[redacted]

Review

The role of the striatum in aversive learning and aversive prediction errors

Mauricio R. Delgado[1], Jian Li[2], Daniela Schiller[2,3] and Elizabeth A. Phelps[2,3,*]

[1]*Department of Psychology, Rutgers University, Newark, NJ 07102, USA*
[2]*Department of Psychology, and* [3]*Center for Neural Science, New York University, New York, NY 10003, USA*

[illegible]

Keywords: [illegible]

1. INTRODUCTION

[illegible]

*[illegible]

[illegible]

, . 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

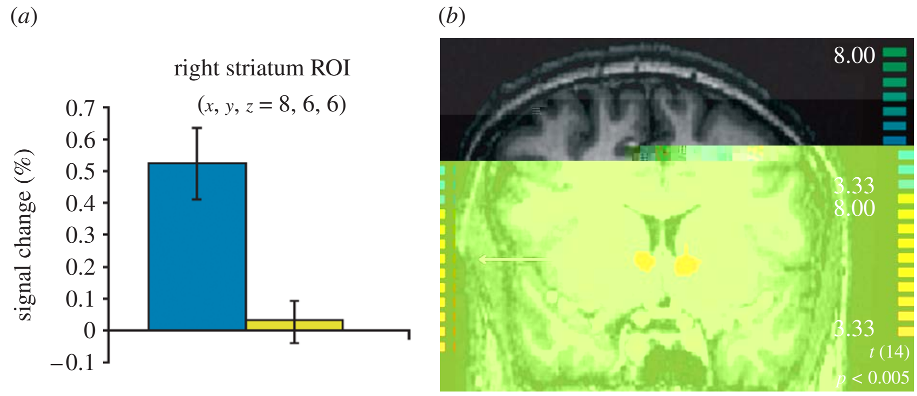
US (R et al. 1993). L LA

CS US ,

(W et al. 1999; D et al. 2006). T LA

(CE) (P et al. 1995;

P et al. 1997 238 799 EP 2(T 1 Tf4.633 8696D ( )-450.3( )TJ/F4 1 Tf1.8893786



F r. 1. (*a*,*b*) S r … I … (CS+, … r) … (CS−, … r). A … D. *et al.* (2008). ROI, r …

… (H r *et al.* 2000). T … O'D r 2004; V r *et al.* 2004; D. 2007) … (. . . J *et al.* 1999; *et al.* 2005, 2006). T … (B & D 1998). S … PE, … I … W …

( ) *Appetitive conditioning in the striatum*

N r … S *et al.* (1997). A … (DA) … US). A … CS), … DA … CS, … T … DA … (T r *et al.* 2005) … (F r *et al.* 2003) … A … DA … T … (. . . B r & G r 2005) … R r … PE', …

… (S & D 2000), … A … (H r & F 1997). I … DA … (H r & P 1998). F r … DA … US), … CS) … (I *et al.* 2000). C … F r … CS- … (P r *et al.* 2000; C r *et al.* 2002). S r … (E r *et al.* 1991). C … (. . . A *et al.* 1991; R *et al.* 2003). S r … CS … (S *et al.* 2003). M r … (L & G r 2007).

C … (. . . O'D r *et al.* 2001; P *et al.* 2002; G *et al.* 2003) … (. . . D *et al.* 2000; K *et al.* 2001*b*; K r *et al.* 2003) … F r … (…), … ($4.00) … CS (D *et al.* 2008; r 1). T r …

(ROI) ROI (O'D et al. 2001). I (S & B 1998). A W (O'D 2004), (E et al. 2004; O'D 2004; T 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… (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 …

A [illegible]

( ). 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

. T (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 r r r r r $60.00 r .

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

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

(d) *fMRI acquisition and analysis*

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

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

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

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

A , r t r r $t+1$ t, r PE,

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

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

$$w_i \leftarrow w_i+\lambda\sum_i x_i(t)\delta(t), \quad (2.3)$$

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

3. RESULTS

(a) *Physiological assessment of aversive conditioning*

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

(b) *Neuroimaging results*

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

T[illegible] 1. PE [illegible].

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

[illegible] ([illegible] 1), [illegible] ([illegible] 4). T[illegible] PE [illegible] PE, [illegible] ([illegible]).

4. DISCUSSION

T[illegible], [illegible], PE [illegible]. I[illegible], [illegible] BOLD [illegible], [illegible] TD [illegible], [illegible] ([illegible] O'D[illegible] *et al.* 2003). T[illegible] PE [illegible]. T[illegible] PE [illegible], [illegible] (S[illegible] *et al.* [illegible]). T[illegible] PE [illegible].

