



NEUROBIOLOGICZNE SPOJRZENIE NA POBUDKI NASZYCH DZIAŁAŃ

A neurobiological view
of the motives behind our actions



Anna Błasiak, Tomasz Błasiak (Kraków)

Streszczenie

Neuronauka od wielu dekad stara się odpowiedzieć na pytania związane z neuronalnymi mechanizmami leżącymi u podłoża naszej motywacji do działań. Chociaż do poznania wszystkich tajemnic naszego mózgu jeszcze jest bardzo daleko, znamy już wiele szczegółów dotyczących budowy naszego mózgu i potrafimy odpowiedzieć na niektóre pytania związane z pobudkami naszych działań. W centrum zainteresowań naukowców badających mechanizmy rządzące naszymi pobudkami znajduje się układ dopaminergiczny, którego prawidłowe funkcjonowanie jest bezpośrednio związane z poziomem naszej motywacji, subiektywną oceną jakości naszego życia i zdolnością do uczenia się. W niniejszym artykule przytoczono najważniejsze fakty związane z wpływem dopaminy na pamięć, w szczególności na zapamiętywanie istotnych dla nas informacji oraz roli tego procesu dla naszej motywacji do podejmowania różnych działań.

Abstract

Neuroscience for many decades has been trying to answer questions related to the neuronal mechanisms underlying our motivation. Although many secrets of our brain remain to be discovered, some details associated with the motives behind our behaviours are already known. In the centre of interest of researchers unravelling mechanisms of our motivation is the dopaminergic system. It was shown that proper functioning of dopaminergic system is directly related to the level of our motivation, subjective assessment of the quality of our lives and ability to learn. In this article we present the most important facts related to the influence of dopamine on memory, especially on remembering salient information, and the role of this process for our motivation to undertake various activities.

Nasze szanse na przeżycie i osiągnięcie sukcesu reprodukcyjnego są tym większe im skuteczniej potrafimy reagować na sygnały docierające zarówno z otoczenia, jak i z wnętrza naszego organizmu. Napływające do nas informacje mogą zapowiadać możliwość uzyskania jakiejś korzyści albo pojawienie się zagrożenia, ale też sygnalizować, że dzieje się coś istotnego, na co należy zwrócić uwagę. Jeśli odpowiednio zareagujemy, zwiększamy szanse na uzyskanie nagrody, uniknięcie potencjalnego zagrożenia albo przynajmniej możemy dokładniej rozpoznać sytuację. Pewna grupa sygnałów zapowiadających określone konsekwencje występuje

w środowisku w sposób niezmienny. Były na nie ekspozowane liczne pokolenia przedstawicieli wszystkich żyjących obecnie na naszej planecie gatunków, co doprowadziło, na drodze ewolucji, do wykształcenia reakcji zwanych odruchami bezwarunkowymi. Przykładem takich reakcji jest kichanie, gdy do naszych dróg oddechowych dostanie się ciało obce, wydzielanie śliny, gdy w ustach mamy pokarm, czy też ruch głowy i skierowanie oczu w stronę szybko zbliżającego się obiektu. Reakcje te są zaprogramowane genetycznie i są generowane niezależnie od naszej woli.

