbadane.

PRZYSTOSOWAWCZA ROLA ODRUCHU WARUNKOWEGO

Odruch jest funkcjonalną jednostką ośrodkowego układu nerwowego umożliwiającą reakcję organizmu na bodziec zewnętrzny lub wewnętrzny. Jest on jednostką złożoną. Istotną cechą odruchu jest sekwencyjne współdziałanie określonych grup neuronów. Odnosi się to zarówno do odruchów segmentalnych, typowych dla niższych piętér układu nerwowego i angażujących jeden lub najwyżej kilka segmentów rdzenia kręgowego lub pnia mózgu, jak i do odruchów realizowanych za pośrednictwem ośrodków nerwowych zlokalizowanych w mózgu (Żernicki 1988). Odruchy są badane z pomocą rozmaitych metod (elektrofizjologicznych, neuroanatomicznych, biochemicznych), jednak najczęściej o właściwościach odruchów wnioskujemy na podstawie analizy reakcji behawioralnej. Z tego też względu określona reakcja organizmu często jest błędnie nazywana odruchem. Poprawność terminologiczna wymaga, natomiast, aby pojęcie odruchu stosować nie dla obserwowanych reakcji, lecz dla procesów zachodzących w określonych strukturach układu nerwowego i odpowiedzialnych zarówno za proste, jak i za bardzo złożone reakcje organizmu.

Określone genetycznie odruchy nie są w stanie zapewnić przeżywalności osobników. Złożoność środowiska, zmienność konkretnych warunków zamieszkiwania powodują, że niezbędne jest wykorzystywanie indywidualnego życiowego doświadczenia osobnika. Znajomość środowiska oznacza poznanie relacji pomię-

dzy poszczególnymi jego elementami. W życiu każdego osobnika powstaje mnóstwo asocjacji, skojarzeń pomiędzy różnymi doznaniem. Skojarzenia te wytwarzają się najłatwiej wówczas, gdy dotyczą elementów bliskich sobie w czasie i w przestrzeni. Do najbardziej prostych należą asocjacje pomiędzy różnymi wrażeniami zmysłowymi dotyczącymi tych samych przedmiotów. Wytwarzają się one dzięki łącznemu pobudzeniu odpowiednich grup neuronów.

Badania psychofizyczne i psychofizjologiczne wykazały, że nawet wrażenia zmysłowe, powstające w wyniku działania specyficznych bodźców na określone narządy zmysłowe, nie są stałe. Nie są one podobne do idei, dla których filozofowie ustalali niegdyś prawa kojarzenia. Wrażenia zależą od uprzedniego doświadczenia, zmieniają się pod wpływem zarówno nieasocjacyjnych, jak i asocjacyjnych form uczenia się.

Istnieje jednak wyraźny skok jakościowy między asocjacjami powstającymi pomiędzy wrażeniami zmysłowymi, którego źródłem jest określony obiekt, a odruchami warunkowymi. Dzięki warunkowaniu reakcje organizmu mogą podlegać bardzo gruntownym zmianom. Reakcje na bodziec warunkowy różnią się zarówno intensywnością jak i swym charakterem od reakcji wrodzonych, wywoływanych pierwotnie przez identyczny pod względem fizycznym bodziec.

