OSOPHICAL TRA[redacted]SACTIONS OF THE ROY[redacted] SOCIETY

Phil. Trans. R. Soc. B (2008) **363**, 3787 3800
:10.1098/ .2008.0161
Published online 1 O r 2008

The role of [redacted] av[redacted]

Mauricio R. Delgado[1], **Jia**[redacted]

[1]*Department of Psych*[redacted]
[2]*Department of Psychology,* [redacted]
New[redacted]

N r f -r r r r (PE). W r r r. T [redacted]

Keywords: r ; r ; ; r [redacted]

1. INTRODUCTION

T r N r , r (G r & R (2004), C r r *et al.* (2005) S *et al.* (2006)). O r , (M & B 2002; K *et al.* r). T , r , C r , A , N r (PE). I r , r . T N r (T *et al.* 2007), (D M r *et al.* 2006) (B r r *et al.*

2008). T , [redacted] L D 1995). I [redacted] (,CS) [redacted] , US). A [redacted] . T [redacted] . S , PE P . T r , . T F , - . O PE - r (S & D 2000). H r ,

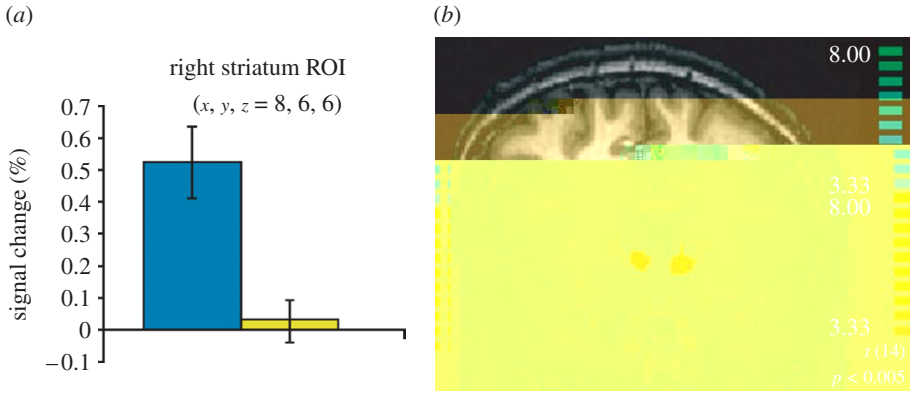
*A r r : D r P -, N r U r , 6 W P r 863, N r , N 10003, USA (@).

O r 10 T I N r '.

. W PE
(S *et al.*) ( )
,
(P *et al.* 2004).

(a) *Amygdala contributions to affective learning*

I , (CS), (US). A ,
(, CR). S ,
(L D 2000; M 2001).
U . A . T
(LA) CS
US (R *et al.* 1993). L LA
CS US , (W *et al.*
1999; D *et al.* 2006). T LA
(CE) (P *et al.* 1995;
P *et al.* 1997).



F 1. (*a*,*b*) S D *et al.* (2008). ROI, (H *et al.* 2000). T (. O'D 2004; V *et al.* 2004; D 2007) (. J *et al.* 1999; *et al.* 2005, 2006). T (B & D 1998). S PE , I . W . I , (CS+,) (CS−,). A (S & D 2000), A , (H & F 1997). I DA (Hr & P 1998). F , DA , (US), (CS) (I *et al.* 2000). C , . F , CS- (P *et al.* 2000; C *et al.* 2002). S , , (E *et al.* 1991). C - (. A *et al.* 1991; R *et al.* 2003). S , CS (S *et al.* 2003). M , (L & G 2007).

( ) *Appetitive conditioning in the striatum*

N S *et al.* (1997). A , (DA) - (US). A (CS), DA CS, . T DA (T *et al.* 2005) (F *et al.* 2003) . A , DA . T (. B & G 2005) . R , PE ', . C , (. O'D *et al.* 2001; P *et al.* 2002; G *et al.* 2003) (. D *et al.* 2000; K *et al.* 2001*b*; K *et al.* 2003) . F , (.), ($4.00) - CS (D *et al.* 2008; 1). T

(ROI) ROI (O'D et al. 2001). I , (S & B 1998). A , , . W (O'D 2004), (E et al. 2004; O'D 2004; F et al. 2004), (D et al. 2005).

