

Teksti: LAURI NUMMENMAA

Aivot, mielihyvä ja liikunta



Tunteet koettavat koko ajan kertoa meille, mitkä ympäristön ja kehomme tapahtumat ovat hyödyllistä ja mitkä haitallisia.

Tunnejärjestelmät myös ohjaavat meitä sekä liikkumaan että välttämään liikuntaa.

Tunteet saavat meidät kirjaimellisesti liikkumaan tai pysähtymään – sekä hyvässä että pahassa. Ilon ja onnen tunteet saavat meidät juoksemaan matkalta palaavaa rakastamme vastaan lentoasemalla, toisaalta pimeällä kujalla kimppuumme hyökkäävän narkomaanin laukaisema pelko saattaa lamaannuttaa meidät ja jähmettää koko kehomme paikalleen.

Tunteet ohjaavat toimintaamme paitsi elämän käännekohdissa, myös lukuisissa arkipäivän tilan-

Aivojen palkkiojärjestelmä säätelee toisaalta motivaatiotamme erilaisten asioiden tekemiseen, sekä toisaalta mielihyvän kokemuksia, jotka seuraavat kun saavutamme asettamiamme tavoitteita.

teissa. Myönteiset tunteet myös motivoivat meitä erilaisten harrastusten kuten musiikin tai liikunnan pariin. Vuosittain yli viisi miljoonaa ihmistä kuolee maailmassa liian vähäisen liikunnan aiheuttamiin liittämissairauksiin (Lee ym, 2012). Toisaalta liikunta on myös tärkeä mielenterveyttä tukeva ja myönteistä mielialaa ylläpitävä tekijä (Penedo & Dahn, 2005). Kasanterveydellisistä syistä onkin tärkeää ymmärtää millaiset keskushermostotason tekijät säätelevät motivaatiota liikkumiseen, ja saavat toiset ihmiset harrastamaan liikuntaa ja toiset pysymään passiivisina.

Lähtökohtaisesti liikumme päästäksemme paikasta toiseen. Hengissä säilymisen kannalta keskeiset tavoitteet, kuten ruuan hankinta, parittelukumppanin ja pesäpaikan valinta sekä toisaalta saalistajien välttely pitävät eläimet jatkuvassa liikkeessä. Kun ruokaa ja muita resursseja on rajallisesti, ylimääräisen liikunnan välttäminen on villieläimille hyödyllinen strategia. Ihmisillä tilanne on kuitenkin kääntynyt pääläelleen – teknologisen kehityksen ja yhteiskuntasuunnittelun vuoksi luonnollinen tarve liikuntaan on vähentynyt, ja liikunnan ja energiankulutuksen välttelystä on tullut liiankin helppoa. Koska liikunta on kuitenkin edelleen välttämätöntä hyvinvoinnillemme, joudumme kehittämään jatkuvasti erilaisia keinoja fyysisen kunnon ylläpitämiseen. Pelkkä liikkuminen mekaanisesti paikasta toiseen ei kuitenkaan ole sinällään miellyttävää tai

palkitsevaa. Tämän vuoksi joudumme tahdonalaisesti huolehtimaan riittävän liikunnan määrästä, sekä kehittämään sellaisia liikunnan muotoja ja -rutiineja, jotka kokosimme mahdollisemman miellyttävinä.