O[illegible], [illegible] S[illegible] *et al.* ([illegible]), [illegible] PE-[illegible]. T[illegible], I[illegible], [illegible] PE [illegible] ($x, y, z=9, 5, 8$; S[illegible] *et al.* [illegible]). I[illegible], [illegible], [illegible] ($x, y, z=13, 20, 4$). T[illegible], [illegible] PE (S[illegible] *et al.* 2007). O[illegible] ROI [illegible]

[illegible], [illegible] (A[illegible] & D[illegible] 1973; W[illegible] & S[illegible] 2003). H[illegible], [illegible], [illegible], [illegible]. A[illegible], [illegible], [illegible]. S[illegible], [illegible] ([illegible], [illegible]) [illegible]. F[illegible] ([illegible] D[illegible] *et al.* 2006), [illegible], [illegible] PE-[illegible]. I[illegible], [illegible], [illegible], [illegible] BOLD [illegible] PE. I[illegible] (S[illegible] *et al.* [illegible]), [illegible] BOLD [illegible], [illegible]; [illegible], [illegible] PE. A[illegible] PE [illegible] ([illegible]), [illegible] PE-[illegible] ([illegible] *et al.* 2006). A[illegible] PE-[illegible] CS [illegible], [illegible] US-[illegible] (B[illegible] *et al.* 2007). W[illegible], [illegible] TD [illegible]. A[illegible], [illegible] ([illegible]) [illegible] ([illegible]).

B[illegible], [illegible]. A[illegible] O'D[illegible] (2004)

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

N r r r r r r r- r. H r, r r r r r. A r N r r r, r r r r r r r r r r r r

T r r r U r C A I H S

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

REFERENCES

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

D'A, K., M C, S. M., N, L. E. & C, J. D. 2008 BOLD . *Science* **319**, 1264 1267. (:10.1126/ .1150605)

D, M. 1998 A . *J. Clin. Neurophysiol.* **15**, 378 387. (:10.1097/00004691-199809000-00002)

D, N. D., K, S. & D, P. 2002 O . *Neural Netw.* **15**, 603 616. (:10.1016/S0893-6080(02)00052-7)

D, M. R. 2007 R . *Ann. NY Acad. Sci.* **1104**, 70 88. (:10.1196/ .1390.002)

D, M. R., N, L. E., F, C., N, D. C. & F, J. A. 2000 T . *J. Neurophysiol.* **84**, 3072 3077.

D, M. R., F, R. H. & P, E. A. 2005 P . *Nat. Neurosci.* **8**, 1611 1618. (:10.1038/ 1575)

D, M. R., L, C. D. & P, E. A. 2006 F ? A . *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* **1**, 250 259. (:10.1093/ / 025)

D, M. R., G, M. M. & P, E. A. 2008 R . *Nat. Neurosci.* **11**, 880 881. (:10.1038/ .2141)

D M, B., K, D., S, B. & D, R. J. 2006 F , , - . *Science* **313**, 684 687. (:10.1126/ 1128356)

D, A. & C, D. S. 1992 P . *Neuroscience* **46**, 49 56. (:10.1016/0306-4522(92)90007-O)

D C, G. 2002 N : . *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 . *Neuroimage* **21**, 984 990. (:10.1016/ . .2003.10.010)

E, B. J., M, K. A., O'B, A. & R, T. W. 1991 T - : . *Neuroscience* **42**, 1 18. (:10.1016/0306-4522(91)90145-E)

F, C. D., T, P. N. & S, W. 2003 D . *Science* **299**, 1898 1902. (:10.1126/ 1077349)

F, S. B. & T, M. T. 2007 D . *J. Neurosci.* **27**, 2045 2057. (:10.1523/JNEUROSCI.5474-06.2007)

G, M., G, P. W. & H, P. C. 1990 T P - : . *J. Neurosci.* **10**, 1906 1911.

G, P. W. & R, A. 2004 N : . *Science* **306**, 447 452. (:10.1126/ .1102566)

G, J. A., O'D, J. & D, R. J. 2002 A . *J. Neurosci.* **22**, 10 829 10 837.

G, J. A., O'D, J. & D, R. J. 2003 E - . *Science* **301**, 1104 1107. (:10.1126/ .1087919)

G, H. J. & F, M. 2007 T . *CNS Spectr.* **12**, 887 892.

H, S. N. & F, J. L. 1997 T VTA: . *Crit. Rev. Neurobiol.* **11**, 323 342.