Uczenie oparte o doświadczenie

W otaczającym nas środowisku jednak zachodzą zmiany. Jesteśmy zarówno pojedynczo, jak i populacyjnie eksponowani na zupełnie nieznane lub występujące od relatywnie niedawna bodźce oraz sytuacje. Nie posiadamy i zapewne nigdy nie posiadziemy wrodzonych reakcji na nie, gdyż z jednej strony upłynęło zbyt mało czasu, abyśmy jako gatunek wytworzyli odpowiednie wrodzone odruchy, a z drugiej strony występowanie tych bodźców może być zbyt mało powszechne i dotyczyć tylko niewielkiej grupy ludzi i zwierząt. Co więcej, aby podjąć działanie, które w danej sytuacji przyniesie pozytywny skutek, w większości przypadków nie wystarczy oprzeć się na pojedynczych, prostych cechach środowiska. Konieczne jest przeanalizowanie bardzo skomplikowanego zestawu bodźców o różnej złożoności. Przykładem tego może być cecha odbieranych bodźców wzrokowych, jaką jest np. kolor. W świecie, w którym żyjemy, wykształcenie reakcji wrodzonej na poszczególne barwy, na przykład czerwoną i zieloną, byłoby zupełnie bezużyteczne, a wręcz niekorzystne lub niebezpieczne. Co innego oznacza czerwona albo zielona barwa owocu, np. maliny (czerwona – zjedz, zielona – nie jedz), co innego oznaczają te kolory w sygnalizacji przy przejściu dla pieszych (czerwone – stój, zielone – idź) i jeszcze co innego, gdy widzimy je na policzkach osoby, z którą rozmawiamy (czerwone – zaangażowanie emocjonalne, zielone – pozaziemskie pochodzenie). Ten ostatni przykład to, rzecz jasna, żart...

Szybkie wykształcanie i optymalizacja reakcji na różnorodne i złożone kompozycje bodźców, jakie docierają z otaczającego nas świata, jest jednym z czynników, które pozwoliły wysoko rozwiniętym zwierzętom, w tym człowiekowi, opanować liczne środowiska i wydłużyć czas życia pojedynczych osobników. Taką zdolność uczenia się zawdzięczamy mocno rozwiniętym w toku ewolucji, bardzo złożonym mechanizmom plastyczności naszych układów nerwowych. Plastyczność ta jednak musi być pod kontrolą, między innymi dlatego, że zasoby naszej pamięci są ograniczone, a sam proces zapamiętywania jest energochłonny. Ponadto obwody naszego mózgu, w których zapisane są cenne informacje i umiejętności, nie powinny ulegać modyfikacjom, jeśli nie jest to konieczne. Na początku lat 70. ubiegłego wieku Robert Rescorla i Allan Wagner, naukowcy zajmujący się tworzeniem modeli mechanizmów uczenia się, sformułowali zasadę głoszącą, że: „Organizmy uczą się

tylko wtedy, gdy wydarzenia nie są zgodne z ich (organizmów) oczekiwaniami. Tworzone są pewne oczekiwania co do zdarzeń, które nastąpią po kompleksie bodźców. Te oczekiwania, zainicjowane kompleksem bodźców i jego składowymi, ulegają modyfikacji jedynie, gdy następujące wydarzenia nie są z nimi zgodne” [7]. Odpowiedź na pytanie, jakie jest neuronalne podłoże zaobserwowanej reguły, przyniosły obserwacje aktywności elektrycznej pewnej szczególnej grupy neuronów w mózgach ssaków. Są to komórki nerwowe położone w brzuszonym polu nakrywki (ang. *ventral tegmentla area*) i części zbitej istoty czarnej (ang. *substantia nigra pars compacta*) – strukturach położonych w brzusznej części naszych mózgów zwanej śródmózgiem (ang. *ventral midbrain*). Neurony te unerwiają bardzo liczne ośrodki mózgowia i uwalniają w nich neurotransmitter – dopaminę (są to tzw. neurony dopaminergiczne). Dopamina, działając za pośrednictwem rozpoznających ją receptorów wbudowanych w błony komórek, może wzmacniać procesy neuroplastyczności, prowadząc zarówno do zwiększania, jak i osłabiania siły połączeń w obrębie obwodów neuronalnych. Zaobserwowano, że aktywność elektryczna neuronów dopaminergicznych zmienia się, gdy zostanie odebrany ze środowiska bodziec lub nastąpi wydarzenie, które odbiega od oczekiwań, jakie budujemy w oparciu o naszą wiedzę i wcześniejsze doświadczenia. Jeśli wartość bodźca lub wydarzenia przerasta nasze oczekiwania, aktywność neuronów dopaminergicznych podnosi się, jeśli jest na odwrót – to co nastąpiło nie spełnia naszych oczekiwań – neurony dopaminergiczne chwilowo obniżają swoją aktywność. Natomiast jeśli stan środowiska jest zgodny z naszymi oczekiwaniami, neurony dopaminergiczne utrzymują swój podstawowy poziom aktywności. W ten sposób do wielu obszarów naszego mózgu jest przekazywana informacja o różnicy pomiędzy realnymi konsekwencjami naszych działań a tym, czego oczekiwaliśmy. Jeśli ta różnica jest różna od zera, chwilowe podniesienie albo obniżenie ilości uwalnianej dopaminy pozwala zmodyfikować siłę połączeń synaptycznych w aktualnie aktywnych obwodach mózgu, a w ten sposób zmienić naszą wiedzę na temat konsekwencji, jakie przynoszą działania podjęte w danej sytuacji. Dzięki temu w naszych mózgach stopniowo wykształcają się obwody neuronalne pozwalające nam reagować na otaczający nas świat w taki sposób, by nasze działania przynosiły nam maksymalną korzyść. Powyżej opisane obserwacje aktywności elektrycznej neuronów dopaminergicznych naszych mózgów, w połączeniu z istniejącymi modelami uczenia się,