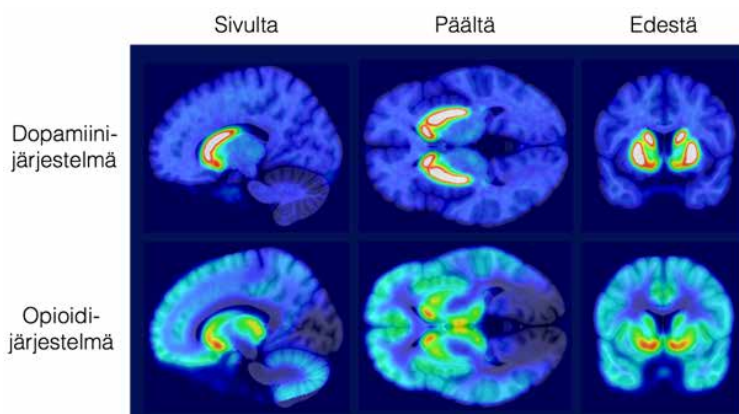
Aivojen palkkiojärjestelmä

Liikunta on monille meistä erittäin motivoivaa, palkitsevaa ja koukuttavaa, ja sen aiheuttamat mielihyvän tunteet ovat tärkeä liikuntaharrastusta ylläpitävä tekijä (Aaltonen ym, 2012). Nämä voimakkaat kokemukset perustuvat siihen, että samat aivojen radastot, jotka saavat meidät syömään ja parittelemaan, tuottavat myös liikuntaan ja moneen muuhun asiaan liittyviä mielihyvän ja motivaation tunteita (Boecker et al., 2008; Katsyri, Hari, Ravaja, & Nummenmaa, 2013; Mathes ym., 2010).

Aivojen *palkkiojärjestelmä* säätelee toisaalta motivaatiotamme erilaisten asioiden tekemiseen, sekä toisaalta mielihyvän kokemuksia, jotka seuraavat kun saavutamme asettamiamme tavoitteita. Tällainen mekanismi palvelee tavoitteellista toimintaa ja oppimista: eläimet ja ihmiset ovat luonnostaan motivoituneita hankkimaan ruokaa, suojaa ja jälkeläisiä. Näissä tavoitteissa onnistuminen tuntuu kokemuksellisesti palkitsevalta, mikä edesauttaa miellyttävältä tuntuneiden asioiden tekemistä myös jatkossa.

Dopamiini ja motivaatio

Palkkiojärjestelmän dopamiini-välittäjäaineeseen perustuva radasto on keskeinen motivaatiotamme säätelevä mekanismi. Dopamiinijärjestelmä reagoi biologisesti tärkeisiin homeostaasia ylläpitäviin ylläkkeisiin kuten syömiseen (Small, Jones-Gotman, & Dagher, 2003), mutta toisaalta myös abstrakteihin palkkioihin kuten musiikkiin (Salimpoor, Benovoy, Larcher, Dagher, & Zatorre, 2011) tai videopelien pelaamiseen (Katsyri, ym., 2013; Koeppe ym., 1998). Dopamiinijärjestelmään suoraan vaikuttavat huumausaineet kuten kokaiini ja amfetamiini lisäävätkin sekä eläinten että ihmisten motivaatiotilaa, ja aikaansaavat ympäristön aktiivista tutkimista (Gosnell & Levine, 2009; Nathan & Bullmore, 2009). Tämä järjestelmä onkin monien päihderiippuvuuk-sien taustalla (Martinez ym., 2012; Volkow ym., 2001; Volkow ym., 1996). Dopamiinijärjestelmän toimintamuutokset eivät välttämättä aiheudu pelkästään päihdeiden farmakologista vaikutuksista. Myös esimerkiksi peliriippuvuusoireiden voimak-



KUVA 1. Motivaatiota säätelevien tyypin 2 dopamiinireseptorien sijainti (ylärivi) sekä mielihyvää säätelevien myopioidireseptorien (alarivi) sijainti ihmisaivoissa. Kuvat on muodostettu positroniemissiotomografian avulla.

kuus on yhteydessä dopamiinijärjestelmän toiminnan muutoksiin (Joutsa ym., 2012), joten samalla tavalla esimerkiksi säännöllinen urheileminen ja sen aiheuttama toistuvat dopaminerginen aktiivisuus voi auttaa pysyvien liikuntatottumusten muodostamisessa. Eläintutkimuksissa dopamiinijärjestelmän toimintamuutoksien onkin huomattu olevan yhteydessä alentuneeseen liikuntamotivaatioon (Mathes, ym., 2010). Geneettisesti määräytyneet erot aivojen motivaatiota säätelevien järjestelmien toiminnassa voivat siis olla myös ihmisten erilaisten liikuntatottumuksien taustalla.