Warunkowanie jest szczególną formą uczenia się asocjacyjnego, polegającą na poznawaniu relacji pomiędzy bodźcami o różnym znaczeniu biologicznym oraz pomiędzy zachowaniem się organizmu a dostępnością tych bodźców. Niezależnie od tego jaki konkretny odruch warunkowy badamy, w ostatecznym efekcie mamy do czynienia z całościowymi aktami behawioralnymi, w których oprócz trenowanej odmiany odruchów warunkowych występują również inne elementy: wrodzone formy zachowania, nieasocjacyjne formy uczenia się, a często również i inne odmiany odruchów warunkowych. Na różnych etapach treningu określonej reakcji warunkowej są wykorzystywane różne elementy zachowania. Część z nich zostaje wkomponowana do całościowego aktu behawioralnego w celu zapewnienia lepszego przystosowania organizmu do środowiska: uzyskanie pożądanego efektu przy najmniejszych stratach energii. Wiąże się to najczęściej z wielokrotną w trakcie treningu przebudową struktury aktu behawioralnego, przy czym zmiany takie nie mogą nawet chwilowo obniżyć jego przystosowawczej roli. Złożoność zarówno pochodzenia, jak i ostatecznej formy reakcji warunkowej można ujawnić w specjalnie zaplanowanych doświadczeniach (Zieliński 1991).

Przystosowawcze znaczenie odruchów warunkowych polega na tym, że w wyniku rozpoznania środowiska pozwalają one na wykorzystanie szczególnego typu relacji między ważnymi biologicznie bodźcami i reakcjami organizmu. Mianowicie, relacje te nie są w pełni przewidywalne (to znaczy mogą zmieniać się w tym samym środowisku) lub też mają zbyt jednostkowy charakter (są ważne tylko dla stosunkowo nielicznej części populacji danego gatunku), aby mogły być utrwalone genetycznie w procesie ewolucji. Wytworzone odruchy warunkowe są

przechowywane w pamięci długotrwałej i wykorzystywane w życiu osobniczym wielokrotnie.

CONDITIONING AND ASSOCIATION FORMATION

Summary

The reflex theory and the contiguity principle were the main sources of the Pavlov's conditioning theory. Conditioning is a manifestation of plastic changes (modulation of synaptic connections) in the brain. The classical conditioning reflects learning of the relations between stimuli and the instrumental conditioning — of the consequences of the organism's action on the world. The comparison of conditional probabilities of biologically important events in different stimulus conditions rather than the number of stimuli pairings influences the classical conditioning. In instrumental conditioning, similarly, the main parameter is conditioned probability of a reinforcer following a response contrasted with probability of a reinforcer without a response. The notion of contingency includes not only what is paired but also what is not paired with conditioned stimulus. Conditioning is viewed as a special case of associative learning providing an animal (and human being) with an ability to discover and use relationships between signals and reinforcers and also to control rewards and aversive events. Relations learned in the course of conditioning may change: when the degree of predictability and controllability of events change, the corresponding modification of neural processes and behaviour occurred.

LITERATURA

- Dickinson A., Boakes R. A. (red.), 1979. *Mechanisms of learning and motivation*, Erlbaum Ass. Publ., Hillsdale New Jersey, 468.
- Dudai Y., 1989. *The neurobiology of memory*. Oxford University Press, 340.
- Figiel I., Kaczmarek L., 1993. Udział wtórnych przekazników w plastyczności neuronalnej. *Kosmos*, 42(2), 257–272.
- Hebb D. O., 1949. *The organization of behavior. A neurophysiological theory*. J. Wiley and Sons, New York, 335.
- Hilgard E. R., Marquis D. G., 1940. *Conditioning and learning*. Appleton-Century-Crofts, New York, 429.
- Kamin L. J., 1968. "Attention-like" processes in classical conditioning. [W:] M. Jones (red.), Miami symposium on the prediction of behavior: Aversive stimulation, University of Miami Press, Miami, 9–31.
- Kamin L. J., 1969. *Predictability, surprise, attention, and conditioning*. [W:] Punishment: A symposium. B. Campbell, R. Church (red.), Appleton-Century-Crofts, 279–296.
- Kimble G. A., 1961. *Hilgard and Marquis conditioning and learning*. Appleton-Century-Crofts, New York, 590.
- Konorski J., 1948. *Conditioned reflexes and neuron organization*. Cambridge University Press, Cambridge, 267.
- Konorski J., 1969. *Integracyjna działalność mózgu*. PWN, Warszawa, 518.
- Konorski J., Miller S., 1933. *Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych. Ruchowe odruchy warunkowe*. Książnica Atlas TNSW, Warszawa, 168.
- Konorski J., Lubińska L., Miller S., 1936. *Wytwarzanie się odruchów warunkowych w zahamowanej indukcyjnie korze mózgowej*. *Acta Biol. Exp.*, 10, 297–330.
- Konferencja naukowa poświęcona nauce Pawłowa*. Krynica, 27.XII.1951 – 1.I.1952. Sprawozdanie stenograficzne. 1952, PZWL, Warszawa, 569.

