

1-1-2018

Decisiones bajo incertidumbre y neuroeconomía : una revisión

Damián Arley Hernández Preciado

Follow this and additional works at: <https://ciencia.lasalle.edu.co/economia>

Citación recomendada

Hernández Preciado, D. A. (2018). Decisiones bajo incertidumbre y neuroeconomía : una revisión. Retrieved from <https://ciencia.lasalle.edu.co/economia/580>

This Trabajo de Grado is brought to you for free and open access by the Facultad de Ciencias Económicas y Sociales at Ciencia Unisalle. It has been accepted for inclusion in Economía by an authorized administrator of Ciencia Unisalle. For more information, please contact ciencia@lasalle.edu.co.

**DECISIONES BAJO INCERTIDUMBRE Y NEUROECONOMÍA: UNA
REVISION**

DAMIÁN ARLEY HERNÁNDEZ PRECIADO

Cód. 10112031

**UNIVERSIDAD DE LA SALLE
FACULTAD DE CIENCIAS ECONÓMICAS Y SOCIALES
PROGRAMA ECONOMÍA**

2018

**DECISIONES BAJO INCERTIDUMBRE Y NEUROECONOMÍA: UNA
REVISION**

DAMIÁN ARLEY HERNÁNDEZ PRECIADO

TUTORA

CLAUDIA MILENA PICO BONILLA

MONOGRAFÍA DE GRADO PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE ECONOMISTA

UNIVERSIDAD DE LA SALLE

FACULTAD DE CIENCIAS ECONOMICAS Y SOCIALES

PROGRAMA DE ECONOMÍA

2018– II

Contenido

Resumen	4
Abstract	5
1. Introducción	6
2. Cerebro e incertidumbre	8
3. De la teoría a las neuronas	21
3.1 Utilidad esperada	22
3.2 ¿Utilidad esperada una realidad neural?	24
3.3 Actitud individual de riesgo	29
3.4 Dominancia estocástica y enfoque media-varianza	31
3.5 La teoría prospectiva.	34
3.6 Modelos bajo ambigüedad	49
4. Conclusiones y futuras directrices.	51
5. Referencias	52

Resumen

El máximo logro de la neuroeconomía ha consistido en demostrar que el valor subjetivo ocurre a nivel neuronal y que sus métodos permiten la exploración detallada de los mecanismos implicados en el proceso de toma de decisiones. La corteza orbitofrontal es la encargada de generar el valor económico de las distintas ofertas disponibles y determinar la elección, procesa la información probabilística con antelación a otras estructuras implicadas y resuelve la incertidumbre como un continuo implicando la estabilidad del circuito de decisión. Diversas características de estos grupos celulares son compatibles con los principales modelos teóricos que describen formalmente las decisiones bajo incertidumbre, particularmente, muchas de estas propiedades resaltan aspectos fundamentales de la teoría de la utilidad esperada. Esta aparente brecha entre la capacidad computacional del agente y los resultados robustos de la economía comportamental ofrece la posibilidad de enriquecer nuestra comprensión del sistema de valoración abriendo el camino a diversas líneas de investigación. La presente investigación propone una revisión literaria sobre los principales hallazgos de la neuroeconomía para la elección bajo incertidumbre.

Palabras claves: neuroeconomía, incertidumbre, córtex orbitofrontal, utilidad esperada, teoría prospectiva, dominancia estocástica

JEL Clasificación: D81, D87, A12

Abstract

The maximum achievement of neuroeconomics has been to demonstrate that the subjective value occurs at the neuronal level and whose methods allow the detailed exploration of the mechanisms involved in the decision-making process. The orbitofrontal cortex is responsible for generating the economic value of the different available offers and determining the choice, processes the probabilistic information in advance to other structures involved in this process and resolves the uncertainty as a continuum involving the stability of the decision circuit. Several characteristics of these cell groups are compatible with the main theoretical models that formally describe the decisions under uncertainty, particularly, many of these properties highlight fundamental aspects of the theory of expected utility. This apparent gap between the computational capacity of the agent and the robust results of the behavioral economy offers the possibility of enriching our understanding of the valuation system, opening the way to various lines of research. This research is literature review about the main findings of neuroeconomics under uncertainty.

Keywords: neuroeconomics, uncertainty, orbitofrontal cortex, expected utility, prospective theory, stochastic dominance.