Opioidit ja mielihyvää

Siinä missä palkkiojärjestelmän dopaminerginen radasto säätelee motivaatiota, järjestelmän opioiderginen (opioidi-välittäjäaineisiin perustuva) osa liittyy keskeisesti mielihyvän kokemusten tuottamiseen. Opioidien annostelu suoraan palkkiojärjestelmään aiheuttaa eläimillä voimakkaita mielihyvän kokemuksia (Bozarth & Wise, 1981; Pecina & Berridge, 2000). Vastaavasti opioidijärjestelmään vaikuttavat huumausaineet ja lääkkeet kuten heroiini ja morfiini aiheuttavat ihmisillä voimakkaita mielihyvän kokemuksia. Mutta toisin kuin dopamiinijärjestelmään vaikuttavat aineet (esimerkiksi amfetamiini), ne eivät juurikaan muuta yksilön motivaatiotilaa (Gosnell & Levine, 2009; Nathan & Bullmore, 2009).

Parhaimmillaan kuormittava liikunta tuntuu palkitsevalta, joskus jopa euforiselta. Liikunnan aiheuttamat myönteiset mielialavaikutukset välittyvät todennäköisesti endogeenisten opioidien ja erityisesti β -endorfiinien kautta. Kuormittava liikunta lisää β -endorfiinien pitoisuutta veressä (Morgan, 1985; Yeung, 1996), ja pitkäkestoinen raskas liikuntasuoritus voi myös aiheuttaa opioidipeptidien erittymistä keskushermostossa (Boecker, ym., 2008), aiheuttaen euforisia tuntemuksia. Nämä vaikutukset perustuvat sekä kehon omien opiaattien mielihyvää aiheuttaviin sekä kipua ja stressiä lievittäviin vaikutuksiin, ja tämän mekanismin vuoksi liikunta todennäköisesti lievittääkin myös stressiä.

Opioidijärjestelmä on keskeinen myös sosiaalisen yhteenkuuluvuuden tunteiden tuottamiseen ja sosiaalisten suhteiden ylläpitämiseen osallistuva mekanismi (Nummenmaa ym., 2015; Panksepp, Herman, Vilberg, Bishop, & Deeskinazi, 1980). Sosiaalinen kanssakäyminen on itsessään palkitsevaa – todennäköisesti juuri siksi, että yhteistyö ja ryhmässä toimiminen on lajillemme niin tärkeää (Trezza, Damsteegt, Achterberg, & Vanderschuren, 2011).

Tämän vuoksi joukkueurheilu saattaa aiheut-

taa poikkeuksellisen voimakasta euforiaa: aivojen mielihyvakeskukset reagoivat paitsi liikunnan, myös samassa yhteydessä tapahtuvan sosiaalisen kanssakäymisen aiheuttamaan mielihyvään (Cohen, Ejsmond-Frey, Knight, & Dunbar, 2009; Tarr, Launay, & Dunbar, 2016). On jopa esitetty, että monet sosiaalisen kanssakäymisen muodot kuten joukkueliikunta, pelit ja tanssiminen ovat alun perin kehittyneet tukemaan ihmisten välisten sosiaalisten suhteiden ja verkostojen muodostumista (Cohen, et al., 2009).

Opioidijärjestelmä on liikunnan kannalta keskeinen myös sen vuoksi, että se säätelee ruokahalua ja syömistä ihmisillä ja muilla nisäkkäillä (Berridge, Ho, Richard, & DiFeliceantonio, 2010). Opioidijärjestelmän toiminta muuttuukin lihomisen myötä (Karlsson ym., 2015). Madaltuneiden opioiditasojen johdosta liikalihavat henkilöt eivät kenties koe syömisestä odottamaansa mielihyvää, mikä voi johtaa ylensyöntiin toivotun mielihyvätason saavuttamiseksi. Toisaalta nämä muutokset voivat vaikuttaa myös liikuntatottumuksiin, jos liikunnan aiheuttamat mielihyvän kokemukset laimenevat lihomisen myötä. Tämä johtaa edelleen itseään vahvistavaan negatiiviseen kehään, jossa vähäinen liikunnasta saatava nautinto lisää lihomisriskiä entisestään.

