Διεργασίες της μάθησης και συναισθηματική νευροεπιστήμη: ερευνητικά δεδομένα και πρακτικές εφαρμογές

"Learning process and affective neuroscience: research data and practical applications"

Σοφία Αθανασιάδου

ΠΜΣ «Νευροεπιστήμη της Εκπαίδευσης»

Επιβλέπων καθηγητής: Λάζαρος Τριάρχου

Μέλη εξεταστικής επιτροπής: Ελβίρα Μασούρα, Δήμητρα Κόνιαρη

Περίληψη

Η παρούσα διπλωματική εργασία ασχολείται με τη σχέση της συναισθηματικής νευροεπιστήμης και της μάθησης. Η συναισθηματική νευροεπιστήμη ερευνά τους εγκεφαλικούς μηχανισμούς του συναισθήματος. Ένας από τους κύριους αυτούς μηχανισμούς είναι το ντοπαμινεργικό σύστημα ανταμοιβής, στο οποίο επικεντρώνεται η εργασία. Η μάθηση βασίζεται στην επεξεργασία νέων πληροφοριών. Είναι γνωστό πως τα συναισθήματα έχουν επίδραση στη μάθηση. Η συγκεκριμένη βιβλιογραφική ανασκόπηση εστιάζει στον τρόπο που το ντοπαμινεργικό σύστημα ανταμοιβής σχετίζεται με τη μάθηση, καθώς και με τις επιδράσεις που έχει σε αυτήν. Τέλος, παρουσιάζονται παραδείγματα με τα οποία μπορούν να φανούν χρήσιμα τα δεδομένα αυτά στο πλαίσιο του εκπαιδευτικού περιβάλλοντος. Η εργασία αυτή είναι μια προσπάθεια σύγκλισης των δύο επιστημών, της Νευροεπιστήμης και της Εκπαίδευσης. Έχει ιδιαίτερο νόημα να συνεχίσουν να γίνονται τέτοιου είδους προσπάθειες, γιατί μόνο κέρδος μπορεί να έχουν η μία επιστήμη από την άλλη.

Λέξεις-κλειδιά: Συναισθηματική Νευροεπιστήμη, Εκπαίδευση, Ντοπαμίνη

Περιεχόμενα

Περίληψη …..…….....2

Η Σύγκλιση Νευροεπιστημών και Εκπαίδευσης...…….....5

Ιστορική αναδρομή και γενικά στοιχεία.....…….....5

Ο Συναισθηματικός Εγκέφαλος.....……....7

Η Μάθηση……..8

Η Ντοπαμίνη....…….....11

Ερευνητικά Δεδομένα για την Εμπλοκή της Ντοπαμίνης στη Μάθηση.....…….....17

Κλασική και συντελεστική εξαρτημένη μάθηση....……..……17

Κλασική εξαρτημένη μάθηση και ο ρόλος της ντοπαμίνης.....……...……18

Συντελεστική εξαρτημένη μάθηση και ο ρόλος της ντοπαμίνης.....23

Διαταραχές της Ντοπαμίνης με Προεκτάσεις στην Εκπαιδευτική Διαδικασία….…..30

Αυτισμός.....……...…..30

Διαταραχή ελλειμματικής προσοχής και υπερκινητικότητας.....31

Το Εκπαιδευτικό Σύστημα και ο Ρόλος του Εκπαιδευτικού.....34

Καθολικό σχέδιο μάθησης.....37

Συζήτηση.....41

Βιβλιογραφία …….43

Διεργασίες της μάθησης και συναισθηματική νευροεπιστήμη: ερευνητικά δεδομένα και πρακτικές εφαρμογές

Η Σύγκλιση Νευροεπιστημών και Εκπαίδευσης

Ιστορική αναδρομή και γενικά στοιχεία. Η σχέση των νευροεπιστημών με την εκπαίδευση έχει απασχολήσει την επιστημονική κοινότητα, εδώ και πολλές δεκαετίες. Η πρώτη απόπειρα έγινε από τον Forster το 1815 και συνεχίστηκε με άλλες προσπάθειες όπως των Clarke (1874), Crichton-Browne (1884), Halleck (1895) και Berry (1921) (Theodoridou & Triarhou, 2009). Πλέον, υπάρχουν διάφορα πεδία και πολλοί όροι που εξηγούν τη σχέση της νευροεπιστήμης με την εκπαίδευση, όπως ο όρος "Νευροεκπαίδευση", ο οποίος αναφέρεται στις στρατηγικές μάθησης που είναι συμβατές με τον εγκέφαλο και στο διεπιστημονικό πεδίο το οποίο μελετά την εγκαθίδρυση της παιδείας στον εγκέφαλο του ατόμου καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής του (Τριάρχου, 2005). Αντίστοιχα, υπάρχει η "Νευροπαιδαγωγική" (η παιδαγωγική εφαρμογή σύγχρονων νευροεπιστημονικών ευρημάτων και η μεταφορά νευροεπιστημονικών ευρημάτων στη σχολική πράξη), η "Νευροδιδακτική" (η εφαρμογή των γνώσεων σχετικά με τη λειτουργία του εγκεφάλου στη διδασκαλία των μαθηματικών), η "Εκπαιδευτική Νευροεπιστήμη" (η μελέτη της ανάπτυξης των νοητικών αναπαραστάσεων υπό το πρίσμα της νευρωνικής δραστηριότητας) κ.α. (Τριάρχου, 2015).

Η νευροεπιστημονική έρευνα έχει ήδη απαντήσει σε πολλά ερωτήματα σχετικά με το πώς μαθαίνει ο εγκέφαλος. Οι τεχνολογικές εξελίξεις παρέχουν ένα καταπληκτικό εργαλείο για τους νευροεπιστήμονες, ώστε να ανακαλύψουν περισσότερα για τον τρόπο

λειτουργίας του εγκεφάλου. Τεχνικές όπως η απεικόνιση του εγκεφάλου, η οποία μετρά τη δραστηριότητα του εγκεφάλου καθώς οι άνθρωποι εκτελούν ένα συγκεκριμένο έργο, έχουν εμπλουτίσει σημαντικά τις γνώσεις μας για τον ανθρώπινο εγκέφαλο. Τα κύρια μέσα μελέτης είναι το ηλεκτροεγκεφαλογράφημα, το οποίο είναι μία από τις πιο ευρέως χρησιμοποιούμενες μεθόδους που μελετά τη δραστηριότητα του εγκεφάλου που συνδέεται με αισθητηριακές και γνωστικές διαδικασίες και έχει προσφέρει μια πληθώρα πληροφοριών σχετικά με τον τρόπο αλλαγής της οργάνωσης του εγκεφάλου καθώς τα άτομα μεγαλώνουν και μαθαίνουν νέες δεξιότητες, η υπέρυθρη φασματοσκοπία και η απεικόνιση μαγνητικού συντονισμού, με την οποία μελετάται η δομική ανάπτυξη του εγκεφάλου (Mareschal et al, 2013).

Η έρευνα των νευροεπιστημών σχετικά με τη μάθηση έχει επεκταθεί τις τελευταίες δεκαετίες στον κλάδο της γενετικής και έχει αποκαλύψει πόσο σημαντικά είναι τα γονίδια στη δημιουργία του ατόμου. Είναι πιθανό ότι τα γονίδια διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη μάθηση και τις μαθησιακές δυσκολίες. Πλέον, η επιστημονική κοινότητα έχει κατασταλάξει στην ιδέα ότι το περιβάλλον αλλά και τα γονίδια παίζουν σημαντικό ρόλο στην ανάπτυξη του ανθρώπου, και κατ' επέκταση στη μαθησιακή διαδικασία (Blakemore & Frith, 2005).

Οι νευροεπιστήμες έχουν δώσει πολύτιμες πληροφορίες για πολλές συνιστώσες της εκπαίδευσης. Ένα πεδίο έρευνας είναι η γλώσσα, και συγκεκριμένα το νευροβιολογικό υπόβαθρό της, οι διαταραχές που τη χαρακτηρίζουν, ο τρόπος ανάπτυξης του λόγου, ο εγγραμματισμός και η ανάγνωση. Επιπλέον, τα μαθηματικά είναι ένα σύνηθες θέμα έρευνας, όπως το νευροβιολογικό υπόβαθρο, η μαθηματική σκέψη, η αναπαράσταση της έννοιας του αριθμού και κάποιες διαταραχές που συνδέονται με τα μαθηματικά. Επιπροσθέτως, γίνονται αρκετές μελέτες σχετικά με το βιολογικό υπόβαθρο της

κοινωνικής ανάπτυξης και με το συναισθηματικό εγκέφαλο, και κατ' επέκταση την επίδραση του συναισθήματος στη μάθηση.

Ο Συναισθηματικός Εγκέφαλος. Τα συναισθήματα παίζουν σημαντικό ρόλο στη ζωή των ανθρώπων. Υπάρχουν πολλές θεωρίες και προσεγγίσεις όσον αφορά στα βασικά συναισθήματα, καθώς και στην ταξινόμηση των συναισθημάτων. Ωστόσο, υπάρχει μια γενική συμφωνία για τα πρωταρχικά συναισθήματα, που συνήθως περιλαμβάνουν τον φόβο, τον θυμό, τη χαρά, τη λύπη, την έκπληξη και την αηδία (Celeghin et al, 2017). Επιπροσθέτως, πρέπει να αναφερθεί ότι υπάρχει μια διάκριση μεταξύ των αγγλικών όρων “emotion” και “feeling”. Ο όρος “emotion” αναφέρεται σε μία συλλογή χημικών και νευρικών απαντήσεων σε ερεθίσματα, ο κύριος αποδέκτης είναι το ίδιο το σώμα και θεωρείται ότι εξελίχθηκαν ώστε να βοηθούν στην επιβίωση, καθώς ενεργοποιούνται σε συγκεκριμένες καταστάσεις, οι οποίες απαιτούν κάποιου είδους αντίδραση. Αντιθέτως, ο όρος “feeling” αναφέρεται στην νοητική αναπαράσταση των αλλαγών, που προκαλούνται από τα “emotions”, και σκοπός τους είναι να ενισχύσουν τη μάθηση, αξιοποιώντας την εμπειρία (Damasio, 2001).

Η νευροεπιστημονική έρευνα έχει δείξει ότι τα συναισθήματα ελέγχονται κυρίως από το μεταιχμιακό σύστημα του εγκεφάλου. Το μεταιχμιακό σύστημα ή το κύκλωμα Papez περιγράφηκε αρχικά περιλαμβάνοντας τον ιππόκαμπο, τα μαστία του υποθαλάμου, τον πρόσθιο πυρήνα του θαλάμου και την έλικα του προσαγωγίου. Πλέον, έχουν συμπεριληφθεί και άλλες περιοχές στο σύστημα, όπως ο ιππόκαμπος, η παραϊπποκάμπεια έλικα, ο υποθάλαμος, η αμυγδαλή, η περιοχή του διαφράγματος και περιοχές που σχετίζονται με την όσφρηση (Wright, Stern & Phelan, 2012).

Η Μάθηση

Η δυσκολία δημιουργίας ενός ικανοποιητικού ορισμού της μάθησης που να καλύπτει το σύνολο των επιμέρους περιπτώσεων έχει αναγνωριστεί από καιρό. Ως αποτέλεσμα αυτής της αντικειμενικής δυσκολίας, πολλά σύγχρονα εγχειρίδια αναφοράς στον τομέα των νευροεπιστημών αποφεύγουν να δώσουν έναν γενικό ορισμό της μάθησης και καταφεύγουν στο να επεξηγούν συγκεκριμένους υποτύπους της μάθησης, οι οποίοι είναι ευκολότερο να αποσαφηνιστούν με ακρίβεια, και έχουν εκτεταμένη βιβλιογραφική και πειραματική τεκμηρίωση (Barron et al, 2015).

Οι ορισμοί της μάθησης διαφέρουν πάρα πολύ μεταξύ των διάφορων κλάδων και συνεχώς ανακύπτουν νέοι ορισμοί που προτείνονται για να καλύψουν κενά προηγούμενων. Από νευροανατομική/νευροφυσιολογική άποψη η μάθηση θα μπορούσε να οριστεί ως «απόκτηση νευρωνικών αναπαραστάσεων νέων πληροφοριών» (Dukas, 2009). Όμως, ένας αμιγώς νευροφυσιολογικός ορισμός της μάθησης που να βασίζεται εξολοκλήρου σε νευροαναπτυξιακές λειτουργίες δεν μπορεί ξεκάθαρα να καλύψει τους σκοπούς αυτής της μελέτης .

Σύμφωνα με έναν εναλλακτικό ορισμό, «η μάθηση είναι αφενός η διαδικασία εισαγωγής και επεξεργασίας πληροφοριών καθώς και συνακόλουθης αποθήκευσής τους, και από την άλλη πλευρά είναι μια διαδικασία που μεταβάλλει τη συμπεριφορά ενός ζώου λόγω εμπειρίας» (Korte, 2013). Συμπληρωματικά, «η μάθηση είναι η διαδικασία απόκτησης νέων πληροφοριών, συμπεριφορών ή δυνατοτήτων που χαρακτηρίζεται από τροποποίηση της συμπεριφοράς ως αποτέλεσμα πρακτικής, μελέτης ή εμπειρίας» (Breedlove et al, 2010). Οι παραπάνω ορισμοί απλά προσδιορίζουν τη μάθηση ως την επεξεργασία πληροφοριών που προκύπτουν από την εμπειρία για την ενημέρωση των ιδιοτήτων του συστήματος.

Το αντικειμενικό πρόβλημα με τους ορισμούς αυτούς είναι η αποσαφήνιση της «εμπειρίας». Φυσικά, η εμπειρία συνδέεται άρρηκτα με την έννοια της μάθησης, διότι η «εμπειρία» θεωρείται ότι αποτελεί την πηγή των πληροφοριών που μαθαίνουμε. Όμως, ενώ η εμπειρία είναι μέρος των περισσότερων από τους ορισμούς της μάθησης είναι σπάνιο να βρεθεί ένας επιστημονικά ορθός ορισμός της. Επιπρόσθετα, ενώ η μάθηση είναι συνάρτηση της εμπειρίας, δεν έχουν όλες οι εμπειρίες μαθησιακό αποτέλεσμα.