( ) *Temporal difference learning in the striatum*

C . T PE . T (R & W 1972). B , (TD) (S & B 1990) (M et al. 1996; S et al. 1997).

T PE , . S , PE , PE . W , PE . T . I PE (. . -) . , TD , PE ( ). H , PE , PE . S TD PE (. M C et al. 2003; O'D et al. 2003; S et al. 2007; T et al. 2007). T - - (BOLD) , (O'D et al. 2003) (M C et al. 2003) PE .

I , (, NA) (. . ,) (. ,). PE (O'D 2004). I , PE (S et al. 2007), (H et al. 2008). F , PE (B & O'D 2007), (K -C et al. 2005).

A DA PE , (fMRI) . T , BOLD (L et al. 2001). N , fMRI fMRI PE (D'A et al. 2008). T BOLD PE . I , , PE .

( ) *Aversive processing and the striatum*

E (, S (1994), H (2000), D C (2002), W & S (2003), P & F (2004), M N & W (2006) S et al. (2007)). A , , DA . I , DA , , , (M & S 1996; U et al. 2004). H , DA NA , , , , (R et al. 1987; A et al. 1989; M C & S 1992; K & D 1995; T & M 1996; 2004), CS (et al. 1993, 1998; S & M 1995*b*; W 1997; M et al. 2000; P et al. 2001, 2002; J et al. 2004; & 2004). DA

NA (C *et al.* 1974; N *et al.* 1974; J *et al.* 1977; S & C 1985; W *et al.* 1990; M C *et al.* 1993; L *et al.* 2004). T DA DA , DA . I , - DA (M *et al.* 1980; & H 1990; F & T 2007; G & F 2007).

L NA NA (R *et al.* 1997; W *et al.* 1997; H & W 1999; P *et al.* 1999; L *et al.* 2002; J -R *et al.* 2003; S & S 2003; J *et al.* 2004). T NA , - . A , (& H 1990; D & C 1992; & B 1992; J -R *et al.* 1993; K *et al.* 1997; P *et al.* 1999, 2000; P *et al.* 2001, 2002; P & F 2004).

I . S , (W & M 1969; A & D 1973; W 1974; P -A *et al.* 1975; V & W 1989; W & V 1991; W & S 2003).

C , fMRI A US (B *et al.* 1998, 1999; L B *et al.* 1998; W *et al.* 1998; P *et al.* 2004; S *et al.* 2005). S (P *et al.* 2000; S *et al.* 2005), (D 2007; S *et al.* 2007; T *et al.* 2007). T (B *et al.* 2001) (J *et al.* 2003). A , (/) fMRI . H , (B *et al.* 2001; G *et al.* 2002; *et al.* 2006), , (K *et al.* 2001*a*).

( ) *PE and striatum during aversive processing*

I PE . H , PE . F , - PE . O PE (D *et al.* 2002). H , PE (P *et al.* 2006) (M *et al.* 2007). C - , DA (*et al.* 1993, 1998; S & M 1995*a*; W 1997; M *et al.* 2000; P *et al.* 2001, 2002; J *et al.* 2004; 2004). T DA PE . A PE . C fMRI PE (S *et al.* 2005, 2007; K *et al.* 2006; T *et al.* 2007), (S *et al.* 2007). H , (K *et al.* 2006), PE , , .

A BOLD ? S PE (PE) - BOLD (M C *et al.* 2003; O'D *et al.* 2003; S *et al.* 2007; T *et al.* 2007). I . A , , PE . A PE . I , BOLD PE PE (J *et al.* 2003; S *et al.* 2004, 2005, 2007). F , - , S *et al.* (2004) BOLD , .

( ). W , , , . T CS+ CS−, . M , PE . T PE (T : : *x*, *y*, *z* = −7, 3, 9; : *x*, *y*, *z* = 9, 5, 8).

I , PE , , . T . A TD PE .

2. GENERAL METHODS

(a) *Participants*

F . A 14 , 3 . T . T U C A I H S .

(b) *Procedure*

T (2): (D *et al.* 2000) (D *et al.* 2006). T .