Miksi liikunnasta nauttiminen voi olla vaikeaa?

Palkkiot ja niihin liittyvät mielihyvän tuntemukset tehostavat oppimistamme. Suklaan syöminen aiheuttama mielihyvää saa meidän syömään suklaata myös jatkossakin, koska opimme syy-yhteyden syömisestä ja siitä seuraavan kylläisyyden tunteen ja nautinnon välillä.

Mitä välittömämpi tämä syy-yhteys on, sitä nopeammin oppimista tapahtuu. Liikunnan aiheuttamat palkkiot syntyvät kuitenkin pidemmällä aikavälillä. Suklaan syöminen antaa meille välitöntä nautintoa, mutta kesken kuormittavaa ja kivuliasta liikuntasuoritusta voi olla vaikeaa nauttia säännöllisen liikunnan tuomasta pitkän tähtäimen palkkiosta – hyvästä yleiskunnosta ja mahdollisesti pitkälle vanhuusikään kestävästä hyvästä terveydestä. Lisäksi ihmisillä on taipumus pitää tulevaisuudessa saatavia palkkioita vähempiarvoisena kuin saman tien saatavia: suurin osa ihmisistä ottaisi työstä saatavana palkkiona mieluummin 10 euroa tänään kuin 11 euroa huomenna, vaikka molemmissa tilanteissa palkkion saaminen olisi täysin varmaa (Green & Myerson, 2004). Luonnossa elävillä eläimillä tällainen strategia onkin toimiva, koska tänään tarjolla olevaa ravintoa ei välttämättä ole enää huomenna saatavilla. Tämän vuoksi lenkille lähteminen ja siitä mahdollisesti tunnin ponnistelun päästä seuraava nautinto ei siis tunnu-

Palkkiot ja niihin liittyvät mielihyvän tuntemukset tehostavat oppimistamme. Mitä välittömämpi tämä syy-yhteys on, sitä nopeammin oppimista tapahtuu.

Parhaimmillaan kuormittava liikunta tuntuu palkitsevalta, joskus jopa euforiselta. Vaikutukset perustuvat sekä kehon omien opiaattien mielihyvää aiheuttaviin sekä kipua ja stressiä lievittäviin vaikutuksiin. Tämän mekanismin vuoksi liikunta lievittää myös stressiä.

kaan yhtä houkuttelevalta kuin suklaan syömisen tai television katselun aiheuttama hyvinolon tunne.

Liikunnan aiheuttama mielihyvä ei myöskään ala välittömästi fyysisen harjoittelun alettua. Ensimmäiset liikuntakerrat eivät välttämättä aiheuta voimakkaita mielihyvän tuntemuksia, vaan huonokuntoinen henkilö saattaa kokea rasittavan liikunnan jälkeen kiukkuu, kipua, tai vaikkapa pahoinvointia. Tällaiset kielteiset tuntemukset ohjaavat myös oppimista – ne saavat meidät tehokkaasti välttämään niiden aiheuttajaa (LaBar, Gatenby, Gore, LeDoux, & Phelps, 1998). Tämän vuoksi liikunnan aloittaminen voikin olla hyvin vaikeaa, ja erityisesti rasittavan liikunnan aiheuttamat kielteiset tunteet ovat omiaan heikentämään harjoittelumotivaatiota (Saaniyoki et al., 2015). Toistuva liikuntaharjoittelu kuitenkin nostaa kipukynnystä (Smith & Lyle, 2006), jolloin kuormittavastakin liikunnasta voi alkaa nauttimaan. Samoin toistojen karttuessa ihminen oppii vähitellen yhdistämään liikunnan siitä myöhemmin seuraavaan nautintoon, mikä alkaa toimimaan tehokkana motiivina liikuntaharrastuksen ylläpitämiseen.