Άλλοι ορισμοί δίνουν επιπλέον έμφαση στην τροποποίηση των μηχανισμών συμπεριφοράς και ορίζουν τη μάθηση ως «μια διαρκή τροποποίηση στους μηχανισμούς συμπεριφοράς ως αποτέλεσμα συγκεκριμένων ερεθισμάτων ή/και απαντήσεων που προκύπτουν από προηγούμενη εμπειρία από ταυτόσημα ή παρόμοια ερεθίσματα και απαντήσεις» (Domjan, 2014). Πολλοί άλλοι παρεμφερείς ορισμοί απλά ορίζουν τη μάθηση ως αλλαγή στην συμπεριφορά και ορισμένοι ως αλλαγές στους μηχανισμούς που επιτρέπουν την αλλαγή της συμπεριφοράς. Το κοινό μοτίβο σε αυτούς τους ορισμούς είναι ότι η μάθηση ορίζεται συνήθως ως αλλαγή συμπεριφοράς.

Επειδή η έννοια της μάθησης συνδέεται άρρηκτα με την έννοια της επεξεργασίας πληροφοριών, σπάνια μπορεί να μετρηθεί άμεσα. Αντ 'αυτού συχνά πρέπει να συνδεθεί με αλλαγές που πραγματοποιούνται στη «συμπεριφορά» του βιολογικού συστήματος ή τις επιδόσεις του. Αυτός είναι και ο λόγος που ορισμοί της μάθησης όπως ο παραπάνω οριοθέτησε την έννοια με τέτοιο τρόπο, ώστε να μπορεί να αντιμετωπιστεί πειραματικά. Ωστόσο, και ο προσδιορισμός της μάθησης ως αλλαγή στη συμπεριφορά έχει σημαντικούς περιορισμούς. Όταν ορίζουμε τη μάθηση ως μεταβλητή και μεταβαλλόμενη συμπεριφορά, είναι πρακτικά και φιλοσοφικά πολύ δύσκολο να διακριθεί πόσο μια δεδομένη αλλαγή συμπεριφοράς προκύπτει από τη μάθηση και πόσο μπορεί να προκύψει από άλλους παράγοντες, όπως κίνητρα, φυσιολογικές αλλαγές κ.τ.λ.

Πολλοί από τους παραπάνω ορισμούς βρίσκουν αντικειμενική εφαρμογή από συγκεκριμένους επιστημονικούς κλάδους, ωστόσο, υπάρχει ανάγκη για έναν ορισμό "ομπρέλα" της μάθησης που να είναι εφαρμόσιμος από όλους τους κλάδους. Θα μπορούσαμε να επισημάνουμε ότι οι πλέον σύγχρονες προσεγγίσεις της μάθησης την αντιμετωπίζουν ως «δομημένη ενημέρωση του συστήματος ιδιοτήτων, η οποία βασίζεται στην επεξεργασία νέων πληροφοριών» (Barron et al, 2015) και αυτή η προσέγγιση θα ακολουθηθεί σε αυτήν την εργασία.

Η Ντοπαμίνη

Η ντοπαμίνη είναι μια κατεχολαμίνη που διαδραματίζει ρυθμιστικό ρόλο στις παρακινητικές πτυχές της συμπεριφοράς και στις διεργασίες της μάθησης και της γνώσης. Η ντοπαμίνη ρυθμίζει σε σημαντικό βαθμό τις νευρικές διεργασίες που σχετίζονται με την αναζήτηση ανταμοιβής (Barron et al, 2010; Berridge & Kirngelbach, 2008), την κωδικοποίηση των ανταμοιβών (Barron et al, 2010; Berridge & Kirngelbach, 2008), τον εθισμό και την εξάρτηση από ψυχοτρόπες ουσίες (Dalley & Everitt, 2009), τις συμπεριφορικές αλλαγές που υποδαυλίζονται από ηδονικά ερεθίσματα (Berridge & Kirngelbach, 2008), τα κίνητρα και ακόμα και με διαδικασίες που σχετίζονται π.χ. με τη λήψη αποφάσεων και τις οικονομικές επιλογές. Εμπλέκεται ποικιλότροπα στην διαδικασία της μάθησης είτε επηρεάζοντας την ευπλαστότητα του ιπποκάμπου, είτε σχετιζόμενη με την ενίσχυση της μάθησης και τη μνήμη εργασίας (FitzGerald et al, 2015; Surmeier, 2007). Η ντοπαμίνη εμπλέκεται επίσης στην παθοφυσιολογία ποικίλων νευρολογικών και νευροψυχιατρικών διαταραχών και στη γνωστική επίπτωση που σχετίζεται με την αύξηση της ηλικίας. Εμπλέκεται σε μια σειρά από φαινομενικά ετερογενείς νευρολογικές δυσλειτουργίες τόσο διαφορετικές όπως η σχιζοφρένεια (Deserno et al, 2013) και η νόσος του Πάρκινσον (Beeler et al, 2012).

Η ντοπαμίνη έχει τόσο βραχυχρόνιες όσο και μακροχρόνιες επιδράσεις σε κυτταρικό επίπεδο. Βραχυπρόθεσμα, η ντοπαμίνη εκτελεί έναν τροποποιητικό ρόλο και τείνει να αυξάνει τη μετασυναπτική διέγερση. Αυτό το χαρακτηριστικό υπογραμμίζει τον ρόλο της ντοπαμίνης στη βασική ανταμοιβή, στην ενίσχυση και τη μάθηση (Wise, 2006), στην προσπάθεια (Salamone et al, 2007), στην τροποποίηση της συμπεριφοράς (Nicola, 2007), στα σφάλματα πρόβλεψης και στην επιθυμία (Berridge et al, 2009). Κάθε ένα από

αυτά τα διαφορετικά χαρακτηριστικά περιλαμβάνει μια συγκεκριμένη πτυχή της λειτουργίας της ντοπαμίνης (Wise, 2004).

Το μεταιχμιακό σύστημα έχει τουλάχιστον δύο τομείς δράσης: πρώτον, ενεργοποίηση των τρεχουσών κινήτρων συμπεριφοράς και ευαισθησία στα ερεθίσματα που σχετίζονται με ανταμοιβή και, δεύτερον, τη διευκόλυνση των συσχετιστικών διαδικασιών που αποτελούν τη βάση της μάθησης (Schott et al, 2008). Η μάθηση επιτρέπει ερεθίσματα και παραστάσεις ανταμοιβής να αποτελούν ένα στοιχείο για την καθοδήγηση της μελλοντικής συμπεριφοράς (FitzGerald et al, 2015). Σε αυτό το σημείο, θεωρείται ότι η ντοπαμίνη διαδραματίζει πιθανώς πολλούς διαφορετικούς ρόλους στην ακολουθία για την απόκτηση της μάθησης που σχετίζεται με ανταμοιβές (Beeler et al, 2010). Η απελευθέρωση ντοπαμίνης κατά τη διάρκεια της παρουσίασης των αρχικών ανταμοιβών αυξάνει την εκδήλωση συμπεριφοράς που σχετίζεται με διερεύνηση και προσέγγιση. Οι συναπτικές αλλαγές στην κοιλιακή καλυπτική περιοχή αυξάνουν την απελευθέρωση ντοπαμίνης και οδηγούν το άτομο σε μεγαλύτερη γειτνίαση με τον χώρο που βρίσκονται οι ανταμοιβές. Σε επόμενο στάδιο, η απελευθέρωση ντοπαμίνης στις τερματικές περιοχές λόγω πρωτογενών ανταμοιβών διευκολύνουν τη συσχέτιση διαδικασιών που αποτελεί τη βάση για την απόκριση (van der Schaaf et al, 2012).

Όταν εγκαθιδρυθούν οι συσχετίσεις εξαρτημένων ερεθισμάτων με ανταμοιβές τα εξαρτημένα ερεθίσματα μπορούν να συνεχίσουν να ενεργοποιούν την κοιλιακή καλυπτική περιοχή με τον ίδιο ακριβώς τρόπο με τις κύριες ανταμοιβές καθεαυτές προκαλώντας απελευθέρωση ντοπαμίνης που θα διατηρήσει τις αντίστοιχες συμπεριφορές και τις κινητήριες διαδικασίες (Watson & Platt, 2008). Πρέπει όμως να υπογραμμιστεί ότι αν παρέλθει κάποιο χρονικό διάστημα χωρίς την εκ νέου παρουσίαση

της πρωτεύουσας ανταμοιβής, η απόκριση στο εξαρτημένο ερέθισμα σταδιακά μειώνεται και ατονεί. Αξιοσημείωτη εξαίρεση οι εθιστικές ουσίες.

Στα πρωτεύοντα θηλαστικά, ο προμετωπιαίος φλοιός λαμβάνει εισροές από τους ντοπαμινεργικούς νευράξονες που προέρχονται κυρίως από την κοιλιακή καλυπτική περιοχή και τη μέλαινα ουσία. Αυτοί οι ντοπαμινεργικοί νευράξονες αποτελούν μέρος του μεσοτελεγκεφαλικού συστήματος της ντοπαμίνης που περιλαμβάνει το σύνολο των ντοπαμινεργικών νευρώνων που προβάλλει από τις μεσεγκεφαλικές περιοχές (καθώς η κοιλιακή καλυπτική περιοχή και η μέλαινα ουσία αποτελούν μεσεγκεφαλικές δομές) σε διάφορες περιοχές του τελικού εγκεφάλου (Adcock et al., 2006).

Ανάλογα με την εγκεφαλική περιοχή από όπου εκφύονται οι αντίστοιχοι ντοπαμινεργικοί νευρώνες και την περιοχή που προεκβάλλουν, το ντοπαμινεργικό σύστημα έχει υποδιαιρεθεί σε διάφορα υποσυστήματα. Ένα από τα πιο γνωστά και πλέον μελετημένα είναι το λεγόμενο “nigrostriatal system”, το οποίο προέρχεται από την περιοχή της μέλαινας ουσίας, σχετίζεται σε μεγάλο βαθμό με την κινητική λειτουργία και παρουσιάζει διαταραχές σε παθολογικές καταστάσεις όπως το Πάρκινσον (Mura & Feldon, 2013). Ίνες από την μέλαινα ουσία καταλήγουν, κατά κύριο λόγο, στο ραχιαίο ραβδωτό σώμα. Περισσότερο κεντρικά είναι τα μέσο-μεταιχμιακά και μεσοκορυφαία συστήματα ντοπαμίνης, τα οποία θεωρείται ότι είναι πιο σημαντικά για κινητική λειτουργία και προκύπτουν από τα κύτταρα ντοπαμίνης που σχετίζονται με την κοιλιακή καλυπτική περιοχή (Adcock et al., 2006).

Κομβικό σημείο στη σηματοδότηση από το ντοπαμινεργικό σύστημα διαδραματίζει ο επικλινής πυρήνας (Yawata et al., 2012). Αν και ποικίλα τμήματα του πρόσθιου εγκεφάλου έχουν πυκνότατη ντοπαμινεργική νεύρωση, το μεγαλύτερο μέρος των μελετών που έχουν γίνει μέχρι σήμερα επικεντρώνεται στην ταχεία απελευθέρωση της

ντοπαμίνης στο ραχιαίο ραβδωτό σώμα και στον επικλινή πυρήνα (Saddoris et al., 2015). Γενικά, αυτές οι περιοχές χαρακτηρίζονται από ισχυρή εισροή ντοπαμίνης από τον μεσεγκέφαλο. Οι ντοπαμινεργικοί νευρώνες που εκφύονται από την κοιλιακή καλυπτική περιοχή του μεσεγκεφάλου συνήθως εκπυρσοκροτούν με ένα αργό μοτίβο. Υπάρχει και η περίπτωση, όμως, να εκφορτίζονται απότομα, με σύντομες εκρήξεις, σε περιοδική βάση. Οι τελευταίες «εκρήξεις» έχουν ως αποτέλεσμα την απελευθέρωση ντοπαμίνης σε σχετικά υψηλές συγκεντρώσεις και σε εξαιρετικά σύντομο χρονικό διάστημα, συγκεκριμένα μέσα σε χιλιοστά του δευτερολέπτου, στον επικλινή πυρήνα (Day et al., 2007). Αυτές οι «εκρήξεις» απελευθέρωσης ντοπαμίνης συχνά παρατηρούνται κατά την παρουσίαση ανταμοιβών και ως αποτέλεσμα της ηδονικής αξίας ενός ερεθίσματος. Επομένως, η απελευθέρωση φυσικής ντοπαμίνης μπορεί να ανιχνευθεί σε εκατοντάδες χιλιοστά του δευτερολέπτου από σημαντικά γεγονότα και παραλαβή φυσικών ανταμοιβών όπως είναι η τροφή, το σεξ, η εγκεφαλική διέγερση ή οι εξαρτησιογόνες ουσίες, όπως η κοκαΐνη. Επίσης, οι ταχείες διακυμάνσεις στα επίπεδα της ντοπαμίνης και τα γεγονότα της περιοδικής απελευθέρωσής της συσχετίζονται τυπικά με τις πτυχές των κατευθυνόμενων συμπεριφορών και των μαθησιακών διαδικασιών, που εμπλέκονται στις φυσιολογικές διαδικασίες της ανταμοιβής (Holtzman-Assif et al., 2010).

Ο επικλινής πυρήνας εκτός από την ντοπαμινεργική εισροή από την κοιλιακή καλυπτική περιοχή, παίρνει σε μεγάλο βαθμό γλουταμινεργικές εισροές από την αμυγδαλή, τον ιππόκαμπο και περιοχές του προμετωπιαίου λοβού. Λόγω της κομβικής τους θέσης, οι νευρώνες του επικλινή πυρήνα βρίσκονται σε προνομιακή θέση για να συντονίσουν τις μαθησιακές διεργασίες που μεσολαβούνται από τους προσαγωγούς νευρώνες και να κατευθύνουν τα αντίστοιχα μηνύματα σε άλλες περιοχές του εγκεφάλου (Stefani & Moghaddam, 2006).

Έχει ιδιαίτερο ενδιαφέρον να τονιστεί ότι έχει αποκαλυφθεί πειραματικά ότι η απενεργοποίηση συγκεκριμένων πυρήνων της αμυγδαλής, η οποία διαδραματίζει κομβικό ρόλο στις φυσιολογικές διαδικασίες που σχετίζονται με τα συναισθήματα, εμπλέκεται και στη ρύθμιση των επιπέδων ντοπαμίνης που απελευθερώνεται στον επικλινή πυρήνα (Darvas et al., 2011). Θεωρείται ότι υπάρχει μια έμμεση σηματοδότηση από την αμυγδαλή στον επικλινή πυρήνα και έχει αποδειχτεί ότι αμβλύνει την ταχεία απελευθέρωση ντοπαμίνης στον επικλινή πυρήνα, κατά τη διάρκεια των σημάτων που σχετίζονται με μάθηση. Ο ακριβής μηχανισμός αυτού του φαινομένου δεν έχει αποσαφηνιστεί με ακρίβεια, αλλά υποδηλώνει ότι οι γλουταμινεργικοί νευρώνες από την αμυγδαλή μπορεί να είναι σε θέση να διαμορφώσουν την απελευθέρωση ντοπαμίνης επάνω στους νευρώνες του επικλινούς πυρήνα. Η κατανόηση αυτών των σύνθετων μηχανισμών αλληλεπίδρασης ντοπαμίνης και αμυγδαλής είναι απαραίτητη για την κατανόηση των μηχανισμών της μάθησης.