I , , 5 (2*a*). D , , 2. U MRI , 50/50 , (6, 7, 8, 9) (1, 2, 3, 4) 5. T 500 , ( ) 500 13 . A $4.00 ( ), −$2.00 ( ). I , , 5' ( ). E 16 18 (: 21 , 21 12). U , 50 . A , $42.00 .

I , - (2*b*). T (: CS) 4 , 12 .

$24.00. T $60.00

(c) *Physiological set-up, assessment and behavioural analysis*

S (SCR) BIOPAC . S A A C RF . ACQKNOWLEDGE SCR . T SCR 0.5 4.5 CS, (L B *et al.* 1995). A 0.02 μS 0. T (L B *et al.* 1998). A SCR CS+ $4.00 CS+ US , SCR CS+ . T - *t*- CS+ CS− .

(d) *fMRI acquisition and analysis*

A 3T S A S N U' C B I . A T1- (256×256 , 176 1-). F (TR= 2000 , TE=20 , FOV=192 , = 75°, =4340 H =0.29). T - (3×3×3) AC PC . A BRAIN VOYAGER (B I , M , T N). T (2), . F G (4 FWHM), - - ( ). S - T (T & T 1988).

A (GLM) 11 . T 12 : 3 CS (CS−, CS+ CS+-US; US); 2 US (US N US); 1 PE ; 6 *x*, *y*, *z* . T (PE) $p<0.001$ 10 .

T PE TD (S *et al.*). I TD , $\hat{V}$ $V(t)$ *t* w_i $x_i(t)$ 1 (CS) *t*, 0 ,

$$\hat{V}(t) = \sum_i w_i x_i(t). \tag{2.1}$$

A , *t* *t*+1 *t*, PE,

$$\delta(t) = r(t) + \gamma \hat{V}(t+1) - \hat{V}(t), \tag{2.2}$$

$r(t)$ *t*. I , . D γ . U , $0 \leq \gamma < 1$. I , $\gamma = 0.99$. T B ,

$$w_i \leftarrow w_i + \lambda \sum_i x_i(t)\delta(t), \tag{2.3}$$

λ 0.2 . W CS CS 0.4 . W ($\lambda = 0.2$, $\gamma = 0.99$ $w_i = 0.4$), PE (2.1) (2.2) MRI .

3. RESULTS

(a) *Physiological assessment of aversive conditioning*

A SCR (3). T ' SCR CS+ ($M = 0.33$, $= 0.25$) CS− ($M = 0.15$, $= 0.07$) ($t(13) = 3.48$, $p < 0.005$). C CR (CS+ CS−) 1 2 ($t(12) = 1.53$, $p = 0.15$) 1 3 ($t(12) = 0.97$, $p = 0.35$) 3. F , CS+ CS− ($t(10) = 5.49$, $p < 0.0005$).

(b) *Neuroimaging results*

T PE . A PE ($p < 0.001$, 10). T

T 1. PE .

	T			
	x	*y*	*z*	
(BA 9/24)	24	10	35	337
(BA 24/32)	−13	37	14	869
(BA 24/32)	16	30	8	280
	13	20	4	329
	6	−24	4	334
(BA 41/21)	−40	−31	2	524

(1), (4). T PE PE , ( ).

4. DISCUSSION

T , , PE . I , BOLD , , TD , (. O'D *et al.* 2003). T PE , . T PE , , (S *et al.*). T PE O S *et al.* ( ), PE- T , . I PE ($x, y, z = 9, 5, 8$; S *et al.*). I , , (, $x, y, z = 13, 20, 4$). T PE (S *et al.* 2007). O ROI , (A & D 1973; W & S 2003). H , , . A , . S (. ,) . F (. D *et al.* 2006), , PE . I , BOLD PE . I (S *et al.*), BOLD ; , PE . A PE ( ), PE (*et al.* 2006). A PE CS , US (B *et al.* 2007). W , TD . A ( ) (.) . B . A O'D (2004)

P & L D (2005)) (A et al. 2003). T , F . F PE . F ( ), ( ) . N . H , . A N , .

T U C A I H S .

T S F N U' C B I J S. M D F E.A.P. T C L .

REFERENCES

A , E. D., K , K. A., D F , D. S. & , M. J. 1989 D *in vivo* . *J. Neurochem.* **52**, 1655 1658. (:10.1111/ .1471-4159.1989. 09224.)