JEL Classification: D81, D87, A12

1. Introducción

La incertidumbre está vinculada inexorablemente tanto a la economía como a la vida, esta induce a los organismos a responder frente a las variaciones frecuentes de su entorno, a crear conjeturas o creencias que les permitan estimar oportunidades futuras y prever resultados desconocidos. En ocasiones el individuo debe explorar una nueva situación frente a la que no posee ningún tipo particular de información – incertidumbre epistemológica – o en otras ocasiones su entorno cambia frecuentemente – incertidumbre estocástica.

Este tipo de decisiones han sido formalizadas teóricamente a través de una serie de axiomas determinados de manera a priori que reflejan el proceso de decisión normativo para que un agente alcance los resultados óptimos a pesar de la presencia de incertidumbre. Estos axiomas fundamentan al principal modelo analítico de decisiones en entornos inciertos, la teoría de la utilidad esperada, la cual a pesar de su satisfactoria capacidad explicativa a nivel teórico ha sido duramente cuestionada por contrastes empíricos provenientes del terreno de la economía comportamental al identificar discordancia entre sus predicciones y las elecciones reveladas por los individuos, no obstante, otros contrastes empíricos respaldan las predicciones de esta teoría.

Frente a esta ausencia de consenso en términos empíricos los métodos propios de la neuroeconomía¹ tienen el potencial para someter a contraste directo cada uno de los axiomas en las etapas tempranas de la decisión, establecer relaciones de causalidad y determinar los efectos que causan decisiones atípicas a las predichas por las teorías de elección bajo incertidumbre. La presente revisión pretende responder si la neuroeconómica

¹Dentro de la investigación neuroeconómica principalmente se emplean tres tipos de métodos de investigación: i) electrofisiológicos, que consisten en insertar microelectrodos en regiones específicas de la corteza encefálica para registrar los cambios del potencial eléctrico extracelular en vecindad al electrodo, esta metodología adolece de poca resolución espacial y está limitado únicamente a animales no humanos; ii) Imágenes funcionales principalmente la resonancia magnética funcional (fMRI): esta técnica correlaciona el incremento de actividad neural con la demanda de oxígeno celular transportada por medio del flujo sanguíneo, la hemoglobina interactúa con el campo magnético distorsionando su intensidad en la región donde incrementa la irrigación sanguínea – esta medición se conoce como BOLD, no obstante, su baja resolución espacial impide diferenciar entre poblaciones neuronales distintas pero anatómicamente muy cercanas; y finalmente, iii) estudios de lesiones, inducidas en animales y accidentales en humanos, permiten establecer relaciones de causalidad, sin embargo adolecen de fina resolución espacial.

puede contribuir con evidencia más robusta que permita resolver esta falta de consenso experimental.

El principal logro de la neuroeconomía ha consistido en demostrar que los valores subjetivos son explícitamente codificados a nivel neuronal. Un consenso creciente atribuye a subpoblaciones neuronales de la corteza orbitofrontal – en adelante OFC – la capacidad computacional para codificar distintos determinantes del valor, integrarlos y efectuar una elección determina. Durante etapas tempranas de la decisión, un grupo celular asigna valor subjetivo a cada una de las opciones disponibles mientras otra subpoblación se encarga de codificar la información probabilística implicando que el OFC combina ambas fuentes de información para determinar la decisión, hecho compatible con distintos modelos teóricos que describen formalmente las decisiones bajo incertidumbre. Esta estructura cortical ha sido encontrada activa tanto en decisiones que involucran riesgo como ambigüedad y algunas de sus subpoblaciones codifica la señal de predicción de error de riesgo con antelación a otras estructuras relacionadas, por tanto, resuelve la incertidumbre como un continuo.

Pese a estos satisfactorios hallazgos, la mayor parte de investigación en torno a la elección bajo incertidumbre han sido desarrollada con el objetivo de comprobar modelos de aprendizaje u otros procesos cognitivos, no obstante, los pocos enfocados directamente a contrastar la noción de riesgo económico lo hacen principalmente desde la óptica de media-varianza (Burke y Tobler, 2011), mientras que el enfoque axiomático en situaciones de incertidumbre al parecer no ha promovido el interés particular de los investigadores.