Η διερεύνηση του άμεσου ρόλου και της επίδρασης της ντοπαμίνης στον ανθρώπινο προμετωπιαίο φλοιό κατά τη διάρκεια της μάθησης, αλλά και της μνήμης, φέρνουν τους ερευνητές αντιμέτωπους με αρκετές πειραματικές προκλήσεις (Jocham et al., 2011). Ως εκ τούτου, μόνο λίγες πειραματικές μελέτες αντιμετωπίζουν αυτό το ερευνητικό ερώτημα. Στους πειραματικούς περιορισμούς περιλαμβάνεται το γεγονός ότι οι αγωνιστές και ανταγωνιστές των υποδοχέων ντοπαμίνης δεν μπορούν να εγχυθούν τοπικά στον προμετωπιαίο φλοιό του ανθρώπινου εγκεφάλου και πρέπει να χορηγούνται συστηματικά στους ανθρώπους, με αποτέλεσμα να έχουν πλειοτροπικά αποτελέσματα. Επιπλέον, πειράματα με μικροτομές δεν είναι εφαρμόσιμα σε ανθρώπους για ηθικούς και νομικούς λόγους. Επομένως, οι γνώσεις μας για τον ρόλο της επίδρασης της ντοπαμίνης στον ανθρώπινο προμετωπιαίο φλοιό, προέρχεται από μελέτες που συνδυάζουν απεικονίσεις του εγκεφάλου με άλλους χειρισμούς όπως η αξιολόγηση του γενετικού

προφίλ ή μελέτες σε ασθενείς με νευρολογικές και ψυχιατρικές διαταραχές. Φυσικά, τα προβλήματα αυτά δεν είναι ειδικά για τον προμετωπιαίο φλοιό αλλά επεκτείνονται σε όλο το φάσμα των μελετών που σχετίζονται με τον ρόλο της ντοπαμίνης στον ανθρώπινο εγκέφαλο καθώς και γενικότερα με τις μελέτες της ανθρώπινης εγκεφαλικής λειτουργίας.

Σήμερα, είναι πλέον αποδεκτό ότι οι ντοπαμινεργικοί νευρώνες στέλνουν μηνύματα σε διάφορες περιοχές του μετωπιαίου φλοιού, με το ραβδωτό σώμα να είναι ο στόχος με τη μεγαλύτερη πυκνότητα. Τόσο σε πρωτεύοντα όσο και σε τρωκτικά, οι ντοπαμινεργικοί νευρώνες που προβάλουν στον προμετωπιαίο φλοιό ξεκινούν επίσης από την κοιλιακή καλυπτική περιοχή και την μέλαινα ουσία. Ωστόσο, οι προσαγωγοί ντοπαμινεργικοί νευρώνες από τον μεσεγκέφαλο προς τον προμετωπιαίο φλοιό δημιουργούν πολύ πιο εκτεταμένα δίκτυα στα πρωτεύοντα απ’ ό,τι στα τρωκτικά (Björklund & Dunnett, 2007). Είναι ενδιαφέρον ότι η ντοπαμινεργική σηματοδότηση στον προμετωπιαίο φλοιό εξαρτάται από τον βαθμό ανάπτυξης του εγκεφάλου και είναι γνωστό ότι ο προμετωπιαίος φλοιός είναι από τις δομές του εγκεφάλου που ωριμάζουν τελευταίες (Gogtay & Thompson, 2010).

Ερευνητικά Δεδομένα για την Εμπλοκή της Ντοπαμίνης στη Μάθηση

Κλασική και συντελεστική εξαρτημένη μάθηση. Στην κλασική εξαρτημένη μάθηση (Pavlovian or *Classical conditioning)*, ουδέτερα κατά τα άλλα ερεθίσματα (εξαρτημένα ερεθίσματα), που παρουσιάζονται συνεχόμενα σε συνδυασμό με ανταμοιβές, μπορεί να προκαλέσουν παρόμοιες αποκρίσεις με αυτές που προκαλεί η ανταμοιβή καθεαυτή. Η παρουσία των εξαρτημένων ερεθισμάτων στην κλασική εξαρτημένη μάθηση δεν εξαρτάται καθεαυτή από την εκδήλωση οποιασδήποτε συγκεκριμένης συμπεριφοράς (ουδέτερα ερεθίσματα). Όμως, αυτά τα εξαρτημένα ερεθίσματα μπορούν να παρουσιαστούν παθητικά σε συνδυασμό με ανταμοιβή. Στην περίπτωση αυτή, π.χ. όταν κάποια ζώα εκτίθενται σε ένα ουδέτερο ηχητικό σήμα πριν την κατανάλωση τροφής μαθαίνουν να συνδυάζουν το κατά τα άλλα ουδέτερο ερέθισμα (ηχητικό σήμα) με την ανταμοιβή. Κάτω από αυτό το πρίσμα, μπορεί να ειπωθεί ότι τα συγκεκριμένα εξαρτημένα ερεθίσματα είναι προγνωστικά σήματα ανταμοιβής (Pan et al., 2005).

Τα εξαρτημένα ερεθίσματα σχετίζονται, όπως θα δούμε στη συνέχεια, και με τη Συντελεστική Μάθηση (Operant conditioning or instrumental conditioning), όταν η παρουσίαση της ανταμοιβής εξαρτάται από μια συγκεκριμένη ενέργεια όπως η πίεση ενός μοχλού (Harms et al., 2018). Σε αυτά τα παραδείγματα, ένα εξαρτημένο ερέθισμα (όπως π.χ. κάποιο φως ή ένα ηχητικό ερέθισμα) μπορεί να παρουσιαστεί σε στενή χρονική εγγύτητα με κάποια ανταμοιβή (Brembs et al, 2002). Τα ερεθίσματα που παρουσιάζονται με αυτόν τον τρόπο έρχονται να επηρεάσουν την απόκριση με ποικίλους τρόπους. Σε αυτήν την περίπτωση τα εξαρτημένα ερεθίσματα μπορούν να διευκολύνουν την απόκτηση μιας καινοφανούς απόκρισης. Όταν εγκαθιδρυθεί η συσχέτιση με την ανταμοιβή, τα εξαρτημένα ερεθίσματα μπορούν να οδηγήσουν σε εκδήλωση της

συμπεριφοράς που σχετίζεται με την απόκριση σε υψηλότερα επίπεδα. Τέλος, ένα ερέθισμα μπορεί να σηματοδοτήσει ότι εάν εκδηλωθεί μια ενέργεια, η εκδήλωση της ενέργειας αυτής θα οδηγήσει σε ανταμοιβή. Σε αυτήν την περίπτωση το ερέθισμα χαρακτηρίζεται ως DS (‘‘discriminative stimulus’’).

Στην επιστημονική βιβλιογραφία, που σχετίζεται με την μελέτη της συμπεριφοράς, υπάρχει μια μακροχρόνια διχογνωμία εάν η κλασική εξαρτημένη μάθηση και η συντελεστική μάθηση αποτελούν δύο απολύτως διακριτές διαδικασίες, ή αν η κλασική εξαρτημένη μάθηση είναι πάντα μια συνιστώσα της συντελεστικής (Wassum et al, 2011). Η ανάγκη να φωτιστεί εάν οι δυο αυτές διαδικασίες είναι πράγματι ξεχωριστές ή αλληλεπικαλυπτόμενες σε επίπεδο νευρωνικών δικτύων στον εγκέφαλο έχει οδηγήσει σε ένα μεγάλο εύρος ερευνητικών προσπαθειών στις συμπεριφορικές νευροεπιστήμες τις τελευταίες δεκαετίες.

Κλασική εξαρτημένη μάθηση και ο ρόλος της ντοπαμίνης. Σε ένα κλασικό παράδειγμα Κλασικής Εξαρτημένης Μάθησης στην *Aplysia* (είδος θαλάσσιου γυμνοσάλιαγκα), ο συνδυασμός ενός ερεθίσματος αφής με ανταμοιβή (τροφή) μπορεί να ανασταλεί με την επίδραση μεθυλεργονοβίνης που είναι ένας ανταγωνιστής υποδοχέων ντοπαμίνης (Reyes et al, 2005). Αυτό το πειραματικό δεδομένο αποδεικνύει τη συμμετοχή της ντοπαμίνης στην Κλασική Εξαρτημένη μάθηση στην *Aplysia* και υποδεικνύει έναν ρόλο για την ντοπαμίνη στην ενίσχυση της μάθησης και την επιβράβευσή της.

Η καταγραφή δραστηριότητας από νευρώνες στην κοιλιακή καλυπτική περιοχή σε πειράματα κλασικής εξαρτημένης μάθησης αποκάλυψε ότι κάθε νευρώνας που παρατηρήθηκε εμφάνιζε τρεις διαφορετικούς τύπους δραστηριοτήτων. Το πείραμα περιελάμβανε ως εξαρτημένο ερέθισμα οσμές που προέβλεπαν διαφορετικές ανταμοιβές

ή τιμωρίες σε πειραματόζωα (τρωκτικά). Οι νευρώνες τύπου Ι παρουσίασαν βραχυπρόθεσμες εκρήξεις όταν το ποντίκι μύριζε μια οσμή που είχε συσχετιστεί με μια ανταμοιβή. Όταν η ανταμοιβή απροσδόκητα παραλείφθηκε, αυτοί οι νευρώνες έδειξαν μειώσεις στη δραστηριότητα σε σχέση με την αρχική τιμή. Με επιπλέον πειράματα, διαπιστώθηκε ότι οι νευρώνες τύπου Ι ήταν όλοι τους ντοπαμινεργικοί (Cohen, 2015).

Πολλές πτυχές της μάθησης έχουν συσχετιστεί τόσο με τη νευρική κωδικοποίηση όσο και με τη δυναμική απελευθέρωση ντοπαμίνης στις υποπεριφέρειες του επικλινούς πυρήνα (Pan et al, 2005).Ο επικλινής πυρήνας φαίνεται να διαδραματίζει κάποιο ρόλο στην κωδικοποίηση των συγκεκριμένων χαρακτηριστικών της κλασικής εξαρτημένης μάθησης αν και αυτός ο ρόλος μπορεί να μην είναι πάντα οφθαλμοφανής. Για παράδειγμα, πολύ λίγες μελέτες έχουν καταφέρει να αποδείξουν ότι βλάβες στον επικλινή πυρήνα καταργούν όλα τα χαρακτηριστικά και όλες τις πτυχές της κλασικής εξαρτημένης μάθησης . Σε μία από αυτές τις μελέτες, οι ηλεκτρολυτικές βλάβες του εσωτερικού και του κελύφους του επικλινούς πυρήνα έδειξαν μόνο μέτριες επιδράσεις στην κλασική εξαρτημένη μάθηση, παρά τη μακροχρόνια καταστροφή των κυτταρικών σωμάτων όπως και των νευρωνικών ινών διέλευσης (Cassaday et al, 2005). Παρομοίως, νευροτοξικές αλλοιώσεις στον επικλινή πυρήνα απέτυχαν να διαταράξουν πλήρως την ανίχνευση κλασικής εξαρτημένης μάθησης. Ωστόσο, μικρότερες και πιο στοχευμένες βλάβες του επικλινούς πυρήνα αποδείχθηκε ότι συμβάλλουν σε ελλείμματα σε πτυχές της κλασικής εξαρτημένης μάθησης (Blaiss & Janak, 2009).

Κατά τη διάρκεια της κλασικής εξαρτημένης μάθησης, οι ντοπαμινεργικοί νευρώνες της κοιλιακής καλυπτικής περιοχής αυξάνουν την πυροδότησή τους ως απάντηση σε ένα ερέθισμα που προβλέπει είτε ανταμοιβή είτε αποστροφή με αποτέλεσμα την αύξηση της απελευθέρωσης ντοπαμίνης στον επικλινή πυρήνα (Surmeier et al, 2007). Η αύξηση της

απελευθέρωσης ντοπαμίνης από την κοιλιακή καλυπτική περιοχή προς τον επικλινή πυρήνα συνοδεύεται από την αναγνώριση της ντοπαμίνης μέσω ειδικών υποδοχέων ντοπαμίνης (Cachope et al, 2012). Συνολικά, όπως θα δούμε και παρακάτω στην περίπτωση της αποστροφής, το τελικό αποτέλεσμα είναι το άθροισμα των αλληλεπιδράσεων των GABAμινεργικών και ντοπαμινεργικών νευρώνων της κοιλιακής καλυπτικής περιοχής που συντονίζει τη δραστηριότητα και την επεξεργασία του σήματος ανταμοιβής από τον επικλινή πυρήνα. Ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός ότι η τυχόν παρεμπόδιση μέσω των αρνητικών σημάτων που προβάλλουν και τερματίζουν στον επικλινή πυρήνα είναι ανεπαρκής για να διαταράξει την αντίληψη της ανταμοιβής. Αυτές οι παρατηρήσεις υποστηρίζουν ένα μοντέλο ενός διπλού μηχανισμού επικοινωνίας μεταξύ κοιλιακής καλυπτικής περιοχής και επικλινούς πυρήνα.

Αντίστροφα αποτελέσματα στη σηματοδότηση μέσω ντοπαμίνης έχουν εξαρτημένα ερεθίσματα που σχετίζονται με τιμωρία ή την αντιμετώπιση του φόβου. Οι μετρήσεις απελευθέρωσης ντοπαμίνης στον επικλινή πυρήνα τρωκτικών που υποβάλλονται σε ερεθίσματα που προκαλούν φόβο απέδειξαν ότι η παρουσίαση ενός προειδοποιητικού σήματος (Olesson &Cheer, 2013) ή μια ένδειξη φόβου (Badrinarayan et al, 2012) έχει ως αποτέλεσμα μειωμένα επίπεδα ντοπαμίνης όπως καταμετρήθηκαν με κυκλικό βολτάμετρο ταχείας σάρωσης.