H, S. N., F, J. L. & M F, N. R. 2000 S - . *J. Neurosci.* **20**, 2369 2382.

H, T. & W, R. F. 1999 A . *Behav. Neurosci.* **113**, 925 940. (:10.1037/0735-7044.113.5.925)

H, T. A., O'D, J., C, C. F., S, W. & R, A. 2008 D . *J. Neurosci.* **28**, 5623 5630. (:10.1523/JNEUROSCI.1309-08.2008)

H, C. J. & P, G. D. 1998 E D- . *Behav. Pharmacol.* **9**, 299 308. (:10.1097/00008877-199807000-00001)

H, J. C. 2000 M . *Neuroscience* **96**, 651 656. (:10.1016/S0306-4522(00)00019-1)

I, R., D, J. W., H, S. R., R, T. W. & E, B. J. 2000 D - . *J. Neurosci.* **20**, 7489 7495.

J, D. M., A, S., A, N. E. & E, J. 1977 A - - . *J. Neural Transm.* **41**, 231 239. (:10.1007/BF01252018)

J, J., M I, A. R., G, A. P., M, D. J., R, G. & K, S. 2003 D . *Neuron* **40**, 1251 1257. (:10.1016/S0896-6273(03)00724-4)

J, M. S., K, ., C, C. I., H, V. & G, A. M. 1999 B . *Science* **286**, 1745 1749. (:10.1126/ .286.5445.1745)

J, I. S., O, A. M., W, N. M., , W. V. & B, V. 2000 I . *J. Neurosci.* **20**, 2649 2656.

J -R, A. L., G, H. J. & V, P. 1993 E - - . *J. Comp. Neurol.* **337**, 267 276. (:10.1002/ .903370207)

J -R, A. L., K, S. & F, J. 2003 A - . *Behav. Neurosci.* **117**, 150 168. (:10.1037/0735-7044.117.1.150)

J, S. A., K, S. & S, A. J. 2004 I CREB - - . *Neurobiol. Learn. Mem.* **82**, 159 163. (:10.1016/ . .2004.05.008)

K, P. W. & D, P. 1995 S . *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 r : r r r . *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 r r *N*- -D- r r r 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 r r r ? N r r - r r . *PLoS Biol.* **4**, 233. (:10.1371/ r .0040233)

K -C , B., T , D., A , C., C r r, C. F., Q r , S. R. & M , P. R. 2005 G : r 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 r , J. & V , D. 2003 A r r r r r r r 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 r r r - r r . *J. Neurosci.* **21**, RC159.

K , B., F , G. W., A , C. M., V r r, J. L. & H r, D. 2001*b* D r r MRI. *Neuroreport* **12**, 3683 3687. (:10.1097/00001756-200112040-00016)

K , B., D , M. R. & P , P. E. M. I r . 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 B r, K. S., L D , J. E., S r, D. D. & P , E. A. 1995 I r r r r . *J. Neurosci.* **15**, 6846 6855.

L B r, K. S., G , J. C., G r , J. C., L D , J. E. & P , E. A. 1998 H r r : -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 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., P r , 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)

M r , S. 2001 N r P r . *Annu. Rev. Neurosci.* **24**, 897 931. (:10.1146/ r r .24.1.897)

P r…, J. A., O…, M. C., B r…, L. H., R…, T. W. & E. r…, B. J. 1999 D… J. Neurosci. 19, 2401 2411.

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

P r…, J. A., G…, H. S., M G…, M., T…, D. L., E. r…, B. J. & R… r…, A. C. 2001 T… 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… Neuroscience 108, 91 102. (…:10.1016/S0306-4522(01)00403-1)

P…, M. A., F…, J. & M r…, C. A. 2002 I 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… PFC. Neuron 43, 897 905. (…:10.1016/… r… 2004.08.042)

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

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

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

P…-A…, R. A., G… r…, … J., A…, … L., G r…, M. M., P…, H. G. & B…-C r…, 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… 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… 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… Neuropharmacology 26, 679 691. (…:10.1016/0028-3908(87)90228-0)

R…, L. M., C…, M. C., B r…, 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… 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 r…, M., F r r, A. & M…, S. M. 2007 B… 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… Trends Cogn. Sci. 10, 108 116. (…:10.1016/… .2006.01.009)

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

S…, N. & M r…, C. A. 1995b E 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… 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… 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… .23.1.473)

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

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

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

S…, B., H…, P. C. & G… r, M. 2002 D…

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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