Rasittava kuntoliikunta edellyttää kuitenkin jatkuvaa tasapainoilua liikunnan tuottaman mielihyvän ja toisaalta kivun ja rasituksen tunteiden kanssa. Ihmiset eivät onneksi toimi pelkästään tunnejärjestelmämme automatiikan armoilla, vaan pystymme säätelemään tunteitamme tietoisesti (Gross, 1998). Aivojen otsalohkon sivu- ja etuosan alueet voivat vaikuttaa suoraan varsinaisten tunnejärjestelmien toimintaan joko heikentäen tai vahvistaen niiden toimintaa (Buhle et al., 2014). Samat otsalohkon alueet osallistuvat myös tietoisien tunnekokemusten (kuten ”olen iloinen”) tuottamiseen, jolloin ne voivat toimia rajapintana ulkoisen ja sisäisen maailmamme välillä (Saarimäki et al., 2015). Tietoisuus omista tunteista ja niiden aiheuttajista onkin oleellista jotta jaksaisimme kuntoilla säännöllisesti. Kun tiedämme, että raskaan harjoittelun aiheuttama kipua on tilapäistä ja että se johtaa myöhemmin hyvinolon

tunteisiin ja parempaan terveyteen, voimme pinnistellä harjoituksen loppuun vaikka kipusignaalit koettavatkin saada kehon lopettamaan fyysisesti kuormittavan liikuntasuorituksen.

Mistä motivaatiota ja mielihyvää liikuntaan?

Liikunnalla ja tunteilla on vastavuoroinen suhde. Kehomme fysiologinen tila vaikuttaa suoraan siihen, millaisia tunteita kulloinkin koemme; (Hietanen, Glerean, Hari, & Nummenmaa, 2015; Nummenmaa, Glerean, Hari, & Hietanen, 2014); toisaalta tunteemme vaikuttavat suoraan siihen millaisiin toimiin tartumme arkielämässämme.

Parhaimmillaan lopputuloksena on itseään vahvistava myönteinen silmukka, jossa liikunta aiheuttaa myönteisiä tunteita jotka lisäävät entisestään liikuntamotivaatiota. Huonoimmillaan sama palautusilmukka voi kuitenkin kääntyä kielteiseksi. Kuten muissakin tavoissa – sekä hyvissä että pahoissa selaisissa – toisto on tärkeää, jotta liikunnasta tulee säännöllistä (Volkow & Wise, 2005).

Onkin tärkeää, että liikunnasta saavat myönteiset kokemukset seuraavat välittömästi liikuntasuoritusta, jotta harjoittelusta tulee säännöllistä. Liian pitkälle tulevaisuuteen suuntautuva, kunnianhimoinen tavoite vaikkapa merkittävästä painon pudotuksesta liikunnan myötä kostautuu nopeasti, kun myönteinen kehitys koetaan liian hitaaksi.

Sosiaalisten suhteiden merkitystä liikuntamotivaatiolle ei voi myöskään korostaa liikaa. Jos pelkkä lenkille lähteminen ei tunnu houkuttelevalta, hyvien ystävien tapaaminen juoksemisen ohessa voi toimia riittävänä kannusteena liikkeelle lähtemiseen. Parhaassa tapauksessa vaikkapa kaveriporukan, perheen tai työpaikan yhteisellä urheiluvuorolla voidaan hoitaa samanaikaisesti monia ihmiselämän tärkeimpiä asioita – sosiaalisia suhteita, psyykkistä toimintakykyä ja hyvää terveyttä.

LAURI NUMMENMAA, FT

Lääketieteellisen mallintamisen ja kuvankäsittelyn apulaisprofessori

**Turun PET-keskus ja Psykologian laitos,
Turun yliopisto**

Sähköposti: lauri.nummenmaa@utu.fi

LÄHTEET:

Aaltonen, S., Leskinen, T., Morris, T., Alen, M., Kaprio, J., Liukkonen, J., & Kujala, U. M. 2012. Motives for and barriers to physical activity in twin pairs discordant for leisure time physical activity for 30 years. *International Journal of Sports Medicine*, 33, 157–163.