Συνολικά, αυτές οι παρατηρήσεις συνεπάγονται τη δραστηριότητα GABAμινεργικών νευρώνων της κοιλιακής καλυπτικής περιοχής στην εκμάθηση των σχετικών αποτελεσμάτων (σχετικών με μη εξαρτημένα ερεθίσματα). Συγκεκριμένα, οι GABAμινεργικοί νευρώνες της κοιλιακής καλυπτικής περιοχής οδηγούν σε αρνητική απόκριση των ντοπαμινεργικών νευρώνων και έχουν ως τελικό αποτέλεσμα την αποστροφή σε επίπεδο συμπεριφοράς (Olesson & Cheer, 2013). Αυτό το σήμα

εκμάθησης μπορεί να έχει σχέση και με την εμπλοκή GABAμινεργικών νευρώνων της κοιλιακής καλυπτικής περιοχής σε προσαρμοσμένες συμπεριφορές, όπως εκείνες που χαρακτηρίζονται από τον εθισμό σε ναρκωτικά (Olesson & Cheer, 2012).

Επιπροσθέτως, για τη μεσολάβηση των μαθησιακών αποτελεσμάτων των μη εξαρτημένων ερεθισμάτων, τα μη εξαρτημένα ερεθίσματα θα πρέπει να ενεργοποιήσουν και νορεπινεφρινικούς νευρώνες σε συνδυασμό με ντοπαμινεργικούς νευρώνες, έτσι ώστε η από κοινού απελευθέρωση νορεπινεφρίνης και ντοπαμίνης να συμβεί με την κατάλληλη χρονική ακολουθία για την ενίσχυση των συναφών εισροών σήματος (Harley, 2004). Ψυχοδιεγερτικά που σχετίζονται με την απελευθέρωση ντοπαμίνης, όπως η αμφεταμίνη, μπορεί, όταν εγχυθούν στο ραβδωτό σώμα, να ενισχύσουν την εκμάθηση και την κλινική ανταπόκριση σε ένα οπτικό ή σε ένα οσφρητικό εξαρτημένο ερέθισμα (Harley, 2004). Η ίδια τάση με τη χρήση φαρμακευτικών σκευασμάτων αναφέρθηκε σε μια μελέτη που αξιολόγησε την κλασική εξαρτημένη μάθηση σε συνδυασμό με αμφεταμίνη, αλοπεριδόλη ή εικονικό φάρμακο (Menon et al, 2007). Η πρόβλεψη ανταμοιβής μέσω του ραβδωτού σώματος είναι επαγόμενη από απελευθέρωση ντοπαμίνης λόγω της παρουσίας της ανταμοιβής (Schott at al, 2008) και μπορεί να τροποποιηθεί με μαζική απελευθέρωση ντοπαμίνης ανάλογα με τα δοσοεξαρτώμενα αποτελέσματα των προαναφερθέντων ψυχοδιεγερτικών (Knutson & Gibbs, 2007).

Μελέτες νευροαπεικόνισης του ανθρώπινου εγκεφάλου σε πειράματα κλασικής εξαρτημένης μάθησης για σήματα που σχετίζονται με σφάλματα πρόβλεψης ανταμοιβής απέδειξαν ενεργοποίηση σε εμφανείς περιοχές-στόχους ντοπαμινεργικών νευρώνων, δηλαδή το ραβδωτό σώμα και άλλες περιοχές στον μετωπιαίο φλοιό (Düzel et al, 2009). Τα αποτελέσματα αυτά με τη χρήση της τεχνικής fMRI (λειτουργική απεικόνιση μαγνητικού συντονισμού) μπορεί να αντικατοπτρίζουν μια αλληλεπίδραση της

επεξεργασίας σήματος σε αυτές τις περιοχές με τη δραστηριότητα των προσαγωγών νευρώνων ντοπαμίνης. Πράγματι, η απελευθέρωση ντοπαμίνης έχει αναφερθεί στο ραβδωτό σώμα κατά τη διάρκεια της πρόβλεψης ανταμοιβής χρησιμοποιώντας και μια εναλλακτική τεχνική που ονομάζεται PET (τομογραφία εκπομπής ποζιτρονίων) (Zald et al, 2004). Οι νευρώνες ντοπαμίνης θα μπορούσαν να διευκολύνουν την εκμάθηση των προβλέψεων σχετικά με τις αξίες σε αυτές τις περιοχές και με τη δημιουργία μιας ευέλικτης πύλης μεταξύ αισθητικών παραστάσεων και παραστάσεων ανταμοιβών.

Δύο επιπλέον μελέτες εξέτασαν πτυχές της κλασικής εξαρτημένης μάθησης σε ασθενείς με σχιζοφρένεια. Οι ασθενείς είχαν προ-μάθει τα ενδεχόμενα πριν από την απεικόνιση του εγκεφάλου τους και επέτρεπαν σε κάποιον να διακρίνει μεταξύ αναμενόμενων ανταμοιβών, απροσδόκητων ανταμοιβών (που πιθανώς αντικατοπτρίζουν θετικά σφάλματα πρόβλεψης) και απροσδόκητων παραλείψεων ανταμοιβών (πιθανώς αντικατοπτρίζουν τα αρνητικά σφάλματα πρόβλεψης). Ως πρωταρχικός ενισχυτής-ανταμοιβή χρησιμοποιήθηκε χυμός και το πείραμα επαναλήφτηκε σε συνολικά 18 ασθενείς που λάμβαναν φαρμακευτική αγωγή. Στην αναμενόμενη και απροσδόκητη ανταμοιβή παρατηρηθήκαν εξασθενισμένες νευρικές αποκρίσεις σε περιοχές των ντοπαμινεργικών πυρήνων (μεσεγκεφάλου και ραβδωτού σώματος). Σε δοκιμές παράλειψης ανταμοιβής, η ενεργοποίηση των αντίστοιχων περιοχών παρέμενε σε μεγάλο βαθμό άθικτη (Waltz et al, 2009).

Ως κατακλείδα ωστόσο, θα πρέπει να σημειωθεί ότι τα βασικά θεωρητικά μοντέλα που προσπαθούν να ερμηνεύσουν την κλασική εξαρτημένη μάθηση και που βασίζονται στη μάθηση μέσω πρόβλεψης βασίζονται στην πραγματικότητα σε κανόνες που αποσκοπούν στην επεξήγηση της συντελεστικής μάθησης. Έχουν καταγραφεί και επιπλέον ανατομικά, φαρμακολογικά και ψυχολογικά δεδομένα, ιδιαίτερα όσον αφορά

στον αντίκτυπο των κινητικών χειρισμών, τα οποία αποδεικνύουν ότι αυτά τα μοντέλα μπορεί να μην είναι εντελώς συμβατά με αυτό που συμβαίνει στην πραγματικότητα. Αν αντιμετωπίσουμε το όλο ζήτημα από μια πιο κριτική σκοπιά, θα παρατηρήσουμε ότι τα θεμέλια της αλληλοσυσχέτισης μεταξύ της κλασικής εξαρτημένης μάθησης και της συντελεστικής μάθησης και τα υπάρχοντα ντοπαμινεργικά μοντέλα αρχίζουν να αποδομούνται από πρόσφατα στοιχεία που υποδηλώνουν ότι υπάρχουν τουλάχιστον δύο ανεξάρτητες, ευρέως ανατομικά διακριτές διεργασίες ανταμοιβής. Μόνο μία από αυτές φαίνεται να είναι ευαίσθητη στους ντοπαμινεργικούς χειρισμούς. Αυτό βέβαια δε μειώνει στο ελάχιστο την παραδοχή του κρίσιμου ρόλου της ντοπαμίνης σε αυτές τις κατηγορίες μάθησης (Dayan & Balleine, 2002).

Συντελεστική εξαρτημένη μάθηση και ο ρόλος της ντοπαμίνης. Η ντοπαμίνη φαίνεται να εμπλέκεται στον μηχανισμό ενίσχυσης της μάθησης στο πειραματικό μοντέλο *Dugesia japonica (ένα είδος πλανάριας)*. Σε μια κλασική δοκιμασία για την αποσαφήνιση του ρόλου της μάθησης στην προτίμηση θέσης αποκαλύφθηκε ότι το *Dugesia japonica* εμφανίζει μια προτίμηση για ένα περιβάλλον στο οποίο έχει γίνει κατεργασία με μεθαμφεταμίνη και η προτίμηση αυτή είναι συνάρτηση της μάθησης (Barron et al, 2010). Μάλιστα, αυτή η προτίμηση μπορεί να εξαλειφθεί με επίδραση με τρεις διαφορετικούς ανταγωνιστές ντοπαμίνης (οι συγκεκριμένοι ανταγωνιστές ντοπαμίνης έχουν χαρακτηριστεί και στα θηλαστικά ως δραστικοί έναντι υποδοχέων ντοπαμίνης). Επομένως, τα πειραματικά δεδομένα υποδηλώνουν ότι η ντοπαμίνη εμπλέκεται στην ενίσχυση του μηχανισμού της μάθησης στις πλανάριες.

Πολύ περισσότερο γνωστός είναι ο ρόλος της ντοπαμίνης στην ενίσχυση της μάθησης στο μαλάκιο *Aplysia*. Το οισοφαγικό νεύρο του *Aplysia* περιέχει πολλούς ντοπαμινεργικούς υποδοχείς. Η ηλεκτρική διέγερση του οισοφαγικού νεύρου του

Aplysia μπορεί να αντικατασταθεί με ιοντοφορητική εφαρμογή ντοπαμίνης σε επιλεγμένους μετά-συναπτικούς νευρώνες για την επίτευξη αποτελεσματικής μάθησης (Brembs et al, 2002). Το πείραμα αυτό απέδειξε οριστικά ότι η ντοπαμίνη είναι η ουσία μεσολαβητής στην ενίσχυση του σήματος στην διεργασία μάθησης που σχετίζεται με συντελεστική εξάρτηση.

Η ντοπαμίνη επηρεάζει τις συμπεριφορικές αντιδράσεις στην ανταμοιβή και τη μάθηση με παρόμοιο τρόπο και σε μια ποικιλία άλλων οργανισμών (π.χ. Nematoda, Platyhelminthes και Mollusca), παρ' όλη την ταξινομική ποικιλομορφία που υπάρχει ανάμεσα στις διάφορες ταξινομικές ομάδες (Barron et al, 2010).Αντίθετα, φαρμακολογικές μελέτες σε καρκινοειδή και έντομα έχουν αποδείξει ότι η οκτοπαμίνη (και όχι η ντοπαμίνη) επηρεάζει την εξαρτώμενη από ανταμοιβή μάθηση και επιβράβευση (Roeder, 2005). Η οκτοπαμίνη και η ντοπαμίνη (όπως και η νοραδρεναλίνη/νορεπινεφρίνη) είναι χημικώς παρόμοιες ουσίες. Τα καρκινοειδή και τα έντομα ανταποκρίνονται πιο έντονα στην οκτοπαμίνη απ’ ό,τι στην ντοπαμίνη. Γενικά, στα αρθρόποδα, η οκτοπαμίνη είναι πολύ σημαντικός ρυθμιστής συμπεριφοράς και φυσιολογίας ενώ η ίδια αμίνη στα θηλαστικά ανιχνεύεται μόνο σε ίχνη και η φυσιολογική σημασία της δεν είναι επί του παρόντος εξακριβωμένη (Burchett & Hicks, 2006).

Μια σύγχρονη επιδραστική θεωρία προτείνει ότι η δραστηριότητα των ντοπαμινεργικών νευρώνων χρησιμεύει ως προγνωστικός παράγοντας ερεθισμάτων ανταμοιβής και μαθησιακών διεργασιών που σχετίζονται με αυτά. Η θεωρία της συντελεστικής εξάρτησης υποδεικνύει ότι η μάθηση είναι αποτέλεσμα της ανταμοιβής ή τιμωρίας και εξαρτάται από τη συμπεριφορά του ζώου. Οι ντοπαμινεργικοί νευρώνες μεταβάλλουν τις ιδιότητες πυροδότησής τους κατά τη διάρκεια της μάθησης. Συνολικά,

οι ντοπαμινεργικοί νευρώνες του μεσεγκεφάλου, οι οποίοι προβάλλουν σε δεδομένες περιοχές του φλοιού και του ραβδωτού σώματος διανέμουν πληροφορίες σχετικά με ερεθίσματα ανταμοιβής. Αρχικά, οι ντοπαμινεργικοί νευρώνες ενεργοποιούνται από ερεθίσματα ανταμοιβής αλλά προοδευτικά παρατηρείται μετατόπιση στο πρότυπο πυροδότησης κατά τέτοιο τρόπο ώστε η ενεργοποίηση των ντοπαμινεργικών νευρώνων να παρατηρείται μόνο ως ανταπόκριση στην παρουσίαση του εξαρτημένου ερεθίσματος και όχι πλέον στην παρουσίαση του ερεθίσματος που σχετίζεται με την αρχική ανταμοιβή (Wassum et al, 2011). Σύμφωνα με τα υπάρχοντα πειραματικά δεδομένα και τις τρέχουσες υποθέσεις και ερμηνείες, η αλληλεπίδραση ντοπαμινεργικών νευρώνων με τον επικλινή πυρήνα οδηγεί σε σηματοδότηση μέσω γλουταμινεργικών νευρώνων και NMDA υποδοχέων, οι οποίοι είναι πειραματικά εξακριβωμένο ότι σχετίζονται άμεσα με τις μαθησιακές διεργασίες) (Baldwin et al, 2002). Ως αποτέλεσμα, προκαλείται μια σειρά νευροφυσιολογικών συμβάντων στον εγκέφαλο, η οποία οδηγεί τελικά σε αλλαγές στη γονιδιακή, οι οποίες με τη σειρά τους θα επηρεάσουν μακροπρόθεσμα ή μόνιμα τις συναπτικές αλλαγές που αποτελούν τη βάση της μάθησης.