zaowocowały pod koniec zeszłego wieku sformułowaniem teorii błędu przewidywania nagrody (ang. *reward prediction error theory*) [8, 2]. Od tamtej pory została ona na wiele sposobów pozytywnie zweryfikowana poprzez pokazanie, że przynajmniej część neuronów dopaminergicznych naszego mózgu w swojej aktywności elektrycznej koduje informację o wartości (ang. *value*) odbieranych bodźców i zdarzeń, w odniesieniu do posiadanych, opartych o wcześniejsze doświadczenia oczekiwań. Szczególnie trafne wydaje się współczesne ujęcie teorii błędu przewidywania nagrody, zaproponowane w 2017 roku przez Mitsuko Watabe-Uchida i jej współpracowników: „Mózg jest maszyną tworzącą przewidywania. (...) Wydarzenia, których te przewidywania dotyczą w końcu kiedyś następują. Różnica pomiędzy tym, co było oczekiwane, a tym co nastąpiło, to błąd przewidywania, który jest fundamentalny dla uczenia się mózgu w oparciu o doświadczenie. Jeśli ten błąd jest mały, nie ma potrzeby się uczyć. Jeśli jednak błąd jest duży, przewidywanie musi zostać uaktualnione. W ten sposób mózg zapewnia optymalniejsze przewidywanie w przyszłości” [11].

Nie ważne co – ważne, że ważne

Jednak nie wszystkie neurony dopaminergiczne przekazują obwodom naszego mózgu wynik prostego równania: „stan aktualny minus stan oczekiwany”, zakodowany w zmianach poziomu swojej aktywności i ilości uwalnianej dopaminy. Badania ostatnich kilkunastu lat pokazały bowiem, że aktywność elektryczna pewnej grupy neuronów dopaminergicznych naszych mózgów wymyka się spod prawideł teorii błędu przewidywania nagrody [1, 3]. Pokazano, że ten wymykający się spod prawideł obowiązujących teorii rodzaj neuronów dopaminergicznych wzmacnia generowanie wyładowań elektrycznych, gdy doświadczamy czegoś, co jest istotne (ang. *salient*), bez względu na to jaką to ma wartość w porównaniu z naszymi oczekiwaniami. Wyrażnie widać to w przypadku, gdy zwierzę doświadcza czegoś nieprzyjemnego, tzw. bodźca awersyjnego, czego przykładem stosowanym w warunkach laboratoryjnych jest skierowanie na nos zwierzęcia strumienia powietrza albo uszczypnięcie łapy. W takiej sytuacji neurony dopaminergiczne działające zgodnie z błędem przewidywania nagrody obniżają poziom swojej aktywności, tym silniej im większym zaskoczeniem było nieprzyjemne doznanie albo nie zareagują w ogóle, jeśli nieprzyjemne doznanie było w pełni oczekiwane. Pewna populacja neuronów