Berridge, K. C., Ho, C.-Y., Richard, J. M., & DiFeliceantonio, A. G. 2010. The tempted brain eats: Pleasure and desire circuits in obesity and eating disorders. *Brain Research*, 1350, 43–64.

Boecker, H., Sprenger, T., Spilker, M. E., Henriksen, G., Koppenhoefer, M., Wagner, K. J., . . . Tolle, T. R. 2008. The runner's high: Opioidergic mechanisms in the human brain. *Cerebral Cortex*, 18, 2523–2531.

Bozarth, M. A., & Wise, R. A. 1981. Intra-cranial self-administration of morphine into the ventral tegmental area in rats. *Life Sciences*, 28, 551–555.

Buhle, J. T., Silvers, J. A., Wager, T. D., Lopez, R., Onyemekwu, C., Kober, H., . . . Ochsner, K. N. 2014. Cognitive reappraisal of emotion: A meta-analysis of human neuroimaging studies. *Cerebral Cortex*, 24, 2981–2990.

Cohen, E. E. A., Ejsmond-Frey, R., Knight, N., & Dunbar, R. I. M. 2009. Rowers' high: Behavioural synchrony is correlated with elevated pain thresholds. *Biology Letters*.

Gosnell, B. A., & Levine, A. S. 2009. Reward systems and food intake: Role of opioids. *International Journal of Obesity*, 33, S54–S58.

Green, L., & Myerson, J. 2004. A discounting framework for choice with delayed and probabilistic rewards. *Psychological Bulletin*, 130, 769–792.

Gross, J. J. 1998. Antecedent- and response-focused emotion regulation: Divergent consequences for experience, expression, and physiology. *Journal of Personality and Social Psychology*, 74, 224–237.

Hietanen, J. K., Glerean, E., Hari, R., & Nummenmaa, L. 2015. Bodily maps of emotions across child development. *Developmental Science*, n/a-n/a.

Joutsa, J., Johansson, J., Niemela, S., Ollikainen, A., Hirvonen, M. M., Piepponen, P., . . . Kaasinen, V. 2012. Mesolimbic dopamine release is linked to symptom severity in pathological gambling. *Neuroimage*, 60, 1992–1999.

Karlsson, H. K., Tuulari, J. J., Tuominen, L., Hirvonen, J., Honka, H., Parkkola, R., . . . Nummenmaa, L. 2015. Weight loss after bariatric surgery normalizes brain opioid receptors in morbid obesity. *Molecular Psychiatry*.

Katsyri, J., Hari, R., Ravaja, N., & Nummenmaa, L. 2013. The opponent matters: Elevated fmri reward responses to winning against a human versus a computer opponent during interactive video game playing. *Cerebral Cortex*, 23, 2829–2839.

Koepp, M. J., Gunn, R. N., Lawrence, A. D., Cunningham, V. J., Dagher, A., Jones, T., . . . Grasby, P. M. 1998. Evidence for striatal dopamine release during a video game. *Nature*, 393, 266–268.

LaBar, K. S., Gatenby, J. C., Gore, J. C., LeDoux, J. E., & Phelps, E. A. 1998. Human amygdala activation during conditioned fear acquisition and extinction: A mixed-trial fmri study. *Neuron*, 20, 937–945.

Lee, I. M., Shiroma, E. J., Lobelo, F., Puska, P., Blair, S. N., Katzmarzyk, P. T., & Lancet Phys Activity Series, W. 2012. Effect of physical inactivity on major non-communicable diseases worldwide: An analysis of burden of disease and life expectancy. *Lancet*, 380, 219–229.

Martinez, D., Saccone, P. A., Liu, F., Slifstein, M., Orłowska, D., Grassetti, A., . . . Comer, S. D. 2012. Deficits in dopamine d(2) receptors and presynaptic dopamine in heroin dependence: Commonalities and differences with other types of addiction. *Biol Psychiatry*, 71, 192–198.

Mathes, W. F., Nehrenberg, D. L., Gordon, R., Hua, K., Garland, T., & Pomp, D. 2010. Dopaminergic dysregulation in mice selectively

bred for excessive exercise or obesity. *Behavioural brain research*, 210, 155–163.