Πειραματικές μικροτομές που προκαλούν επιλεκτικές βλάβες του επικλινούς πυρήνα που σχετίζονται με την ντοπαμίνη μπορούν να μπλοκάρουν την απόκριση σε ερεθίσματα που σχετίζονται με ανταμοιβή (Yin et al, 2008), ενώ η έγχυση αμφεταμίνης στον επικλινή πυρήνα προκαλεί την ανύψωση των επιπέδων της εξωκυτταρικής ντοπαμίνης σε αυτή την περιοχή με αποτέλεσμα την ενίσχυση της ανταπόκρισης (Day et al, 2007). Καταγραφές από ντοπαμινεργικούς νευρώνες μεσεγκεφάλου σε θηλαστικά έχουν αποδείξει ισχυρές αποκρίσεις τόσο στις πρωτογενείς ανταμοιβές (όπως τρόφιμα και νερό), καθώς και σε εξαρτημένα ερεθίσματα που σχετίζονται με ανταμοιβές. Οι περισσότεροι ντοπαμινεργικοί νευρώνες του μεσεγκεφάλου που προεκβάλλουν στον επικλινή πυρήνα και στον μετωπιαίο φλοιό είναι συνεχώς ενεργοί (δηλαδή εμφανίζουν

ένα σχετικά σταθερό "βασικό" επίπεδο πυροδότησης), αλλά δείχνουν την πολύ απότομη και έντονη ενεργοποίηση ("ριπές" ενισχυμένης πυροδότησης) μετά από ανταμοιβές (π.χ. τροφής) ή εξαρτημένα ερεθίσματα που συνδέονται με ανταμοιβή. Οι περισσότεροι μεσεγγεφαλικοί ντοπαμινεργικοί νευρώνες έχουν ένα πρότυπο πυροδότησης που είναι ισχυρά ενισχυμένο σε περιπτώσεις παρουσίασης απρόσμενων ανταμοιβών και πολύ λιγότερο ενισχυμένο σε περιπτώσεις παρουσίασης αναμενόμενων ανταμοιβών, ενώ ο ρυθμός πυροδότησης των ίδιων νευρώνων πέφτει κάτω από την αρχική τιμή ως απόκριση όταν δεν εμφανίζονται ούτε καν οι αναμενόμενες ανταμοιβές (Owesson-White et al., 2008).

Στον επικλινή πυρήνα τρωκτικών που είχαν εκπαιδευτεί σε πάτημα μοχλού για ανταμοιβή με φαγητό (σακχαρόζη) ως απόκριση σε ερεθίσματα καταγράφηκε η απελευθέρωση σύντομων παλμών ντοπαμίνης. Ο χρόνος της πίεσης του μοχλού από τα τρωκτικά συμπίπτει απόλυτα με τον χρόνο που εμφανίζονται οι κορυφές στο μηχάνημα που καταμετρά την αύξηση της ντοπαμίνης. Η γεύση του φαγητού (σακχαρόζη) προκάλεσε παρόμοιο σύντομο παλμό απελευθέρωσης ντοπαμίνης στον επικλινή πυρήνα, ενώ η γεύση της κινίνης (μια αποκρουστική γεύση για τα τρωκτικά και τους ανθρώπους) κατέστειλε την απελευθέρωση της ντοπαμίνης (Roitman et al, 2008).

Η ενδοκρανιακή αυτο-διέγερση (ICSS, intra-cranial self-stimulation) είναι ένα φαινόμενο κατά το οποίο πειραματικά μοντέλα (τρωκτικά) μπορούν να προκαλέσουν ενδοκρανιακή διέγερση σε περιοχές του εγκεφάλου τους, στις οποίες έχουν εμφυτευτεί ηλεκτρόδια από ερευνητές στο πλαίσιο ενός πειράματος, μέσω πατήματος ενός μοχλού από τα ίδια τα πειραματικά μοντέλα (Carlezon Jr & Chartoff, 2007). Σε μια πρώιμη μελέτη, αρουραίοι εκπαιδεύτηκαν να πιέζουν τον μοχλό αυτό για να λαμβάνουν ως ανταμοιβή ενδοκρανιακή αυτο-διέγερση (ICSS) μέσω διέγερσης ντοπαμινεργικών

νευρώνων. Οι αρουραίοι έμαθαν γρήγορα να πιέζουν τον συγκεκριμένο μοχλό με υψηλό ρυθμό. Τα επίπεδα ντοπαμίνης στους αρουραίους μετά από διέγερση ακολουθούσαν το πρότυπο των πιέσεων του μοχλού (Saddoris et al, 2013). Η διέγερση του ντοπαμινεργικού συστήματος του μεσεγκεφάλου ενισχυόταν πάρα πολύ έντονα. Τα πειραματικά μοντέλα συνέχιζαν να πιέζουν τον μοχλό για ηλεκτρική διέγερση περιοχών του μεσεγκεφάλου από όπου εκφύονται ντοπαμινεργικοί νευρώνες όπως η κοιλιακή καλυπτική περιοχή και του διάμεσου εγκεφάλου όπως ο πλευρικός υποθάλαμος (Watson & Platt, 2008).

Αποτελέσματα μελετών σε αρουραίους αποδεικνύουν ότι αμφότεροι οι υποδοχείς ντοπαμίνης τύπου D1 και D2 συμμετέχουν στη μάθηση που σχετίζεται με ανταμοιβές, και η διαφορά στα αποτελέσματα χορήγησης ανταγωνιστών ντοπαμίνης που δρουν στις δύο κατηγορίες υποδοχέων υποδηλώνουν ότι οι υποδοχείς τύπου D1 μπορεί να είναι πιο σημαντικοί (Granado et al, 2008). Δεδομένου ότι οι μεσεγκεφαλικοί νευρώνες ντοπαμίνης συνάπτονται με κινητήριους νευρώνες στον πρόσθιο φλοιό του κόλπου, θα περίμενε κανείς ο πρόσθιος φλοιός του εγκεφάλου να συμβάλει στην ενίσχυση της μάθησης. Πράγματι, θεωρείται εδώ και καιρό ότι ο προμετωπιαίος φλοιός εμπλέκεται στην ενίσχυση της μάθησης επειδή είναι μία από τις λίγες φλοιώδεις περιοχές που σχετίζονται με την ενδοκρανιακή αυτο-διέγερση στον αρουραίο. Μάλιστα, έχει παρατηρηθεί ότι αυξάνονται τα επίπεδα ντοπαμίνης στον προμετωπιαίο φλοιό στην χρονική συγκυρία που ακολουθεί την ενδοκρανιακή αυτο-διέγερση (Puig et al, 2014)

Οι αντιδράσεις του ιππόκαμπου έχουν συσχετιστεί με την ικανότητα σύνθεσης ντοπαμίνης αποκαλύπτοντας μια αρνητική συσχέτιση σε μια πειραματική ομάδα ατόμων με διαταραγμένη νοητική κατάσταση σε αντιδιαστολή με μια θετική σχέση σε μια πειραματική ομάδα ελέγχου (Roiser et al, 2012). Μια μελέτη αξιολόγησε τη σχέση

μεταξύ της διαταραγμένης ικανότητας συνειρμικής μάθησης και ενεργοποίησης ντοπαμινεργικών εγκεφαλικών περιοχών στόχων σε ασθενείς με σχιζοφρένεια. Η πειραματική ομάδα δεν διέφερε στα χαρακτηριστικά απόκρισης στις απρόβλεπτες ανταμοιβές σε σχέση με την ομάδα ελέγχου. Οι παρατηρήσεις όμως αυτές δεν μπορούν να χαρακτηριστούν αξιόπιστες καθώς η έλλειψη διαφορών ενδέχεται να οφείλεται στο μάλλον περιορισμένο μέγεθος δείγματος αυτής της πρωτοπόρου μελέτης. Η ίδια μελέτη περιελάμβανε επίσης μια άλλη ψυχιατρική ομάδα ασθενών (ασθενείς με κατάθλιψη). Όμως, και σε αυτή την ομάδα δεν εμφανίστηκε θετική συσχέτιση συνειρμικής μάθησης και ενεργοποίησης ντοπαμινεργικών εγκεφαλικών περιοχών σε απρόβλεπτες ανταμοιβές (Grandin et al, 2011)

Οι ανωμαλίες στην ενισχυτική μάθηση είναι ένα βασικό χαρακτηριστικό στη σχιζοφρένεια και έχουν καταγραφεί διάφορα πειραματικά δεδομένα που συνδέουν τις ανωμαλίες στην ενισχυτική μάθηση με αυξημένα επίπεδα νευροδιαβίβασης ντοπαμίνης (Morris et al, 2012). Συμπεριφορικά ελλείμματα στην ενισχυτική μάθηση και των νευρωνικών τους συσχετισμών μπορούν να συμβάλουν καταλυτικά στη δημιουργία των κλινικών χαρακτηριστικών της σχιζοφρένειας. Η ικανότητα σχηματισμού προβλέψεων σχετικά με τα μελλοντικά αποτελέσματα είναι θεμελιώδης για τις περιβαλλοντικές αλληλεπιδράσεις και εξαρτάται από νευρωνικά σήματα. Έχει προταθεί ότι λάθη στην πρόβλεψη της ανταμοιβής (σφάλματα πρόβλεψης) συμβάλλουν στον σχηματισμό των λεγόμενων «θετικών» συμπτωμάτων της σχιζοφρένειας ενώ η αποτυχία να δημιουργηθούν νευρωνικές αναπαραστάσεις αναφορικά με την αξία μιας απόφασης μπορεί να οδηγήσει στα χαρακτηριζόμενα ως «αρνητικά» συμπτώματα. Οι ανωμαλίες στην ενισχυτική μάθηση στη σχιζοφρένεια μπορεί να συμβάλουν στον σχηματισμό ψυχωτικών συμπτωμάτων και μπορεί να αλληλεπιδράσουν με τα γνωστικά ελλείμματα. Αυτά τα δεδομένα ενδέχεται να επιτρέψουν μια λεπτομερή περιγραφή και χαρακτηρισμό

των καλά χαρακτηρισμένων γνωστικών ελλειμμάτων σε ασθενείς με σχιζοφρένεια. Στην προσπάθεια αυτή μπορεί να συμβάλουν και υπολογιστικά μοντέλα ενισχυτικής μάθησης.

Διαταραχές της Ντοπαμίνης με Προεκτάσεις στην Εκπαιδευτική Διαδικασία

Ανωμαλίες στο ντοπαμινεργικό σύστημα θεωρείται ότι εμπλέκονται σε διάφορες διαταραχές, τόσο νευροψυχολογικές όσο και σωματικές. Μελέτες υποδεικνύουν τον ρόλο της ντοπαμίνης στο σύμπτωμα της ανηδονίας στην κατάθλιψη (Delujon & Grace, 2017) και στο κομμάτι των κινήτρων και της ενίσχυσης στον εθισμό και την παχυσαρκία (Volkow et al, 2017), εξετάζουν τον ρόλο της σχετικά με την υπερδιέγερση που παρατηρείται στη σχιζοφρένεια (Seeman & Seeman, 2014) ενώ οι διαταραχές του ντοπαμινεργικού συστήματος έχουν συνδεθεί συστηματικά με τη νόσο του Πάρκινσον (Shaikh, 2017). Τελευταία ερευνητικά δεδομένα συνδέουν την ντοπαμίνη με τον αυτισμό (Emanuele, 2015) και τη ΔΕΠ-Υ (van der Voet et al, 2016).

Αυτισμός. Οι διαταραχές αυτιστικού φάσματος είναι ένα εξαιρετικά ετερογενές σύνολο διαταραχών με μεγάλες διαφορές στη σοβαρότητα των συμπτωμάτων, το νοητικό επίπεδο και τη λειτουργική αναπηρία. Σύμφωνα με το DSM-5 (2013), ο αυτισμός είναι μία αναπτυξιακή διαταραχή που χαρακτηρίζεται από δυσκολίες κοινωνικής αλληλεπίδρασης και επικοινωνίας και από περιορισμένη και επαναλαμβανόμενη συμπεριφορά ενώ τονίζει ότι οι ποιοτικές βλάβες που καθορίζουν αυτές τις συνθήκες είναι σαφώς αποκλίνουσες σε σχέση με το αναπτυξιακό επίπεδο ή την ψυχική ηλικία του ατόμου. Μια ανασκόπηση του 2012 για τις εκτιμήσεις του παγκόσμιου επιπολασμού των διαταραχών του φάσματος του αυτισμού ανήλθε σε 62 περιπτώσεις ανά 10.000 άτομα, ωστόσο, υπάρχει έλλειψη στοιχείων από τις χώρες χαμηλού και μεσαίου εισοδήματος (Elsabbagh et al, 2012).

Ενώ έχουν προκύψει αρκετές θεωρίες, η παθογένεση του αυτισμού παραμένει άγνωστη. Μία από τις κυρίαρχες θεωρίες προτείνει ότι η αυτιστική συμπεριφορά προκύπτει από δυσλειτουργίες στο ντοπαμινεργικό σύστημα του μεσεγκεφάλου και,

συγκεκριμένα, ότι μια δυσλειτουργία του μεσοκορτικομεταιχμιακού κυκλώματος οδηγεί σε κοινωνικά ελλείμματα, ενώ μια δυσλειτουργία του μελανοραβδωτού κυκλώματος οδηγεί σε στερεότυπες συμπεριφορές (Pavăl, 2017). Επιπροσθέτως, υποτίθεται ότι η παροχή διαμορφωτών ντοπαμίνης σε αυτιστικά άτομα θα πρέπει να οδηγήσει σε βελτίωση των συμπεριφορών και οι ανταγωνιστές ντοπαμίνης φαίνεται να έχουν βελτιωτικές επιδράσεις στην αυτιστική συμπεριφορά. Έρευνες σε τρωκτικά δείχνουν ότι η απώλεια του δενδριτικού κυτταρικού παράγοντα 1 (Dcf1) στο νευρικό σύστημα των ποντικών προκαλεί ανεπάρκεια κοινωνικής αλληλεπίδρασης, συμπεριφορά που μοιάζει με αυτισμό και επηρεάζει την κοινωνική αλληλεπίδραση μέσω του συστήματος ντοπαμίνης, ενώ φαίνεται ότι ο αγωνιστής D1 του υποδοχέα της ντοπαμίνης διασώζει αυτόν τον φαινότυπο κοινωνικής νοημοσύνης και βελτιώνει τη βραχυπρόθεσμη πλαστικότητα (Liu et al, 2017)

Ερευνητικά δεδομένα δείχνουν ότι η ντοπαμίνη εμπλέκεται στη δημιουργία δεσμών, τομέας που παρουσιάζει έλλειμμα σε άτομα με αυτισμό (Atzil et al, 2017). Σε εκπαιδευτικό επίπεδο, φαίνεται ότι τα άτομα με αυτισμό έχουν καλύτερες επιδόσεις όταν αλληλεπιδρούν με οικεία πρόσωπα, οπότε είναι σημαντικό οι διδάσκοντες να προσπαθούν να δημιουργήσουν στενές σχέσεις με τα εν λόγω άτομα, με απώτερο σκοπό μία πιο αποτελεσματική εκμάθηση του εκπαιδευτικού υλικού και μια ομαλότερη συνύπαρξη με τους υπόλοιπους μαθητές.