dopaminergicznych zareaguje jednak niezależnie od tego, jakim dana sytuacja jest zaskoczeniem, podnosząc poziom swojej aktywności elektrycznej i zwiększając ilość dopaminy uwalnianej w niektórych obszarach naszego mózgu. W ten sposób obwody neuronalne, na przykład naszej kory mózgowej, jąder podstawnych kresomózgowia i układu limbicznego, są informowane o tym, że dzieje się coś istotnego, co wymaga rozpoznania, oceny i ewentualnej reakcji. Zatem w oparciu o wyniki badań neuronaukowców wydaje się, że aktywność elektryczna neuronów dopaminergicznych, a tym samym zmiany ilości uwalnianej w naszych mózgach dopaminy, nadaje informacjom docierającym do poszczególnych obwodów neuronalnych etykiety mówiące o tym, jaką wartość i istotność ma to, czego te informacje dotyczą. W zależności od tego, czy na tej etykietce znajdzie się informacja: „korzystne/lepsze”, „niekorzystne/gorsze” i/lub „ważne/istotne”, „nieważne/nieistotne”, połączenia neuronalne w naszych mózgach ulegną modyfikacji, która zapewni, że w przyszłości w podobnej sytuacji podejmiemy działania/decyzje, które zwiększą prawdopodobieństwo uzyskania korzyści i/lub zapobiegną poniesienia strat.

Przypadek szczególny – nowość

Jedną z cech decydujących o tym, że dany element otaczającego nas świata postrzegamy jako istotny, jest jego nowość. Rozumiemy ją w prosty i intuicyjny sposób, jako cechę lub stan bycia nowym. Nowe może być niemal wszystko: okoliczności, wydarzenia, ludzie, przedmioty, zwierzęta... Lista w zasadzie się nie kończy. Nikogo z nas nie zaskakuje to, że w większości przypadków dzieci mając do wyboru znajome i nowe zabawki, sięgną po te nowe, nawet jeśli stare i ulubione są łatwo dostępne, lub że szczury będą chętniej badać nowo otwartą część labiryntu, niż tę, którą zdążyły wcześniej poznać. Nowość stanowi tak immanentny element naszego życia, że zaskakiwać może traktowanie nowości jako pojęcia/cechy ważnej z punktu widzenia neuronauki. A jednak tak jest; nowość, jej detekcja oraz często nieuświadomiona preferencja nowości jest nie tylko kluczowa dla prawidłowego funkcjonowania ludzi i zwierząt, ale także niezbędna do przeżycia. Jak to możliwe?

Współcześnie żyjące zwierzęta, w tym ludzie, w toku ewolucji wykształciły umiejętność wykrywania i reagowania na nowe bodźce. Zdolność ta daje możliwość adaptacji do różnorodnego i zmieniającego się środowiska, a tym samym zwiększa

szanse na przeżycie. W naturalnym środowisku odpowiednia reakcja na nowe okoliczności, w tym na przedstawicieli tego samego lub innego gatunku, może uratować życie (poprzez unikanie, jeśli „nowe” stanowić będzie zagrożenie) lub zwiększyć dostosowanie osobnika (ang. *fitness*), czyli jego sukces ewolucyjny (poprzez zainteresowanie i eksplorację, jeśli nowością będzie partner/partnerka do rozrodu lub nowe, odżywcze pożywienie). Preferencja nowości jest więc jednym z ważnych źródeł sukcesu ewolucyjnego ssaków, i choć charakterystyczna jest ona dla większości tych zwierząt, to u ludzi jest ona szczególnie silnie wykształcona.

Związek nowości z pamięcią i jak to wykorzystać

Nasze mózgi są szczególnie nastawione na zapamiętywanie zdarzeń, które różnią się od poprzednich doświadczeń, a adaptacja do nich jest kluczowa dla przetrwania. Zdolność do detekcji nowości związana jest z pamięcią: by trafnie ocenić, że coś jest nowe, musi być to porównane z istniejącymi już w pamięci engramami.