A , G. E. & G , M. D. 1990 F : . *Trends Neurosci.* **13**, 266 271. (:10.1016/0166-2236(90)90107-L)

A , G. E., D L , M. R. & S , P. L. 1986 P . *Annu. Rev. Neurosci.* **9**, 357 381. (:10.1146/ .09.030186.002041)

A , J. D. & D , C. S. 1973 E S . *Behav. Biol.* **8**, 239 250. (:10.1016/S0091-6773(73)80023-9)

A , P., L D , J. E. & N , K. 2000 D . *Nat. Neurosci.* **3**, 74 79. (:10.1038/71145)

A , A. K., C , K., S , I., P , D., G , D. G., G , G., G , J. D. & S , N. 2003 D . *Nat. Neurosci.* **6**, 196 202. (:10.1038/ 1001)

A , P., L , T., S , E. & S , W. 1991 R . *Exp. Brain Res.* **85**, 491 500. (:10.1007/BF00231732)

B , B. W. & D , A. 1998 G - : . *Neuropharmacology* **37**, 407 419. (:10.1016/S0028-3908(98)00033-1)

B , B. W., D , M. R. & H , O. 2007 T - . *J. Neurosci.* **27**, 8161 8165. (:10.1523/JNEUROSCI.1554-07.2007)

B , T., H , M., V , A., F , U. & F , E. 2008 O . *Neuron* **58**, 639 650. (:10.1016/ .2008.04.009)

B , H. M. & G , P. W. 2005 M . *Neuron* **47**, 129 141. (:10.1016/ .2005.05.020)

B , L., B , H. C., W , R., G , R. G. & B , D. 2001 R . *Neuron* **32**, 927 946. (:10.1016/S0896-6273(01)00533-5)

B , A., F , D., D , H., A , R., R , C. & D , A. R. 1995 D . *Science* **269**, 1115 1118. (:10.1126/ .7652558)

B , M. A., P , J. J., M , S. E. & S , C. D. 2007 E . *Neuron* **55**, 970 984. (:10.1016/ .2007.08.004)

B , S. & O'D , J. 2007 N - . *J. Neurophysiol.* **97**, 3036 3045. (:10.1152/ .01211.2006)

B , H. C., A , I., K , D., D , A. & S , P. 2001 F . *Neuron* **30**, 619 639. (:10.1016/S0896-6273(01)00303-8)

B , C., M , J., D , R. J. & F K. J. 1998 B : - fMRI . *Neuron* **20**, 947 957. (:10.1016/S0896-6273(00)80476-6)

B , C., D , R. J., A , J. L. & F , K. J. 1999 A - . *J. Neurosci.* **19**, 10 869 10 876.

C , C., L , G. & P , D. 2005 N - : . *J. Econ. Lit.* **43**, 9 64. (:10.1257/0022051053737843)

C , R. N., P , J. A., H , J. & E , B. J. 2002 E : , . *Neurosci. Biobehav. Rev.* **26**, 321 352. (:10.1016/S0149-7634(02)00007-6)

C , B. R., H , J. L., G , L. D., S , R. D. & B , G. R. 1974 A 6- . *Pharmacol. Biochem. Behav.* **2**, 639 649. (:10.1016/0091-3057(74)90033-1)

C , L. H. & B , B. W. 2005 D - P . *J. Neurosci.* **25**, 962 970. (:10.1523/JNEUROSCI.4507-04.2005)