Por tal motivo la presente investigación documental intenta recopilar y esquematizar la evidencia empírica relacionada con los axiomas de la utilidad esperada de tal manera que promueva futuras investigaciones que permitan aclarar el proceso de valoración bajo incertidumbre. La selección de literatura preliminarmente consistió en la exploración de documentos por medio de PubMed, Google Académico y bases de datos incluyendo las palabras claves “neuroeconomy”, “uncertainty”, “decision” utilizando como criterio de selección los trabajos con mayor número de citas, posteriormente los criterios de búsqueda fueron refinados haciendo énfasis a la temática de interés – a manera de ejemplo: “expected utility”, “OFC”, “vmPFC” – y restringiendo los resultados desde 2015 a la

actualidad. Posteriormente la información fue organizada epistemológicamente de acuerdo con la explicación del sistema de valoración – utilidad y probabilidad, o su relación con las principales teorías de elección bajo incertidumbre.

Dado el propósito general de aclarar el proceso de elección bajo incertidumbre a partir de una revisión de los resultados experimentales de la neuroeconomía, la siguiente sección esquematiza el conocimiento actual en torno a las estructuras cerebrales claves implicadas en el proceso de valoración y elección en entornos inciertos, sirviendo de cimientos conceptuales para abordar el análisis de las principales teorías económicas a la luz de los resultados empíricos de la neuroeconomía con énfasis especial en los axiomas de la utilidad esperada y la teoría prospectiva que se desarrolla en la sección 3. Finalmente, en la última sección se presentan las conclusiones y futuras directrices.

2. Cerebro e incertidumbre

Las teorías de elección bajo incertidumbre postulan la existencia de una función de utilidad que integra magnitud y probabilidad de cada una de las opciones. Este argumento llevado a términos neuronales debe satisfacer la existencia de un circuito que compute el valor subjetivo de las opciones disponibles y su respectiva probabilidad. Dado que la utilidad esperada también presupone un comportamiento óptimo del agente se requiere que este circuito de valoración sea unitario, debido a que la existencia de sistemas paralelos de valoración implicaría que dependiendo de la manera en la cual el agente se crea una representación del problema de decisión determina cuál de los sistemas paralelos de valoración determinará la elección, e inclusive podría existir conflicto entre estos, siendo así altamente propenso a error debido a que una pequeña malinterpretación lo llevará a realizar decisiones erráticas y adoptar expectativas altamente volátiles. Siguiendo el objetivo de esquematizar el conocimiento actual se realizará siguiendo tres lineamientos: el primero, se presenta la evidencia que respalda el valor subjetivo como una realidad neuronal; el segundo, se explora la posibilidad de existencia de sistemas paralelos de valoración; y finalmente, se presenta evidencia de integración entre probabilidad y magnitud.

Dos hechos destacados despertaron el interés de la comunidad neurocientífica en descubrir las bases neuronales de valoración subjetiva. El primero de ellos fue el trabajo de Schultz et al (1993)² que marcó la pauta para explorar a nivel neuronal el mecanismo de aprendizaje condicionado por medio del modelo de corrección de error y por tanto la imperante necesidad de indagar su mecanismo subyacente de valoración. El segundo, fueron los estudios relacionados al movimiento que también mostraron la necesidad y existencia de un sistema de valoración. Rápidamente crecieron los trabajos enfocados a investigar el proceso de valoración (Glimcher, 2009).

La proliferación de diferentes trabajos relacionados con la codificación del valor subjetivo y en la ejecución de la decisión han permitido determinar el rol de distintas estructuras cerebrales. Krain, et al, (2006) realizan un metaanálisis que recopila 27 estudios de tomografía de decisiones bajo riesgo y ambigüedad con la metodología de fMRI, encontrando fuerte actividad en la corteza orbitofrontal (OFC) que se extiende a regiones caudales de la ínsula y la corteza anterior cingulada dorsal (dACC), cuando el individuo es sometido a situaciones de riesgo. Bajo Ambigüedad, se evidenció la activación predominante la corteza dorsolateral prefrontal (DLPFC) con la porción caudal y subcallosa de la corteza cingulada anterior (ACC). Otras áreas corticales que presentaron actividad fueron la corteza insular, precuneus, el lóbulo lateral inferior parietal bilateral y parietal superior derecho relacionadas con ambigüedad. Adicionalmente, los autores advierten que en estudios individuales se demuestra la participación de regiones del OFC durante situaciones de ambigüedad, y su ausencia puede ser explicada por la heterogeneidad fisiológica intrínseca de esta región cerebral o la limitación de la técnica de fMRI para detectar activación en el mOFC debido a la susceptibilidad del artefacto.