Nowe doświadczenia, jako istotne bodźce, indukują uwalnianie dopaminy, między innymi w hipokampie, a proces ten sprzyja wzmocnieniu pamięci. Źródłem tego neurotransmitera w hipokampie jest między innymi wspomniane wcześniej brzuszne pole nakrywkowe śródmózgowia [5]. Dodatkowo, jeśli coś nowego przykuje naszą uwagę, zwiększa się prawdopodobieństwo, że zapamiętamy rzeczy, które wydarzyły się tuż przed lub tuż po tym wydarzeniu. Nowe zdarzenia i okoliczności nie tylko powodują uwalnianie dopaminy, a tym samym zwiększają szanse, że je zapamiętamy, ale ekspozycja na nowość wzmacnia zapamiętywanie także niezwiązanych bezpośrednio z nowością okoliczności. Potwierdzają to liczne badania na zwierzętach i ludziach. W jednym z przykładów badano myszy, które były szkolone w znajdowaniu jedzenia ukrytego w wypełnionych piaskiem otworach w podłodze. Po okresie szkolenia (kodowania), myszy pamiętały lokalizację jedzenia jeszcze po jednej godzinie, ale już nie po 24 godzinach. Kluczowym odkryciem było to, że jeżeli część badanych zwierząt, w czasie pomiędzy fazą uczenia się a fazą szukania jedzenia po 24 godzinach, przez zaledwie pięć minut mogła eksplorować zupełnie nowe pudełko, ich zdolność utrzymania w pamięci pozycji ukrytych smakołyków znacznie się wydłużyła. Tylko myszy, które doświadczyły ekspozycji na nowość, były w stanie przypomnieć sobie lokalizację jedzenia 24 godziny później;

ich pamięć wyraźnie się polepszyła w porównaniu z grupą, która całe doświadczenie przeżyła w standardowych, znajomych warunkach [10].

Także badania na ludziach wykazały, że doświadczanie nowości może wzmacniać pamięć. Jednym z wielu przykładów jest badanie, w którym wykorzystano funkcjonalny rezonans magnetyczny (ang. *functional magnetic resonance imaging*), by zweryfikować wpływ nowości na zdolność do zapamiętywania słów przez uczestników badania. W badaniu tym uczestnicy oglądali najpierw serię nowych albo też znanych już zdjęć, a następnie musieli przestudiować listę słów. Kiedy uczestnicy mieli możliwość oglądania nowych zdjęć, lepiej i swobodniej przypominali sobie studiowane słowa, niż uczestnicy, którzy oglądali znane sobie zdjęcia [4]. Wielu z nas nieświadomie wykorzystuje ten pozytywny wpływ nowości na zdolność do zapamiętywania, wybierając na naukę do klasówek czy egzaminów nie tylko domowe zacisze, ale także kawiarnię, park czy inne miejsce, w którym doświadczamy nowych bodźców. Okazuje się, że wykorzystujemy w ten sposób utrwalone przez ewolucję neuronalne mechanizmy wzmacniające pamięć.

Dlaczego zapamiętywanie nowych zdarzeń i towarzyszących im okoliczności ma takie znaczenie? Wiele wskazuje na to, że w czasie powstawania naszego gatunku uczenie się stawało się coraz ważniejsze do osiągnięcia sukcesu ewolucyjnego, a sam surowy instynkt nie wystarczał. To zdolność uczenia się tego, jak radzić sobie w nowych sytuacjach, których wcześniej nie doświadczyliśmy, pozwoliła nam tak skutecznie przystosować się do różnych środowisk. Ponadto wykształcona preferencja nowości i swoisty pociąg do niej motywował nas do odkrywania i poznawania nowych środowisk, a nasza śmiałość była nagradzana większymi szansami na przeżycie oraz, w bardziej krótkoterminowej skali, wyrzutem dopaminy i innych neuroprzekaźników potęgujących odczucie nagrody. Konsekwencją tego mechanizmu jest szerokie rozprzestrzenienie się ludzi po całym świecie i rozwój społeczeństw w niemal wszystkich rodzajach środowisk.