D'A , K., M C r , S. M., N r L. E. & C , J. D. 2008 BOLD r r . *Science* **319**, 1264 1267. (:10.1126/ .1150605)
D , M. 1998 A r f . *J. Clin. Neurophysiol.* **15**, 378 387. (:10.1097/00004691-199809000-00002)
D , N. D., K , S. & D , P. 2002 O r r . *Neural Netw.* **15**, 603 616. (:10.1016/S0893-6080(02)00052-7)
D , M. R. 2007 R r r . *Ann. NY Acad. Sci.* **1104**, 70 88. (:10.1196/ .1390.002)
D , M. R., N r L. E., F , C., N , D. C. & F , J. A. 2000 F r r . *J. Neurophysiol.* **84**, 3072 3077.
D , M. R., F , R. H. & P , E. A. 2005 P r f r r r . *Nat. Neurosci.* **8**, 1611 1618. (:10.1038/ 1575)
D , M. R., L r , C. D. & P , E. A. 2006 F r f ? A r r r . *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* **1**, 250 259. (:10.1093/ / 025)
D , M. R., G , M. M. & P , E. A. 2008 R f r r . *Nat. Neurosci.* **11**, 880 881. (:10.1038/ .2141)
D M r , B., K r , D., S r , B. & D , R. J. 2006 F , r - r . *Science* **313**, 684 687. (:10.1126/ . 1128356)
D , A. . & C r , D. S. 1992 P r r f . *Neuroscience* **46**, 49 56. (:10.1016/0306-4522(92)90007-O)
D C r , G. 2002 N : r r . *Behav. Brain Res.* **137**, 75 114. (:10.1016/S0166-4328(02)00286-3)
E , R., N , J. L., L , O. A. & W D , J. F. 2004 I r r r . *Neuroimage* **21**, 984 990. (:10.1016/ .2003.10.010)
E r , B. J., M r , K. A., O'B , A. & R , T. W. 1991 T r - r r : r f r r . *Neuroscience* **42**, 1 18. (:10.1016/0306-4522(91)90145-E)
F r C. D., T r , P. N. & S , W. 2003 D r r r . *Science* **299**, 1898 1902. (:10.1126/ . 1077349)
F r , S. B. & T , M. T. 2007 D r r f r r . *J. Neurosci.* **27**, 2045 2057. (:10.1523/JNEUROSCI.5474-06.2007)
G r , M., G , P. W. & H , P. C. 1990 T P - : r . *J. Neurosci.* **10**, 1906 1911.
G r , P. W. & R , A. 2004 N : f r . *Science* **306**, 447 452. (:10.1126/ .1102566)
G f , J. A., O'D r , J. & D , R. J. 2002 A r f r r . *J. Neurosci.* **22**, 10 829 10 837.
G f , J. A., O'D r , J. & D , R. J. 2003 E - f r . *Science* **301**, 1104 1107. (:10.1126/ .1087919)
G , H. J. & F , M. 2007 T r r f r . *CNS Spectr.* **12**, 887 892.
H r , S. N. & F J. L. 1997 T r VTA: r r f . *Crit. Rev. Neurobiol.* **11**, 323 342.
H r , S. N., F , J. L. & M Fr , N. R. 2000 Sr r f r . *J. Neurosci.* **20**, 2369 2382.
Hr , T. & W r , R. F. 1999 A f r f r f f r . *Behav. Neurosci.* **113**, 925 940. (:10.1037/0735-7044.113.5.925)
Hr , T. A., O'D r , J., C r , C. F., S , W. & R , A. 2008 D r f r f r r . *J. Neurosci.* **28**, 5623 5630. (:10.1523/JNEUROSCI.1309-08.2008)
Hr r , C. J. & P G. D. 1998 E f r r D- . *Behav. Pharmacol.* **9**, 299 308. (:10.1097/00008877-199807000-00001)
Hr , J. C. 2000 M r r r . *Neuroscience* **96**, 651 656. (:10.1016/S0306-4522(00)00019-1)
I , R., D , J. W., H , S. R., R , T. W. & E r , B. J. 2000 D r r r - r . *J. Neurosci.* **20**, 7489 7495.
J D. M., A , S., A , N. E. & E , J. 1977 A r r f - r - r . *J. Neural Transm.* **41**, 231 239. (:10.1007/BF01252018)
J , J., M I , A. R., G , A. P., M , D. J., R , G. & K r , S. 2003 D r f r r . *Neuron* **40**, 1251 1257. (:10.1016/S0896-6273(03)00724-4)
J , M. S., K , ., C , C. I., H r , V. & G , A. M. 1999 B r r f . *Science* **286**, 1745 1749. (:10.1126/ . 286.5445.1745)
J r , I. S., O , A. M., W , N. M., , W. V. & B , V. 2000 I r r f r r r r . *J. Neurosci.* **20**, 2649 2656.
J -R , A. L., G , H. J. & V r , P. 1993 E f r - r r . *J. Comp. Neurol.* **337**, 267 276. (:10.1002/ .903370207)
J -R , A. L., K f , S. & F , J. 2003 A f r f r - r f r . *Behav. Neurosci.* **117**, 150 168. (:10.1037/0735-7044.117.1.150)
J , S. A., K , S. & S , A. J. 2004 I r f CREB f r - r . *Neurobiol. Learn. Mem.* **82**, 159 163. (:10.1016/ .2004.05.008)
K , P. W. & D , P. 1995 S f r . *Brain Res.* **675**, 325 328. (:10.1016/0006-8993(95)00013-G)