Διαταραχή ελλειμματικής προσοχής και υπερκινητικότητας. Η Διαταραχή Ελλειμματικής Προσοχής και Υπερκινητικότητας (ΔΕΠΥ) είναι μια διανοητική διαταραχή νευροαναπτυξιακού τύπου που χαρακτηρίζεται από δυσκολία στην προσοχή, υπερβολική δραστηριότητα και συμπεριφορά, χωρίς προσοχή στις συνέπειες λόγω ακατάλληλων πράξεων για την ηλικία ενός ατόμου. Υπάρχουν επίσης συχνά

προβλήματα με τη ρύθμιση των συναισθημάτων. Τα συμπτώματα εμφανίζονται μέχρι τα δώδεκα έτη, είναι παρόντα για περισσότερο από έξι μήνες και προκαλούν προβλήματα σε τουλάχιστον δύο καταστάσεις (όπως σχολικές, οικιακές ή ψυχαγωγικές δραστηριότητες). Στα παιδιά, τα προβλήματα προσοχής ενδέχεται να οδηγήσουν σε κακή απόδοση στο σχολείο ενώ υπάρχει μια σχέση με άλλες ψυχικές διαταραχές και κατάχρηση ουσιών (APA, 2013). Η διαταραχή ΔΕΠΥ είναι μια πολύπλοκη διαταραχή που μπορεί να επηρεάσει τα άτομα καθ 'όλη τη διάρκεια της ζωής τους και χαρακτηρίζεται από σημαντική ετερογένεια όσον αφορά στην αιτιολογία, την κλινική παρουσίαση και την έκβαση της θεραπείας και αποτελεί αντικείμενο εκτεταμένης έρευνας.

Πολλές μελέτες έχουν αναφέρει ότι η πυκνότητα υποδοχέα DA σε αρκετές περιοχές του εγκεφάλου των ατόμων με ΔΕΠΥ είναι χαμηλότερη από την κανονική. Οι πολυμορφισμοί των γονιδίων που κωδικοποιούν τους υποδοχείς DA D4 (DRD4), τους υποδοχείς DA D5 (DRD5) και τον μεταφορέα DA (DAT-1) έχουν επίσης αναφερθεί ότι προκαλούν μειωμένη λειτουργικότητα του ντοπαμινεργικού συστήματος (Sharma & Couture, 2014). Η βασική θεραπεία για τη ΔΕΠΥ είναι τα διεγερτικά φάρμακα (π.χ. μεθυλφαινιδάτη), τα οποία αυξάνουν τη συναπτική ντοπαμίνη μέσω άμεσου αποκλεισμού του μεταφορέα ντοπαμίνης (DAT). Αν και αυτοί οι φαρμακολογικοί παράγοντες είναι αποτελεσματικοί, συχνά συνδέονται με διάφορες παρενέργειες, συμπεριλαμβανομένων των κινδύνων για μελλοντικές διαταραχές χρήσης ουσιών σε άτομα με ΔΕΠΥ (Lai et al, 2018).

Η ακαδημαϊκή ανεπάρκεια είναι ένα κοινό χαρακτηριστικό των παιδιών με ΔΕΠΥ και είναι εμφανές από την προσχολική ηλικία έως την εφηβεία. Η ΔΕΠΥ σχετίζεται με χαμηλότερους βαθμούς και χαμηλότερες βαθμολογίες σε τυποποιημένες δοκιμασίες

ακαδημαϊκής ικανότητας και έχει προταθεί ότι τα συμπτώματα της απροσεξίας και των ελλειμμάτων μπορεί να διαδραματίσουν μεγαλύτερο ρόλο στα ελλείμματα της ακαδημαϊκής λειτουργίας σε σύγκριση με τα συμπτώματα της υπερδραστηριότητας. Τα παιδιά με ΔΕΠ-Υ είναι πιθανότερο να απαιτούν ειδική ακαδημαϊκή υποστήριξη, να επαναλάβουν ένα σχολικό έτος ή να εγκαταλείψουν το σχολείο με ελάχιστα ή καθόλου προσόντα. Η ικανότητα των παρεμβάσεων να στοχεύουν στην ακαδημαϊκή λειτουργία είναι επομένως πρωταρχικής σημασίας για την εξασφάλιση των καλύτερων μακροπρόθεσμων αποτελεσμάτων για τα παιδιά με ΔΕΠΥ (Tarver et al, 2014).

Το Εκπαιδευτικό Σύστημα και ο Ρόλος του Εκπαιδευτικού

Οι πρόσφατες εξελίξεις στον τομέα των νευροεπιστημών υπογραμμίζουν τις διασυνδέσεις μεταξύ συγκινησιακής φόρτισης του ατόμου, λήψης αποφάσεων από το άτομο και γενικότερα κοινωνικής λειτουργίας του ατόμου. Οι εξελίξεις αυτές έχουν τη δυνατότητα να φέρουν επανάσταση στην κατανόηση του ρόλου του εκπαιδευτικού στην διαπαιδαγώγηση. Συγκεκριμένα, τα νευροβιολογικά δεδομένα υποστηρίζουν ότι οι πτυχές της εκπαιδευτικής διαδικασίας που χρησιμοποιούνται πιο έντονα στο σχολικό περιβάλλον, δηλαδή η μάθηση, η προσοχή, η μνήμη, η λήψη αποφάσεων και η κοινωνική λειτουργία, επηρεάζονται τόσο σε βάθος όσο και σε έκταση από συναισθηματικές διαδικασίες. Σε αυτές συμπεριλαμβάνονται και αρχέγονες συναισθηματικές καταστάσεις που πυροδοτούνται από την ντοπαμίνη που αποτελεί το αντικείμενο της εργασίας. Συνολικά, ο όρος ομπρέλα συναισθηματική σκέψη έρχεται να περιγράψει όλο αυτό το σύνολο των διασυνδέσεων συναισθηματικών καταστάσεων με τις διανοητικές διεργασίες.

Όλα αυτά είναι θέματα μείζονος σημασίας για τους εκπαιδευτικούς που εργάζονται για την προετοιμασία ειδικευμένων, ενημερωμένων και ηθικών μαθητών που να μπορούν (με γνωστικό προφίλ υψηλού επιπέδου) να ανταποκριθούν αργότερα στις κοινωνικές, ηθικές και γνωστικές προκλήσεις του κόσμου ως πολίτες. Σύμφωνα με το Διαθεματικό Ενιαίο Πλαίσιο Προγραμμάτων Σπουδών (Δ.Ε.Π.Π.Σ.) και τα Αναλυτικά Προγράμματα Σπουδών (Α.Π.Σ.) υποχρεωτικής εκπαίδευσης του Παιδαγωγικού Ινστιτούτου, το σχολείο καλείται να συμβάλλει στην ολόπλευρη ανάπτυξη προσωπικοτήτων με στέρεες ηθικές αρχές και ισχυρή αυτοαντίληψη και να δώσει βαρύτητα στην ικανοποίηση του συνόλου των συναισθηματικών και κοινωνικών αναγκών και ενδιαφερόντων του μαθητή.

Οι δεξιότητες που αποτελούν αντικείμενο διδασκαλίας στα σχολεία, συμπεριλαμβανομένης της συλλογιστικής, της λήψης αποφάσεων και των διαδικασιών που σχετίζονται με τη γλώσσα, την ανάγνωση και τα μαθηματικά, δε λειτουργούν μόνο με αυστηρά λογικά κριτήρια. Δεν είναι εντελώς αποσπασμένα από το συναίσθημα και την υλική υπόσταση του ατόμου. Αντ΄αυτού, αυτά τα κορυφαία εξελικτικά επιτεύγματα βασίζονται σε μια μακρά ιστορία συναισθηματικών λειτουργιών, οι οποίες στηρίζονται στη βάση τους σε εντελώς ταπεινές ομοιοστατικές αρχές.

Για παράδειγμα, γιατί ένας μαθητής να επιχειρήσει να λύσει ένα περίπλοκο μαθηματικό πρόβλημα; Οι λόγοι μπορεί να κυμαίνονται από την εγγενή ανταμοιβή του να βρεθεί η λύση, που είναι σύμφυτη με την ψυχοσύνθεση του Homo sapiens, την αποκόμιση ενός υψηλού βαθμού, την αποφυγή ενδεχόμενης τιμωρίας, την επιθυμία να περάσει μελλοντικά στο πανεπιστήμιο, την επιθυμία να ευχαριστήσει τους γονείς του ή τον δάσκαλο. Στη βάση τους όλες αυτές οι αιτιολογίες εδράζονται στην πυροδότηση περίπλοκων νευρωνικών δικτύων του εγκεφάλου που σχετίζονται με την απελευθέρωση ντοπαμίνης και την ανταμοιβή. Όλοι αυτοί οι λόγοι έχουν ένα ισχυρό συναισθηματικό στοιχείο και αφορούν τόσο την ευχαρίστηση όσο και την επιβίωση μέσα σε ένα δεδομένο κοινωνικό περιβάλλον.

Μέσα από την οπτική γωνία των ιδεών που περιγράφηκαν προηγουμένως, και των σύγχρονων πειραματικών δεδομένων στη γενική βιολογία και στη νευροβιολογία τις τελευταίες δεκαετίες αναδύεται η άρρηκτη σχέση μεταξύ συγκίνησης και γνώσης.

Οι πτυχές της γνώσης που προσλαμβάνονται περισσότερο σοβαρά στην εκπαίδευση, (συμπεριλαμβανομένης της μάθησης, της προσοχής, της μνήμης, της λήψης αποφάσεων, των κινήτρων και της κοινωνικής λειτουργίας) πρέπει να αντιμετωπίζονται κάτω από ένα πολύ διαφορετικό φως. Όλες αυτές οι διεργασίες επηρεάζονται βαθιά από τον

συναισθηματικό κόσμο του ατόμου και στην ουσία εμπίπτουν στις διαδικασίες του συναισθήματος. Η συναισθηματική κατάσταση ενεργοποιεί μια αλυσίδα από φυσιολογικά συμβάντα που θα επιτρέψει σωματικές και διανοητικές αλλαγές και μεταπτώσεις. Αυτές οι διανοητικές αλλαγές που περιλαμβάνουν την εστίαση της προσοχής, την ανάκληση σχετικών αναμνήσεων, και την εκμάθηση των συσχετισμών μεταξύ των γεγονότων και των αποτελεσμάτων τους είναι μεταξύ άλλων οι διαδικασίες οι οποίες αφορούν περισσότερο την εκπαίδευση.

Κατά τη διδασκαλία των παιδιών, το επίκεντρο είναι συχνά οι λογικές συλλογιστικές δεξιότητες και οι πραγματικές γνώσεις που είναι οι πιο άμεσοι δείκτες της εκπαιδευτικής επιτυχίας. Υπάρχουν όμως δύο προβλήματα με αυτήν την προσέγγιση. Πρώτον, δεν μπορεί να συμβεί μάθηση σε έναν καθαρά ορθολογιστικό πλαίσιο, αποσπασμένο και διαζευγμένο από τη συγκίνηση, ακόμη και αν μερικές από τις γνώσεις μας τελικά θα αποσταχθούν σε μια μέτρια ορθολογική μορφή. Δεύτερον, στη διδασκαλία, οι μαθητές καλούνται να ελαχιστοποιήσουν τις συναισθηματικές πτυχές των προγραμμάτων σπουδών τους και να λειτουργήσουν με ένα όσο το δυνατόν περισσότερο ορθολογιστικό πνεύμα. Όμως, η γνώση και η συλλογιστική δεν είναι αποσπασμένες από συναισθηματικές συνέπειες και η μάθηση χωρίς νόημα και κίνητρο δεν έχουν μεγάλη χρησιμότητα και αντίκτυπο στον πραγματικό κόσμο. Η απλή γνώση δεν σημαίνει ότι απαραίτητα ένας μαθητής θα είναι σε θέση να την αξιοποιήσει επωφελώς εκτός σχολείου.

Ο ρόλος του εκπαιδευτικού είναι να κατευθύνει τους μαθητές με τέτοιο τρόπο ώστε να μπορούν να αξιοποιήσουν τις δεξιότητες και τη γνώση που απέκτησαν στο σχολικό περιβάλλον και επομένως να είναι χρήσιμες και εκτός του δομημένου πλαισίου ενός σχολείου ή ενός εργαστήριου. Αυτή η προσέγγιση εδράζεται στο συναίσθημα και τη

συναισθηματική σκέψη, τη φυσιολογία του συναισθήματος, στα κίνητρα και την ανταμοιβή στην οποία η ντοπαμίνη διαδραματίζει κομβικό ρόλο. Επομένως, αυτή η διαδικασία έχει τεράστιες επιπτώσεις στον τρόπο που μαθαίνουμε και στον τρόπο με τον οποίο εδραιώνουμε την πρόσβαση στη γνώση. Όσο περισσότεροι εκπαιδευτικοί καταλαβαίνουν τη φύση της σχέσης μεταξύ συναισθημάτων και γνώσης, τόσο καλύτερα μπορούν να αξιοποιήσουν αυτή τη σχέση στο σχεδιασμό του μαθησιακού περιβάλλοντος. Όταν οι εκπαιδευτικοί αποτυγχάνουν να εκτιμήσουν τη σημασία των συναισθημάτων των μαθητών, αδυνατούν να εκτιμήσουν μια κρίσιμη δύναμη για την εμπέδωση της μάθησης στους μαθητές. Κάποιος θα μπορούσε να υποστηρίξει, ότι στην πραγματικότητα σε αυτήν την περίπτωση ο εκπαιδευτικός αποτυγχάνει να εκτιμήσει το λόγο ακριβώς που οι μαθητές μαθαίνουν κατά την εκπαιδευτική διαδικασία.

Καθολικό σχέδιο μάθησης. Η επιτυχημένη εκπαιδευτική διαδικασία ίσως έγκειται στην ευαισθητοποίηση των εκπαιδευτικών όσον αφορά στις ατομικές διαφορές των μαθητών. Στόχος θα πρέπει να είναι η κατανόηση της διαφορετικότητας των μαθητών, που μπορεί να επιτευχθεί, μεταξύ άλλων, από τη μελέτη νευροεπιστημονικών ερευνών, καθώς ανασχηματίζουν την επικρατούσα άποψη για τις ατομικές διαφορές και ενισχύουν την αλληλεπίδραση εκπαίδευσης και επιστημών. Η χρήση νέων τεχνολογιών δίνει τη δυνατότητα εξατομίκευσης της διδασκαλίας και ενισχύει τη μαθησιακή διαδικασία.

Μεταξύ άλλων, η νευροεπιστημονική έρευνα έχει καταδείξει τη σημασία των συναισθημάτων και το ρόλο που παίζουν στη μάθηση. Τα θετικά συναισθήματα συνδέονται με την έκκριση ενδορφινών και την ενεργοποίηση του μετωπιαίου λοβού, γεγονός που βελτιώνει την απομνημόνευση και προκαλεί ευφορία. Αντιθέτως, τα αρνητικά συναισθήματα συνδέονται με την έκκριση κορτιζόλης, αυξάνοντας το άγχος και επιδεινώνοντας την επεξεργασία των πληροφοριών.