- Mackintosh N. J., 1975. *A theory of attention: Variations in the associability of stimuli with reinforcement*. Psychol. Rev., 82, 276–298.
- Marx M. H., 1970. *Learning: Theories*. McMillan Co, London, 340.
- McAllister W. R., McAllister D. E., Benton M. M., 1983. *Measurement of fear of the conditioned stimulus and of situational cues at several stages of two-way avoidance learning*. Learn. Motiv., 14, 92–106.
- Miller S., Konorski J., 1928. *Sur une forme particulière des réflexes conditionnels*, C.R. Soc. Biol. Paris, 99, 1155–1157.
- Miller S., Konorski J., 1969. *On a particular type of conditioned reflex*. J. Exp. Anal. Behav., 12, 187–189 (angielskie tłumaczenie oryginalnej publikacji z 1928 roku).
- Milner P. M., 1993. *Umysł według Donalda O. Hebba*. Świat Nauki, 3, 64–70.
- Mowrer O. H., 1947. *On the dual nature of learning — a re-interpretation of “conditioning” and “problem-solving”*. Harvard Educational Review, 17, 102–148.
- Pavlov I. P., 1927. *Conditioned reflexes* (G. V. Anrep, trans.). Oxford University Press, London, 430.
- Pavlov I. P., 1928. *Lectures on conditioned reflexes* (W. H. Gantt, trans.). International, New York, 414.
- Pawłow I. P., 1952. *Dwadzieścia lat badań wyższej czynności nerwowej (zachowania się zwierząt)*. PZWL, Warszawa, 651.
- Rescorla R. A., 1967. Pavlovian conditioning and its proper control procedures. Psychol. Rev., 74, 71–80.
- Rescorla R. A., Solomon R. L., 1967. *Two-process learning theory: Relationships between Pavlovian conditioning and instrumental learning*. Psychol. Rev., 74, 151–182.
- Seligman M. E. P., Maier S. F., Solomon R. L., 1971. *Unpredictable and uncontrollable aversive events*. [W:] F. R. Brush (red.), *Aversive conditioning and learning*, Academic Press, New York, 347–400.
- White N. M., 1989. *Reward or reinforcement: What's the difference*. Neurosci. a Biobehav. Reviews, 13, 181–186.
- Zieliński K., 1979. *Extinction, inhibition and differentiation learning*. [W:] A. Dickinson, R. A. Boakes (red.), *Mechanisms of learning and motivation*, Erlbaum Ass. Publ., Hillsdale New Jersey, 269–293.
- Zieliński K., 1984. *Teoria odruchów warunkowych Jerzego Konorskiego*. Kosmos, 4, 431–443.
- Zieliński K., 1991. *Warunkowanie*. [W:] M. Kossut (red.), *Mechanizmy uczenia się i pamięci*, VIII Szkoła Zimowa Instytutu Farmakologii PAN, Mogilany, 78–86.
- Zieliński K., 1993. *Intertrial responses in defensive instrumental learning*. Acta Neurobiol. Exp., 53, 215–229.
- Zieliński K., Plewako M., 1980. *The role of conditioned stimulus termination in short-latency avoidance responding in cats*. Behav. Brain Res., 1, 379–395.
- Żernicki B., 1988. *Od neuronu do psychiki*. Ossolineum, Wrocław, 133.