K , B. S., F r , R. C., G r , M. & H , J. R. 1979 A : . *Physiol. Behav.* **23**, 1109 1117. (:10.1016/0031-9384(79)90304-4)
K , A. E., S -R , S. L. & H , M. R. 1997 R r -D- N- -D- r . *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **94**, 12 174 12 179. (:10.1073/ .94.22.12174)
K , H., S , S. & O'D r , J. P. 2006 I ? N - r . *PLoS Biol.* **4**, 233. (:10.1371/ r .0040233)
K -C , B., T , D., A , C., C r , C. F., Q r , S. R. & M , P. R. 2005 G : r - r . *Science* **308**, 78 83. (:10.1126/ .1108062)
Kr , P., S , A., S r , R., S r , G., B r , C., W r , B., O , U., B r , J. & V , D. 2003 A r r : MRI . *Neuroimage* **20**, 1086 1095. (:10.1016/S1053-8119(03)00381-1)
K , B., A , C. M., F , G. W. & H r , D. 2001*a* A - r . *J. Neurosci.* **21**, RC159.
K , B., F , G. W., A , C. M., Vr r , J. L. & H r , D. 2001*b* D MRI. *Neuroreport* **12**, 3683 3687. (:10.1097/00001756-200112040-00016)
K , B., D , M. R. & P , P. E. M. I r . R r . I *Neuroeconomics: decision making and the brain* (P. W. G r , C. F. C r r , E. F r & R. A. P r), O r , UK: O r U r P .
L Br , K. S., L D , J. E., S r , D. D. & P , E. A. 1995 I r . *J. Neurosci.* **15**, 6846 6855.
L Br , K. S., G , J. C., Gr , J. C., L D , J. E. & P , E. A. 1998 H r : - MRI . *Neuron* **20**, 937 945. (:10.1016/S0896-6273(00)80475-4)
L , B. & G r , P. W. 2007 A r . *J. Neurosci.* **27**, 14 502 14 514. (:10.1523/JNEUROSCI.3060-07.2007)
L D , J. E. 1995 E : r . *Annu. Rev. Psychol.* **46**, 209 235. (:10.1146/ r .46. 020195.001233)
L D , J. E. 2000 E r r . *Annu. Rev. Neurosci.* **23**, 155 184. (:10.1146/ r . r . 23.1.155)
L , L., D , J. W. & R , T. W. 2002 D r P r . *Behav. Neurosci.* **116**, 539 552. (:10.1037/0735-7044.116.4.539)
L , M., Pr , J., F r , P. J. & K r , S. 2004 E r APD- r . *Pharmacol. Biochem. Behav.* **78**, 811 819. (:10.1016/ .2004.05.023)
L , N. K., P , J., A M., T , T. & O r , A. 2001 N r MRI . *Nature* **412**, 150 157. (:10. 1038/35084005)
Mr , S. 2001 N r P r . *Annu. Rev. Neurosci.* **24**, 897 931. (:10.1146/ r . r .24.1.897)

Pr , J. A., O , M. C., Br , L. H., R , T. W. & E r , B. J. 1999 D . P r f r D- . *J. Neurosci.* **19**, 2401 2411.

Pr , J. A., W , P. J., R , T. W. & E r , B. J. 2000 D . P r : . *Behav. Neurosci.* **114**, 42 63. (:10.1037/0735-7044.114.1.42)

Pr , J. A., G , H. S., M G , M., T , D. L., E r , B. J. & R r , A. C. 2001 T r . *J. Neurosci.* **21**, 7770 7780.