Preferencja nowości – czy dzisiaj ma znaczenie?

Oprócz wspomnianego wpływu na pamięć, właściwy poziom dopaminy w naszym mózgu jest niezbędny, by podtrzymać motywację do różnego rodzaju działań w naszym codziennym życiu. Jeśli wykonywaniu danej czynności w pracy, w szkole czy w domu nie będzie towarzyszył odpowiedni poziom motywacji, który na gruncie biologicznym ściśle

związany jest z uwalnianiem dopaminy, nie utrzymamy motywacji do działania i będziemy szukać innych aktywności, które zmieniają poziom tego neuroprzekaźnika w naszym mózgu. Stagnacja, rutyna i zwykła nuda to główne przyczyny utraty zainteresowania wykonywaną pracą, spadku naszej zawodowej efektywności oraz rozpadu związków międzyludzkich. Brak elementów nowości w naszym życiu, a tym samym zmuszania naszych mózgów do radzenia sobie z nieznanymi problemami lub integrowania nowych informacji, prowadzi do utraty motywacji do działania, kreatywności i innowacyjności. W wielu przypadkach utrzymanie zainteresowania danym tematem przez dłuższy czas nie jest możliwe, jeśli nie ma w nim elementu nowości. Wiedza ta pozwala na zadbanie o nasze życie zawodowe i prywatne właśnie przez świadome wplatanie w nie elementów nowości.

Nowość nie tylko jest istotna i może być nagradzająca sama w sobie, ale związana jest także z naszą motywacją do poszukiwania innych nagród. Ten element oddziaływania nowości jest motorem podejmowania przez ludzi i zwierzęta wielu aktywności, ponieważ nowe bodźce dają motywację do eksploracji. Nagradzający efekt nowości jest różnie odczuwany przez różnych ludzi; część populacji określić można jako wysoce preferującą nowość, a jej przedstawicieli jako neofilów. Wśród ludzi znajdują się też i tacy, którzy nowości unikają, i których określić można jako neofobów. Co ciekawe, neofilia mocno koreluje z długowiecznością, a ludzie ciągle poszukujący nowych wrażeń (oczywiście w granicach rozsądku, nie narażając się przy tym na utratę zdrowia czy życia), żyją statystycznie dłużej i szczęśliwiej niż ludzie unikający nowości. Co więcej, do późnych lat swojego życia, zachowują oni lepszą pamięć i zdolność uczenia się.

W dużej mierze neofilia jest cechą, którą dziedziczymy po przodkach. Okazuje się, że otwartość na nowe doświadczenia związana jest z posiadaniem specyficznej odmiany genu kodującego enzym – monoaminooksydazę A, odpowiedzialny za degradację dopaminy, serotoniny i noradrenaliny, neuroprzekaźników bezpośrednio związanych z kontrolą motywacji, nastroju i wzbudzenia mózgowia [9].

Naturalna preferencja nowości może być i jest wykorzystywana także w mniej przyjazny dla współczesnego człowieka sposób. Wiele podmiotów, które swoją działalność opierają na sprzedaży, stara się wychować współczesnego konsumenta w duchu wzmożonego zapotrzebowania na nowość. I nie trzeba być naukowcem, by dostrzec, że ten proces wychowaw-