Bartra et al., (2013) realizan un metaanálisis basado en coordenadas (*coordinate-based meta-analysis*) de 206 estudios publicados que investigan la correlación neuronal del valor subjetivo por medio de la técnica fMRI, encontrando que la corteza ventromedial prefrontal (vmPFC) refleja una correlación positiva con el valor subjetivo especialmente cuando la decisión está siendo evaluada en el momento que es entregada la recompensa. No

²En el cual registraron la actividad de una sola neurona dopaminérgica, mientras algunos monos pasivamente recibían una recompensa, encontrando que una recompensa no condicionada genera una fuerte actividad a diferencia de si está era condicionada

hace distinción entre remuneraciones primarias y secundarias. Adicionalmente las respuestas del valor subjetivo son aún más densas durante la etapa de decisión que durante la etapa de recepción de la recompensa. Concluyen los autores que las señales de valor subjetivo en esta región son análogas a la utilidad económica y por tanto “...estos hallazgos refuerzan el rol ampliamente enfatizado del vmPFC en la decisión basada en valor” (Bartra, 2013, p. 424)

Otras investigaciones señalan al OFC como principal determinante de la valoración subjetiva. En el estudio realizado por Padoa-Schiappa y Assad (2006)³ se encontró evidencia de codificación de valor subjetivo⁴ en esta área cerebral y lograron identificar tres variables – *offert value*, *chosen value* y *taste* – que explican la mayoría de las respuestas (1085/1379 =79% de respuestas) entre 19 variables⁵ relacionadas tanto con el valor como con propiedades físicas del estímulo (cantidad, volumen, número). Las poblaciones de células que codifica a estas tres variables describen al conjunto de datos significativamente mejor que las demás alternativas y son suficientes para describir las respuestas del OFC.

Las respuestas neuronales descritas como *offert value* (OV) codifican únicamente el valor de solo una de las opciones y asumen una función lineal de valor proporcional a la cantidad ofrecida. Su actividad neuronal promedio exhibe una cresta brusca inmediatamente después

³ Registraron la actividad de 931 neuronas en el área 13 del OFC de dos monos (375 mono V; 556 mono L). Estos debían elegir entre dos opciones de jugo presentadas en cada ensayo (A y B; donde A es preferido), ofrecidas en diferentes cantidades y tipos del jugo, permitiendo así analizar los registros de cada célula nerviosa con relación al patrón de elección observado durante la misma sesión.

⁴Padoa-Schiappa y Assad observan que los valores relativos son estables dentro de cada sesión de registro pero que pueden variar de un día a otro, lo cual provee la oportunidad adicional para probar la codificación de valores subjetivos, para este propósito se emplea toda la población de neuronas registradas usando la función de regresión $fr = a_0 + a_A (\#A) + a_B (\#B)$, donde fr es la tasa de disparos de la neurona, $\#A$ y $\#B$ son el número de gotas del jugo A y del jugo B elegidos por el mono. Encuentran las pendientes a_A y a_B son significativamente diferentes de cero ($p < 0.01$) por tanto las respuestas tienen forma de U, si estas codifican el valor de la elección la pendiente $k^* = a_A$ y a_B , para cada respuesta debería ser igual al valor relativo n^* medido en cada sesión. Para tal objetivo computan la regresión $k^* = b_0 + b_1 n^*$ separadamente para cada pareja de jugos, en promedio obtuvieron $b_0 = -0.13 (\pm 0.15)$ y $b_1 = 1.05 (\pm 0.15)$ consistente con la identidad $K = n$ demostrando así que estas respuestas no reflejan la cantidad de algún particular ingrediente, y que estas codifican el valor que el mono asigna al jugo que ha elegido para consumir.