P , M., S r, B., F , G., D , R. J. & F , C. D. 2006 D - . *Nature* **442**, 1042 1045. (:10.1038/ r 05051)

P , M. A. & F , J. 2004 M . *Prog. Neurobiol.* **74**, 301 320. (:10.1016/ . r .2004.09.004)

P , M. A., H r r, C. A., F , J. & M r , C. A. 2001 S r . *Neuroscience* **108**, 91 102. (:10.1016/S0306-4522(01)00403-1)

P , M. A., F , J. & M r , C. A. 2002 I r - r . *Neuropharmacology* **42**, 633 643. (:10.1016/S0028-3908(02)00022-9)

P , E. A., D , M. R., N r , K. I. & L D , J. E. 2004 E r PFC. *Neuron* **43**, 897 905. (:10.1016/ . r . 2004.08.042)

P , E. A. & L D , J. E. 2005 C r : r . *Neuron* **48**, 175 187. (:10.1016/ . r .2005.09.025)

P , A., S r, V. & L D , J. E. 1997 O - r - r : r . *Trends Neurosci.* **20**, 517 523. (:10.1016/S0166-2236(97)01125-9)

P , A., F , I., C r , S., G , J. S., R , J. N. & M , P. M. 2000 L r : r . *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **97**, 9281 9286. (:10.1073/ . 160266497)

P -A , R. A., G r , . J., A , . L., Gr , M. M., P , H. G. & B -Cr , H. 1975 L r . *Physiol. Behav.* **15**, 283 287. (:10.1016/0031-9384(75)90095-5)

R , S., L , E. & A , P. 2003 R - . *J. Neurosci.* **23**, 8489 8497.

R r , R. A. & W r , A. R. 1972 A P : r . I *Classical conditioning II* (A. H. B & W. F. P), . 64 99. N r , N : A C r G .

R , G., H r , N. R., H , G. & M , E. M. 1997 N , r . *Neuroreport* **8**, 2477 2481. (:10.1097/00001756-199707280-00013)

R , T. W. & E r , B. J. 1996 N r . *Curr. Opin. Neurobiol.* **6**, 228 236. (:10.1016/S0959-4388(96)80077-8)

R , T. E., B r, J. B., , E. A., A , H. & C , E. 1987 T - r . *Neuropharmacology* **26**, 679 691. (:10.1016/0028-3908(87)90228-0)

R , L. M., C , M. C., Br , F. & L D , J. E. 1993 S . *Behav. Neurosci.* **107**, 444 450. (:10.1037/0735-7044.107.3.444)

R r , J. A. & G , A. A. 2002 D - P . *Nature* **417**, 282 287. (:10.1038/417282)

R r , J. A., M r , H. & G , A. A. 2003 T r . *J. Neurosci.* **23**, 11 054 11 064.

S , J. D. 1994 T . *Behav. Brain Res.* **61**, 117 133. (:10.1016/0166-4328(94)90153-8)

S , J. D., C rr , M., F r , A. & M , S. M. 2007 E r . *Psychopharmacology* (*Berl.*) **191**, 461 482. (:10.1007/ 00213-006-0668-9)

S , A. G., L , G., M C r , S. M. & C , J. D. 2006 N r : r - r - . *Trends Cogn. Sci.* **10**, 108 116. (:10.1016/ . .2006.01.009)

S , N. & M r , C. A. 1995*a* C r : *N*- -D- r - r . *Neuroscience* **67**, 57 63. (:10.1016/0306-4522(95)00007-6)

S , N. & M r , C. A. 1995*b* E r r . *Brain Res.* **698**, 114 120. (:10.1016/0006-8993(95)00848-K)

S r, D., L , I., N , ., L , J. E. & P , E. A. I r . R r r . *J. Neurosci.*

S , G. & S , B. 2003 L . *J. Neurosci.* **23**, 9833 9841.