czy przynosi zamierzone skutki. W nowoczesnych społeczeństwach często obserwowany jest nadmierny konsumpcjonizm, który powstał między innymi na bazie naszej preferencji nowości. Otaczające nas i pojawiające się z wysoką częstotliwością na sklepowych półkach „nowości” kuszą samym faktem bycia nowością – wystarczy zmiana opakowania, aby rozbudzić w nas chęć posiadania czy spróbowania nowej rzeczy. Nienasycone pragnienie nowości, będące charakterystyczną cechą współczesnego konsumenta, to w dużej mierze wynik wykorzystania przez specjalistów z zakresu marketingu najnowszych osiągnięć neuronauki. W książce o neuromarketingu „Mózg na zakupach” jej autor, dr A.K. Pradeep, opisuje nowość jako najbardziej efektywny czynnik w przykuwaniu uwagi, a nową informację, produkt czy opakowanie określa jako klucz do przykucia uwagi zajętego i selektywnego w wyborze obiektów zainteresowania umysłu [6]. „Nowość” w marketingu musi być (i jest) nieustannie monitorowana, bowiem jej immanentną cechą jest krótki czas bycia nowością. Wszystkie produkty, bez względu na ich oryginalność i unikalność w pierwszych fazach obecności na rynku, stają się szybko znajome. Stąd specjaliści od neuromarketingu nieustannie wdrażają procedury, które zmieniają produkty lub ich opakowania tak, by znowu jawiły się nam jako nowe. To wystarczy, by zwrócić naszą uwagę i znacznie zwiększyć szanse na decyzję o nabyciu danego produktu lub usługi. I często bez znaczenia są nasze realne potrzeby posiadania zakupionego dobra, a efektem manipulowania głęboko zakorzenioną w naszym mózgu preferencją nowości jest nadmierne wydawanie zasobów (pieniędzy, czasu, energii) na rzeczy, których nie potrzebujemy.

Bibliografia:

1. Brischoux F., Chakraborty S., Brierley D. I., Ungless M. A. (2009) Phasic excitation of dopamine neurons in ventral VTA by noxious stimuli. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106:4894–4899.
2. Colombo M. (2014) Deep and beautiful. The reward prediction error hypothesis of dopamine. *Studies in history and philosophy of biological and biomedical sciences*, 45:57–67.
3. de Jong J. W., Afjei S. A., Pollak Dorocic I., Peck J. R., Liu C., Kim C. K., Tian L., Deisseroth K., Lammel S. (2019) A Neural Circuit Mechanism for Encoding Aversive Stimuli in the Mesolimbic Dopamine System. *Neuron*, 101:133–151.e7.
4. Fenker D.B., Frey J.U., Schuetze H., Heipertz D., Heinze H., Duzel E. (2008) Novel Scenes Improve Recollection and Recall of Words. *J Cogn Neurosci.*, 20:1250–65.
5. Lisman J.E., Grace A.A. (2005) The hippocampal-VTA loop: controlling the entry of information into long-term memory. *Neuron*, 2:703–13.
6. Pradeep A.K. (2011) Mózg na zakupach. Neuromarketing w sprzedaży. Onepress.
7. Rescorla R.A., Wagner A.R. (1972) A theory of Pavlovian conditioning: variations in the effectiveness of reinforcement and non reinforcement. *Classical conditioning II: current research and theory*. Black & Prokasy (eds.), New York, Appleton-Century-Crofts, 64–99.
8. Schultz W., Dayan P., Montague P. R. (1997) A neural substrate of prediction and reward. *Science* 275:1593–1599.
9. Shiraishi H., Suzuki A., Fukasawa T., Aoshima T., Ujiie Y., Ishii G., Otani K. (2006) Monoamine oxidase A gene promoter polymorphism affects novelty seeking and reward dependence in healthy study participants. *Psychiatr Genet.* 16:55–8.
10. Takeuchi T., Duszkiwicz A.J., Sonneborn A., Spooner P.A., Yamasaki M., Watanabe M., Smith C.C., Fernández G., Deisseroth K., Greene R.W., Morris R.G.M. (2016) Locus coeruleus and dopaminergic consolidation of everyday memory. *Nature*, 15:357–362.
11. Watabe-Uchida M., Eshel N., Uchida N. (2017) Neural Circuitry of Reward Prediction Error. *Annual review of neuroscience*, 40:373–394.