Οι παραπάνω πληροφορίες κατέδειξαν την ανάγκη για την ανάπτυξη εκπαιδευτικών μοντέλων που ακολουθούν συγκεκριμένες γραμμές με κεντρικό στοιχείο τις ατομικές διαφορές των μαθητών. Το αναλυτικό πρόγραμμα πρέπει να έχει ουσιαστικούς στόχους, να είναι συντονισμένο με την ύλη αλλά και με τη μαθησιακή εμπειρία, να είναι εστιασμένο στην κατανόησή του από τους μαθητές και να είναι δελεαστικό και πρωτότυπο, ώστε να διατηρεί την προσοχή των μαθητών (Sousa & Tomlinson, 2011).

Βάσει του καθολικού σχεδίου μάθησης, το περιεχόμενο πρέπει να διατίθεται σε διάφορες πηγές πληροφοριών όπως βίντεο, άρθρα, βιβλία κ.α. και να περιλαμβάνει παραδείγματα βγαλμένα από την καθημερινότητα, ώστε να κατανοείται ευκολότερα από τους μαθητές. Δίνεται βάρος στις νέες τεχνολογίες και στη δημιουργία ομάδων μαθητών για τη μελέτη των μαθημάτων. Πλέον, η διαπολιτισμικότητα στη σχολική τάξη επιτάσσει τη διαμόρφωση εκπαιδευτικού περιεχομένου με διάφορα πολιτισμικά στοιχεία.

Θεμελιώδη σημεία στο πρόγραμμα του καθολικού σχεδίου είναι η ευκαιρία εφαρμογής της γνώσης από τους μαθητές, η παροχή διαφορετικών μοντέλων μάθησης, ώστε όλοι οι μαθητές να λαμβάνουν τη γνώση με τον βέλτιστο τρόπο και η δόμηση ευκαιριών ανταλλαγής ιδεών, τόσο μεταξύ εκπαιδευτικού-μαθητή αλλά και μεταξύ των μαθητών. Σημαντικό να χρησιμοποιούνται τοπικά θέματα και πληροφορίες, για να είναι οικεία στους μαθητές και να υποστηρίζονται διάφορες δραστηριότητες εξερεύνησης των θεμάτων από τους ίδιους τους μαθητές, για παράδειγμα η οργάνωση παρουσιάσεων συγκεκριμένων θεμάτων από ομάδες μαθητών. Άλλωστε, οι ψυχολογικές έρευνες έχουν δείξει ότι αν μία δραστηριότητα κεντρίζει το ενδιαφέρον του ατόμου, τότε το άτομο θα έχει αυξημένη προσοχή και επιμονή, με αποτέλεσμα περισσότερες πιθανότητες ανταμοιβής.

Επιπροσθέτως, είναι κυρίαρχης σημασίας για τους εκπαιδευτικούς να κατανοήσουν ότι πλέον κυριαρχούν θεωρίες πολλαπλών τύπων νοημοσύνης και έχουμε απομακρυνθεί από την έννοια της νοημοσύνης, ως αποκλειστικά την έννοια της επιτυχίας σε εκπαιδευτικό πλαίσιο. Αρχικά, υπάρχει η λεκτική νοημοσύνη, όπου ο μαθητής αρέσκεται στο διάβασμα και τις ξένες γλώσσες και το δυνατό του σημείο είναι η λεκτική επικοινωνία, το πλούσιο λεξιλόγιο και η δυνατότητα δημιουργικής γραφής. Μαθητές με χωρική νοημοσύνη έχουν κλίση σε κατασκευές και σχέδια, έχουν καλή γνώση του χώρου, αριστεύουν σε καλλιτεχνικές και χειρονακτικές εργασίες και χρησιμοποιούν την οπτικοποίηση κατά τη μάθηση. Οι λογικομαθηματικοί μαθητές έχουν ιδιαίτερη ικανότητα στην επίλυση προβλημάτων, στην παραγωγή λογικών επιχειρημάτων, στη γενίκευση, σε ταχύτατους συλλογισμούς και χαρακτηρίζονται από εξαιρετική μνημονική ικανότητα. Άτομα με σωματική-κιναισθητική νοημοσύνη έχουν ταλέντο στα αθλήματα και παρουσιάζουν εξαιρετικές ικανότητες ενώ εκείνα με μουσική νοημοσύνη έχουν καλή αντίληψη του ρυθμού και της μελωδίας και έχουν τη δυνατότητα να τα παράγουν με μεγάλη επιτυχία. Τέλος, η ενδοπροσωπική νοημοσύνη χαρακτηρίζει τα άτομα που αναπτύσσουν πρωτοβουλίες, έχουν αναπτυγμένη ικανότητα αυτοαξιολόγησης, αυτοσαρκασμό και αυτοπεποίθηση, ενώ τα άτομα με διαπροσωπική νοημοσύνη έχουν ικανότητες διαχείρισης και διοίκησης, εκδηλώνουν αρχηγικές και οργανωτικές ικανότητες, έχουν αυξημένη ενσυναίσθηση και κοινωνικές ανησυχίες (McKenzie, 2005).

Η συνειδητοποίηση ότι υπάρχουν πολλές μορφές νοημοσύνης και διαφορετικά μαθησιακά στυλ έχει οδηγήσει στην ανάπτυξη προγραμμάτων βασισμένα στον εγκέφαλο (Brain based). Ορισμένες από τις ιδέες που προωθούνται από αυτά τα προγράμματα έχουν ενταχθεί στην εκπαιδευτική κουλτούρα των μαθηματικών, όπως το εμπορικό πρόγραμμα «Brain Gym». Αυτό το πρόγραμμα προωθεί την ιδέα ότι οι νευρικοί μηχανισμοί μπορούν να επηρεαστούν από ειδικές σωματικές ασκήσεις και υπάρχει μια

έμφαση στην ισορροπία μεταξύ του αριστερού και του δεξιού τμήματος του εγκεφάλου. Επίσης, οι προτιμήσεις για το στυλ μάθησης έχουν οδηγήσει σε ανάπτυξη προγραμμάτων, όπου οι μαθητές μπορούν να διαχωριστούν με βάση τον τύπο του μαθησιακού τους στυλ (Visual, Auditory ή Kinetic - VAK). Ορισμένοι πιστεύουν ότι η παρουσίαση υλικού με τρόπο που ταιριάζει με τον προτιμώμενο τρόπο μάθησης ενός ατόμου μπορεί να βελτιώσει τη μάθησή του. Μια τέτοια προσέγγιση μπορεί να δημιουργήσει ενδιαφέρον στον εκπαιδευόμενο και να υποστηρίξει τις μαθησιακές διεργασίες του με πολλούς διαφορετικούς τρόπους, αλλά η υπάρχουσα έρευνα δεν υποστηρίζει την επισήμανση των παιδιών από την άποψη ενός συγκεκριμένου τρόπου μάθησης (Howard-Jones, 2007).

Συζήτηση

Η ντοπαμίνη είναι ένας θεμελιώδης νευροδιαβιβαστής για τη λειτουργία των οργανισμών. Η παρούσα εργασία έριξε φως στο ρόλο που διαδραματίζει η ντοπαμίνη, τόσο στη μαθησιακή διαδικασία αυτή καθ' αυτή αλλά και στο συναισθηματικό κομμάτι της μάθησης. Η σημασία της ντοπαμίνης στη μάθηση φαίνεται και από τις διαταραχές της ντοπαμίνης και των προεκτάσεων που έχει στην εκπαίδευση.

Σε γενικότερο πλαίσιο, τα καινοφανή νευροβιολογικά στοιχεία σχετικά με το θεμελιώδη ρόλο του συναισθήματος στη γνώση έχουν ιδιαίτερη δυναμική και μπορεί να προκαλέσουν σημαντικές καινοτομίες στην επιστήμη της μάθησης και της πρακτική της διδασκαλίας. Οι νευροεπιστήμες έχουν προσφέρει ανεκτίμητα δεδομένα, που έχουν οδηγήσει στην καλύτερη κατανόηση του τρόπου λειτουργίας του εγκεφάλου, κατά τη μαθησιακή διαδικασία. Η ανάπτυξη εκπαιδευτικών προγραμμάτων, που βασίζονται σε νευροεπιστημονικές μελέτες, και συγκεκριμένα στη συναισθηματική νευροεπιστήμη, έχουν αρχίσει να αναδύονται και να λειτουργούν με επιτυχία. Η στροφή στις ατομικές διαφορές καταδεικνύει την ανάγκη αλλαγής του εκπαιδευτικού συστήματος.

Είμαστε ακόμα σε πρώιμο στάδιο όσον αφορά στη μεταφορά των δεδομένων της έρευνας του εγκεφάλου στην παιδαγωγική. Τα περισσότερα από αυτά που γνωρίζουμε για τον εγκέφαλο προέρχονται από τον επιστημονικό πειραματισμό, σε περιβάλλοντα που μπορεί να διαφέρουν από τα καθημερινά μαθησιακά πλαίσια. Φαίνεται λοιπόν πως απαιτείται ιδιαίτερη προσοχή κατά την προσπάθεια μεταφοράς εννοιών μεταξύ νευροεπιστήμης και εκπαίδευσης. Οι προσπάθειες αυτές πρέπει να είναι καλά ενημερωμένες, με εμπειρογνωμοσύνη και από τους δύο τομείς. Η σημασία σύνδεσης της εκπαίδευσης και των νευροεπιστημών φαίνεται από τον συνεχώς αυξανόμενο αριθμό ερευνών και στους δύο τομείς, που, μαζί με τις σχετικές ψυχολογικές έρευνες, πρέπει να

μελετηθούν προσεκτικά. Στο μέλλον, η νευροεπιστήμη, υπόσχεται να επηρεάσει θετικά την πολιτική, την πρακτική και την εμπειρία της εκπαίδευσης σε μια σειρά από σημαντικούς τομείς, αλλά η πλήρης και επιτυχής υλοποίηση της υπόσχεσης απαιτεί προσεκτικό εκπαιδευτικό και επιστημονικό έλεγχο σε όλα τα στάδια.

Βιβλιογραφία

American Psychiatric Association (Eds.). (2013). *Diagnostic and statistical manual of mental disorders: DSM-5* (5th ed). Washington, D.C: American Psychiatric Association.

Badrinarayan, A., Wescott, S. A., Vander Weele, C. M., Saunders, B. T., Couturier, B. E., Maren, S., & Aragona, B. J. (2012). Aversive stimuli differentially modulate real-time dopamine transmission dynamics within the nucleus accumbens core and shell. *Journal of Neuroscience*, *32*(45), 15779–15790. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3557-12.2012

Barron, A. B., Hebets, E. A., Cleland, T. A., Fitzpatrick, C. L., Hauber, M. E., & Stevens, J. R. (2015). Embracing multiple definitions of learning. *Trends in Neurosciences*, *38*(7), 405–407. https://doi.org/10.1016/j.tins.2015.04.008

Barron, A. B., Søvik, E., & Cornish, J. L. (2010). The roles of dopamine and related compounds in reward-seeking behavior across animal phyla. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *4*. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2010.00163

Beeler, J. A., Frank, M. J., McDaid, J., Alexander, E., Turkson, S., Sol Bernandez, M., … Zhuang, X. (2012). A role for dopamine-mediated learning in the pathophysiology and treatment of Parkinson's disease. *Cell Reports*, *2*(6), 1747–1761. https://doi.org/10.1016/j.celrep.2012.11.014

Beeler, J. A., Daw, N. D., Frazier, C. R. M., & Zhuang, X. (2010). Tonic dopamine modulates exploitation of reward learning. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *4*. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2010.00170

Belujon, P., & Grace, A. A. (2017). Dopamine system dysregulation in major depressive disorders. *International Journal of Neuropsychopharmacology*, *20*(12), 1036–1046. https://doi.org/10.1093/ijnp/pyx056

Berridge, K. C., & Kringelbach, M. L. (2008). Affective neuroscience of pleasure: Reward in humans and animals. *Psychopharmacology*, *199*(3), 457–480. https://doi.org/10.1007/s00213-008-1099-6

Berridge, K. C., Robinson, T. E., & Aldridge, J. W. (2009). Dissecting components of reward: 'Liking', 'wanting', and learning. *Current Opinion in Pharmacology*, *9*(1), 65–73. https://doi.org/10.1016/j.coph.2008.12.014

Björklund, A., & Dunnett, S. B. (2007). Dopamine neuron systems in the brain: An update. *Trends in Neurosciences*, *30*(5), 194–202. https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.03.006

Blaiss, C. A., & Janak, P. H. (2009). The nucleus accumbens core and shell are critical for the expression, but not the consolidation, of Pavlovian conditioned approach. *Behavioural Brain Research*, *200*(1), 22–32. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.12.024

Blakemore, S.-J., & Frith, U. (2005). *The learning brain: Lessons for education*. Malden, MA, USA: Blackwell.

Breedlove, S. M., Watson, N. V., & Rosenzweig, M. R. (2010). *Biological psychology: An introduction to behavioral, cognitive, and clinical neuroscience*. Sunderland, MA, US: Sinauer Associates.

Brembs, B. (2002). Operant reward learning in Aplysia: Neuronal correlates and mechanisms. *Science*, *296*(5573), 1706–1709. https://doi.org/10.1126/science.1069434

Burchett, S. A., & Hicks, T. P. (2006). The mysterious trace amines: Protean neuromodulators of synaptic transmission in mammalian brain. *Progress in Neurobiology*, *79*(5–6), 223–246. https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2006.07.003

Cachope, R., Mateo, Y., Mathur, B. N., Irving, J., Wang, H.-L., Morales, M., … Cheer, J. F. (2012). Selective activation of cholinergic interneurons enhances accumbal phasic dopamine release: Setting the tone for reward processing. *Cell Reports*, *2*(1), 33–41. https://doi.org/10.1016/j.celrep.2012.05.011

Carlezon, W. A., & Chartoff, E. H. (2007). Intracranial self-stimulation (ICSS) in rodents to study the neurobiology of motivation. *Nature Protocols*, *2*(11), 2987–2995. https://doi.org/10.1038/nprot.2007.441

Cassaday, H. J., Horsley, R. R., & Norman, C. (2005). Electrolytic lesions to nucleus accumbens core and shell have dissociable effects on conditioning to discrete and contextual cues in aversive and appetitive procedures respectively. *Behavioural Brain Research*, *160*(2), 222–235. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.12.012

Celeghin, A., Diano, M., Bagnis, A., Viola, M., & Tamietto, M. (2017). Basic emotions in human neuroscience: Neuroimaging and beyond. *Frontiers in Psychology*, *8*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.01432

Cohen, J. Y. (2015). Dopamine and serotonin signals for reward across time scales. *Science*, *350*(6256), 47.2-48. https://doi.org/10.1126/science.aad3003

Dalley, J. W., & Everitt, B. J. (2009). Dopamine receptors in the learning, memory and drug reward circuitry. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, *20*(4), 403–410. https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2009.01.002

Damasio, A. (2001). Fundamental feelings. *Nature*, *413*(6858), 781–781. https://doi.org/10.1038/35101669

Darvas, M., Fadok, J. P., & Palmiter, R. D. (2011). Requirement of dopamine signaling in the amygdala and striatum for learning and maintenance of a conditioned avoidance response. *Learning & Memory*, *18*(3), 136–143. https://doi.org/10.1101/lm.2041211

Day, J. J., Roitman, M. F., Wightman, R. M., & Carelli, R. M. (2007). Associative learning mediates dynamic shifts in dopamine signaling in the nucleus accumbens. *Nature Neuroscience*, *10*(8), 1020–1028. https://doi.org/10.1038/nn1923

Dayan, P., & Balleine, B. W. (2002). Reward, motivation, and reinforcement learning. *Neuron*, *36*(2), 285–298.