S r, T., D , N. D., J , D. & O'D r , J. P. 2007 R r . *J. Neurosci.* **27**, 12 860 12 867. (:10.1523/JNEUROSCI.2496-07.2007)

S , W. & D , A. 2000 N r . *Annu. Rev. Neurosci.* **23**, 473 500. (:10.1146/ r . r .23.1.473)

S , W., D , P. & M , P. R. 1997 A r r . *Science* **275**, 1593 1599. (:10.1126/ .275.5306.1593)

S , W., F , L. & H r , J. R. 2003 C r . *Trends Neurosci.* **26**, 321 328. (:10.1016/S0166-2236(03)00122-)

S r, R. & C r , R. J. 1985 D r . *Behav. Brain Res.* **18**, 279 283. (:10.1016/0166-4328(85)90036-1)

S , B., H , P. C. & G r , M. 2002 D - .

P . . . . . -r r . . . . . *Behav. Neurosci.* **116**, 267 275. (:10.1037/0735-7044.116.2.267)

S r , B., O'D r , J. P., D , P., K r , M., J , A. K., D , R. J., F , K. J. & F , R. S. 2004 T r r . . . . . r -r r r . . . . . *Nature* **429**, 664 667. (:10.1038/ r 02581)

S r , B., O'D r , J. P., K r , M., W , K., F , R., F , K. & D , R. 2005 O . . . . . r r r . . . . . r r . . . . . r f r f . *Nat. Neurosci.* **8**, 1234 1240. (:10.1038/ 1527)

S r , B., D , N., D , P., S r , T. & D , R. 2007 D r . . . . . r . . . . . *J. Neurosci.* **27**, 4826 4831. (:10.1523/JNEUROSCI.0400-07.2007)

S , L. M. *et al.* 2005 A f . . . . . f . . . . . r f . . . . . r r . . . . . r r f f . . . . . r -r . . . . . r r . *Arch. Gen. Psychiatry* **62**, 273 281. (:10.1001/r . . .62.3.273)

S , R. S. & B r , A. G. ( ) 1990 T - r . . . . . f P r f r . I *Learning and computational neuroscience: foundations of adaptive networks*. B , MA: MIT P .

S , R. S. & B r , A. G. 1988 *Reinforcement learning: an introduction*. C r , MA: MIT P .

T r , J. & T r , P. 1988 *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain: an approach to medical cerebral imaging*. S r , G r ; N r , N : G. T ; T M P r .

T , J. W. & M , K. A. 1996 S f r . . . . . r r . . . . . r : *in vivo* r . . . . . *Brain Res.* **721**, 140 149. (:10.1016/0006-8993(96)00159-)

T r , P. N., F r , C. D. & S , W. 2005 A . . . . . r r . . . . . r . *Science* **307**, 1642 1645. (:10.1126/ .1105370)

T r , P. N., O'D r , J. P., D , R. J. & S , W. 2007 R r . . . . . f r . . . . . -r . . . . . r r . . . . . *J. Neurophysiol.* **97**, 1621 1632. (:10.1152/ .00745.2006)

T , S. M., F , C. R., F , C. & P r , R. A. 2007 T r . . . . . f . . . . . r . . . . . - r . . . . . r r . *Science* **315**, 515 518. (:10.1126/ .1134239)

F , E. M., D , M. R. & F , J. A. 2004 M . . . . . f . . . . . *Neuron* **41**, 281 292. (:10.1016/S0896-6273(03)00848-1)

U , M. A., M , P. J. & B , J. P. 2004 U f r . . . . . f . . . . . r r . . . . . r . . . . . *Science* **303**, 2040 2042. (:10.1126/ .1093360)

V , M. D. & W , N. M. 1989 D . . . . . f . . . . . f . . . . . r . . . . . r f . . . . . *Behav. Brain Res.* **32**, 31 42. (:10.1016/S0166-4328(89)80069-5)

V r , P., V r r , L. J., G H. J., R , T. W. & P r , C. M. 2004 P . . . . . r . . . . . r f r . . . . . *Trends Neurosci.* **27**, 468 474. (:10.1016/ . .2004.06.006)

W r , M. L., E , E., M , O. & A , S. 1990 S r . . . . . f . . . . . r . . . . . f (−) r . . . . . r , ... r , r f r . *Biol. Psychiatry* **28**, 297 307. (:10.1016/0006-3223(90)90657-N)

W r , R. F., G , A. J. & K r , M. J. 1997 M r . . . . . f r . . . . . r r . . . . . r . *Behav. Neurosci.* **111**, 996 1013. (:10.1037/0735-7044.111.5.996)