Morgan, W. P. 1985. Affective beneficence of vigorous physical activity. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 17, 94–100.

Nathan, P. J., & Bullmore, E. T. 2009. From taste hedonics to motivational drive: Central mu-opioid receptors and binge-eating behaviour. *International Journal of Neuropsychopharmacology*, 12, 995–1008.

Nummenmaa, L., Glerean, E., Hari, R., & Hietanen, J. K. 2014. Bodily maps of emotions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 646–651.

Nummenmaa, L., Manninen, S., Tuominen, L., Hirvonen, J., Kalliokoski, K. K., Nuutila, P., . . . Sams, M. 2015. Adult attachment style is associated with cerebral mu-opioid receptor availability in humans. *Human Brain Mapping*, 36, 3621–3628.

Panksepp, J., Herman, B. H., Vilberg, T., Bishop, P., & Deeskinazi, F. G. 1980. Endogenous opioids and social behaviour. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 4, 473–487.

Pecina, S., & Berridge, K. C. 2000. Opioid site in nucleus accumbens shell mediates eating and hedonic 'liking' for food: Map based on microinjection fos plumes. *Brain Research*, 863, 71–86.

Penedo, F. J., & Dahn, J. R. 2005. Exercise and well-being: A review of mental and physical health benefits associated with physical activity. *Current Opinion in Psychiatry*, 18, 189–193.

Saanijoki, T., Nummenmaa, L., Eskelinen, J. J., Savolainen, A. M., Vahlberg, T., Kalliokoski, K. K., & Hannukainen, J. C. 2015. Affective responses to repeated sessions of high-intensity interval training. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 47, 2604–2611.

Saarimäki, H., Gotsopoulos, A., Jääskeläinen, I. P., Lampinen, J., Vuilleumier, P., Hari, R., . . . Nummenmaa, L. 2015. Discrete neural signatures of basic emotions. *Cerebral Cortex*.

Salimpoor, V. N., Benovoy, M., Larcher, K., Dagher, A., & Zatorre, R. J. 2011. Anatomically distinct dopamine release during anticipation and experience of peak emotion to music. *Nature Neuroscience*, 14, 257–U355.

Small, D. M., Jones-Gotman, M., & Dagher, A. 2003. Feeding-induced dopamine release in dorsal striatum correlates with meal pleasantness ratings in healthy human volunteers. *Neuroimage*, 19, 1709–1715.

Smith, M. A., & Lyle, M. A. 2006. Chronic exercise decreases sensitivity to mu opioids in female rats: Correlation with exercise output. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 85, 12–22.

Tarr, B., Launay, J., & Dunbar, R. I. M. 2016. Silent disco: Dancing in synchrony leads to elevated pain thresholds and social closeness. *Evolution and Human Behavior*, 37, 343–349.

Trezza, V., Damsteegt, R., Achterberg, E. J. M., & Vanderschuren, L. 2011. Nucleus accumbens mu-opioid receptors mediate social reward. *Journal of Neuroscience*, 31, 6362–6370.

Volkow, N. D., Chang, L., Wang, G. J., Fowler, J. S., Ding, Y. S., Sedler, M., . . . Pappas, N. 2001. Low level of brain dopamine d2 receptors in methamphetamine abusers: Association with metabolism in the orbitofrontal cortex. *Am J Psychiatry*, 158, 2015–2021.

Volkow, N. D., Wang, G. J., Fowler, J. S., Logan, J., Hitzemann, R., Ding, Y. S., . . . Piscani, K. 1996. Decreases in dopamine receptors but not in dopamine transporters in alcoholics. *Alcohol Clin Exp Res*, 20, 1594–1598.

Volkow, N. D., & Wise, R. A. 2005. How can drug addiction help us understand obesity? *Nature Neuroscience*, 8, 555–560.

Yeung, R. R. 1996. The acute effects of exercise on mood state. *Journal of Psychosomatic Research*, 40, 123–141.