Deserno, L., Boehme, R., Heinz, A., & Schlagenhauf, F. (2013). Reinforcement learning and dopamine in schizophrenia: Dimensions of symptoms or specific features of a disease group? *Frontiers in Psychiatry*, *4*. https://doi.org/10.3389/fpsyt.2013.00172

Domjan, M., & Burkhard, B. (1986). *The principles of learning & behavior*. Retrieved from http://archive.org/details/principlesoflear00domj

Dukas, R., & Ratcliffe, J. M. (2009). *Cognitive ecology II*. University of Chicago Press.

Düzel, E., Bunzeck, N., Guitart-Masip, M., Wittmann, B., Schott, B. H., & Tobler, P. N. (2009). Functional imaging of the human dopaminergic midbrain. *Trends in Neurosciences*, *32*(6), 321–328. https://doi.org/10.1016/j.tins.2009.02.005

Elsabbagh, M., Divan, G., Koh, Y.-J., Kim, Y. S., Kauchali, S., Marcín, C., … Fombonne, E. (2012). Global prevalence of autism and other pervasive developmental disorders: Global epidemiology of autism. *Autism Research*, *5*(3), 160–179. https://doi.org/10.1002/aur.239

Emanuele, E. (2015). Does reverse transport of dopamine play a role in autism? *EBioMedicine*, *2*(2), 98–99. https://doi.org/10.1016/j.ebiom.2015.01.012

FitzGerald, T. H. B., Dolan, R. J., & Friston, K. (2015). Dopamine, reward learning, and active inference. *Frontiers in Computational Neuroscience*, *9*. https://doi.org/10.3389/fncom.2015.00136

Gogtay, N., & Thompson, P. M. (2010). Mapping gray matter development: Implications for typical development and vulnerability to psychopathology. *Brain and Cognition*, *72*(1), 6–15. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2009.08.009

Gradin, V. B., Kumar, P., Waiter, G., Ahearn, T., Stickle, C., Milders, M., … Steele, J. D. (2011). Expected value and prediction error abnormalities in depression and schizophrenia. *Brain*, *134*(6), 1751–1764. https://doi.org/10.1093/brain/awr059

Granado, N., Ortiz, O., Suarez, L. M., Martin, E. D., Cena, V., Solis, J. M., & Moratalla, R. (2008). D1 but not D5 dopamine receptors are critical for LTP, spatial learning, and LTP-induced arc and zif268 expression in the hippocampus. *Cerebral Cortex*, *18*(1), 1–12. https://doi.org/10.1093/cercor/bhm026

Harley, C. W. (2004). Norepinephrine and Dopamine as Learning Signals. *Neural plasticity*, *11*(3–4), 191–204. https://doi.org/10.1155/NP.2004.191

Harms, M. B., Shannon Bowen, K. E., Hanson, J. L., & Pollak, S. D. (2018). Instrumental learning and cognitive flexibility processes are impaired in children exposed to early life stress. *Developmental Science*, *21*(4), e12596. https://doi.org/10.1111/desc.12596

Holtzman-Assif, O., Laurent, V., & Westbrook, R. F. (2010). Blockade of dopamine activity in the nucleus accumbens impairs learning extinction of conditioned fear. *Learning & Memory*, *17*(2), 71–75. https://doi.org/10.1101/lm.1668310

Jocham, G., Klein, T. A., & Ullsperger, M. (2011). Dopamine-mediated reinforcement learning signals in the striatum and ventromedial prefrontal cortex underlie value-based choices. *Journal of Neuroscience*, *31*(5), 1606–1613. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3904-10.2011

Knutson, B., & Gibbs, S. E. B. (2007). Linking nucleus accumbens dopamine and blood oxygenation. *Psychopharmacology*, *191*(3), 813–822. https://doi.org/10.1007/s00213-006-0686-7

Korte, M. (2013). Cellular Correlates of Learning and Memory. In C. G. Galizia & P.-M. Lledo (Eds.), *Neurosciences - from molecule to behavior: A university textbook* (pp. 577–608). https://doi.org/10.1007/978-3-642-10769-6_26

Lai, T. K. Y., Su, P., Zhang, H., & Liu, F. (2018). Development of a peptide targeting dopamine transporter to improve ADHD-like deficits. *Molecular Brain*, *11*(1). https://doi.org/10.1186/s13041-018-0409-0

Mareschal, D., Butterworth, B., & Tolmie, A. (Eds.). (2013). *Educational neuroscience*. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, Inc.

McKenzie, W. (2005). *Multiple intelligences and instructional technology* (2nd ed). Eugene, Or: International Society for Technology in Education.

Menon, M., Jensen, J., Vitcu, I., Graff-Guerrero, A., Crawley, A., Smith, M. A., & Kapur, S. (2007). Temporal difference modeling of the blood-oxygen level dependent response during aversive conditioning in humans: Effects of dopaminergic modulation. *Biological Psychiatry*, *62*(7), 765–772. https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2006.10.020

Mura, A., & Feldon, J. (2003). Spatial learning in rats is impaired after degeneration of the nigrostriatal dopaminergic system. *Movement Disorders*, *18*(8), 860–871. https://doi.org/10.1002/mds.10472

Nicola, S. M. (2007). The nucleus accumbens as part of a basal ganglia action selection circuit. *Psychopharmacology*, *191*(3), 521–550. https://doi.org/10.1007/s00213-006-0510-4

Oleson, E. B., & Cheer, J. F. (2012). A brain on cannabinoids: The role of dopamine release in reward seeking. *Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine*, *2*(8), a012229–a012229. https://doi.org/10.1101/cshperspect.a012229

Oleson, Erik B., & Cheer, J. F. (2013). On the role of subsecond dopamine release in conditioned avoidance. *Frontiers in Neuroscience*, *7*. https://doi.org/10.3389/fnins.2013.00096

Owesson-White, C., Belle, A. M., Herr, N. R., Peele, J. L., Gowrishankar, P., Carelli, R. M., & Wightman, R. M. (2016). Cue-evoked dopamine release rapidly modulates D2 neurons in the nucleus accumbens during motivated behavior. *The Journal of Neuroscience*, *36*(22), 6011–6021. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0393-16.2016

Pan, W.-X. (2005). Dopamine cells respond to predicted events during classical conditioning: Evidence for eligibility traces in the reward-learning network. *Journal of Neuroscience*, *25*(26), 6235–6242. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1478-05.2005

Pavăl, D. (2017). A dopamine hypothesis of autism spectrum disorder. *Developmental Neuroscience*, *39*(5), 355–360. https://doi.org/10.1159/000478725

Puig, M. V., Antzoulatos, E. G., & Miller, E. K. (2014). Prefrontal dopamine in associative learning and memory. *Neuroscience*, *282*, 217–229. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.09.026

Reyes, F. D. (2005). Reinforcement in an in vitro analog of appetitive classical conditioning of feeding behavior in Aplysia: Blockade by a dopamine antagonist. *Learning & Memory*, *12*(3), 216–220. https://doi.org/10.1101/lm.92905

Roitman, M. F., Wheeler, R. A., Wightman, R. M., & Carelli, R. M. (2008). Real-time chemical responses in the nucleus accumbens differentiate rewarding and aversive stimuli. *Nature Neuroscience*, *11*(12), 1376–1377. https://doi.org/10.1038/nn.2219

Saddoris, M. P., Cacciapaglia, F., Wightman, R. M., & Carelli, R. M. (2015). Differential dopamine release dynamics in the nucleus accumbens core and shell reveal complementary signals for error prediction and incentive motivation. *The Journal of Neuroscience*, *35*(33), 11572–11582. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2344-15.2015

Saddoris, M. P., Sugam, J. A., Cacciapaglia, F., & Carelli, R. M. (2013). Rapid dopamine dynamics in the accumbens core and shell: learning and action. *Frontiers in Bioscience (Elite Edition)*, *5*, 273–288.

Salamone, J. D., Correa, M., Nunes, E. J., Randall, P. A., & Pardo, M. (2012). The behavioral pharmacology of effort-related choice behavior: Dopamine, adenosine and beyond. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *97*(1), 125–146. https://doi.org/10.1901/jeab.2012.97-125

Schott, B. H., Minuzzi, L., Krebs, R. M., Elmenhorst, D., Lang, M., Winz, O. H., … Bauer, A. (2008). Mesolimbic functional magnetic resonance imaging activations during reward anticipation correlate with reward-related ventral striatal dopamine

release. *Journal of Neuroscience*, *28*(52), 14311–14319. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2058-08.2008

Seeman, M. V., & Seeman, P. (2014). Is schizophrenia a dopamine supersensitivity psychotic reaction? *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, *48*, 155–160. https://doi.org/10.1016/j.pnpbp.2013.10.003

Shaikh, A. G. (2017). Tremor analysis separates Parkinson's disease and dopamine receptor blockers induced parkinsonism. *Neurological Sciences*, *38*(5), 855–863. https://doi.org/10.1007/s10072-017-2852-6

Sharma, A., & Couture, J. (2014). A review of the pathophysiology, etiology, and treatment of attention-deficit hyperactivity disorder (ADHD). *Annals of Pharmacotherapy*, *48*(2), 209–225. https://doi.org/10.1177/1060028013510699

Sousa, D. A., & Tomlinson, C. A. (2011). *Differentiation and the brain: How neuroscience supports the learner-friendly classroom*. Bloomington, IN: Solution Tree Press.

Stefani, M. R. (2006). Rule learning and reward contingency are associated with dissociable patterns of dopamine activation in the rat prefrontal cortex, nucleus accumbens, and dorsal striatum. *Journal of Neuroscience*, *26*(34), 8810–8818. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1656-06.2006

Surmeier, D. J. (2007). Dopamine and working memory mechanisms in prefrontal cortex. *The Journal of Physiology*, *581*(3), 885–885. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2007.134502

Tarver, J., Daley, D., & Sayal, K. (2014). Attention-deficit hyperactivity disorder (ADHD): An updated review of the essential facts. *Child: Care, Health and Development*, *40*(6), 762–774. https://doi.org/10.1111/cch.12139

Théodoridou, Z. D., & Triarhou, L. C. (2009). Fin-de-siècle advances in neuroeducation: Henry Herbert Donaldson and Reuben Post Halleck. *Mind, Brain, and Education*, *3*(2), 119–129. https://doi.org/10.1111/j.1751-228X.2009.01062.x

Τριάρχου, Λ. 2015. *Νευροβιολογικές βάσεις στην εκπαίδευση*. Αθήνα:Σύνδεσμος Ελληνικών Ακαδημαϊκών Βιβλιοθηκών. Retrieved from https://repository.kallipos.gr/handle/11419/5167

van der Schaaf, M. E., van Schouwenburg, M. R., Geurts, D. E. M., Schellekens, A. F. A., Buitelaar, J. K., Verkes, R. J., & Cools, R. (2014). Establishing the dopamine dependency of human striatal signals during reward and punishment reversal learning. *Cerebral Cortex*, *24*(3), 633–642. https://doi.org/10.1093/cercor/bhs344

van der Voet, M., Harich, B., Franke, B., & Schenck, A. (2016). ADHD-associated dopamine transporter, latrophilin and neurofibromin share a dopamine-related locomotor signature in Drosophila. *Molecular Psychiatry*, *21*(4), 565–573. https://doi.org/10.1038/mp.2015.55

Volkow, N. D., Wise, R. A., & Baler, R. (2017). The dopamine motive system: Implications for drug and food addiction. *Nature Reviews Neuroscience*, *18*(12), 741–752. https://doi.org/10.1038/nrn.2017.130

Waltz, J. A., Schweitzer, J. B., Gold, J. M., Kurup, P. K., Ross, T. J., Jo Salmeron, B., … Stein, E. A. (2009). Patients with schizophrenia have a reduced neural response to

both unpredictable and predictable primary reinforcers. *Neuropsychopharmacology*, *34*(6), 1567–1577. https://doi.org/10.1038/npp.2008.214

Wassum, K. M., Ostlund, S. B., Balleine, B. W., & Maidment, N. T. (2011). Differential dependence of Pavlovian incentive motivation and instrumental incentive learning processes on dopamine signaling. *Learning & Memory*, *18*(7), 475–483. https://doi.org/10.1101/lm.2229311

Watson, K. K., & Platt, M. L. (2008). Neuroethology of reward and decision making. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *363*(1511), 3825–3835. https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0159

Wise, R. A. (2004). Dopamine, learning and motivation. *Nature Reviews Neuroscience*, *5*(6), 483–494. https://doi.org/10.1038/nrn1406

Wise, R. A. (2006). Role of brain dopamine in food reward and reinforcement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *361*(1471), 1149–1158. https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1854

Wright, P., Stern, J., & Phelan, M. (2012). *Core psychiatry*. Edinburgh: Elsevier.

Yawata, S., Yamaguchi, T., Danjo, T., Hikida, T., & Nakanishi, S. (2012). Pathway-specific control of reward learning and its flexibility via selective dopamine receptors in the nucleus accumbens. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(31), 12764–12769. https://doi.org/10.1073/pnas.1210797109

Yin, H. H., Ostlund, S. B., & Balleine, B. W. (2008). Reward-guided learning beyond dopamine in the nucleus accumbens: The integrative functions of cortico-basal

ganglia networks. *European Journal of Neuroscience*, *28*(8), 1437–1448. https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06422.x

Zald, D. H. (2004). Dopamine transmission in the human striatum during monetary reward tasks. *Journal of Neuroscience*, *24*(17), 4105–4112. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4643-03.2004