⁵ Las 19 variables explican conjuntamente 1227 (89%) de las respuestas neuronales, sin embargo, se presenta un caso de Multi-colinealidad. Por tal motivo se aplican los métodos Stepwise (escalonado) y el mejor subconjunto para seleccionar el grupo de variable que mejor explican las respuestas neuronales. Posteriormente incrementar la fiabilidad del resultado aplican un análisis post-hoc basado en un test binomial probando las variables seleccionadas contra las variables altamente correlacionadas pero descartadas previamente confirmando los resultados. Finalmente realizan un análisis para determinar codificación de segundo orden soportando el supuesto de funciones lineales de valor y el análisis separado de datos individuales para cada uno de los monos produce resultados indistinguibles

de que la oferta ha sido presentada, al parecer reflejando la asignación de valor que efectúa el mono para cada una de las opciones disponibles. (Padoa-Schiappa y Assad, 2006)

Las repuestas descritas como *Chossen value* (CV) exhiben forma de U y codifican el valor relativo de las opciones⁶. Son independientes de contingencias visuomotor, de tipos de bienes específicos (tipo o cantidad de jugo) o a la ubicación espacial del bien. Su actividad promedio se registra durante el rezago, antes de que el resultado comportamental de la decisión sea revelado. (Padoa-Schiappa y Assad, 2006).

Una vez el mono ha revelado su elección (antes y después de recibir su recompensa) muchas neuronas varían de forma binaria dependiendo del tipo del jugo elegido por el mono, independientemente de la cantidad, codificando el *taste* (CJ) del jugo elegido. (Padoa-Schiappa y Assad, 2006). La etiqueta *taste* proviene de investigaciones anteriores que reportan la actividad gustativa en esta área, pero estas respuestas no son únicamente sensoriales pueden también representar la expectativa de un jugo particular. Además, podría representar una codificación de una impresión más compleja como el gusto de la opción (Padoa-Schiappa y Assad, 2008). Adicionalmente, esta célula registró mayor actividad para decisiones distantes al punto de indiferencia, cuando el mono elige la otra opción esta misma neurona experimenta un descenso más pronunciado en cuando la decisión esta distante del punto de indiferencia⁷. (Padoa-Schioppa, 2013).

Estudios electrofisiológicos encuentran que los grupos de células identificados en esta área son computacionalmente suficientes para generar la decisión, capturan tanto el input como el output del proceso de decisión, satisfacen la transitividad y proveen la estabilidad necesaria a la codificación del valor para enfrentar la variabilidad contextual (Padoa-Schioppa y Conen, 2017). Imágenes cerebrales en humanos también corroboran la codificación de valores subjetivos asignados a diferentes bienes en el OFC. Adicionalmente lesiones inducidas a animales en esta región generan la desaparición del efecto de saciedad, los animales continúan eligiendo la misma comida, parecen ser incapaces de computar

⁶ Sea el valor de la opción $V(A)=2V(B)$ entonces la actividad de la célula baja cuando el mono elige 1A o 2B, es mayor cuando elige 2A o 4B y más alta cuando elige 3A o 6b

⁷ A los monos se les presento diversas cantidades de dos bienes, las cantidades del bien menos preferido fueron incrementadas para forzar la elección hacia este, observando así el punto en el que el mono elige los dos bienes en igual frecuencia entre los ensayos experimentales, estadísticamente el punto de indiferencia es derivado a partir de la estimación de una función sigmoide entre las distintas ofertas de jugos presentados en cada sesión experimental

valores y afecta decisiones basadas en valor como decisiones estratégicas o juicios perceptuales. Pacientes humanos con lesiones en el OFC son descritos como más impulsivos; con un comportamiento atípico de búsqueda de riesgo y ambigüedad; y al expresar preferencias por medio de juicios violan la transitividad más frecuentemente que pacientes de control y con lesiones en el córtex dorsal prefrontal⁸ (Padoa-Schioppa, 2011).

De este modo se puede advertir que la contribución central de la neuroeconomía ha sido mostrar que los valores subjetivos son explícitamente representados a nivel neuronal, satisfaciendo las condiciones para la existencia de valor subjetivo. No obstante, la mayoría de los estudios de imágenes cerebrales ha encontrado señales de valor subjetivo en el vmPFC como opuesto al OFC, mientras que estudios electrofisiológicos encuentran que la codificación de valor y la intensidad de modulación del valor son más bajas en el vmPFC. (Padoa-schiappa, y Conen, 2017). Aunque estas dos estructuras se sobrepone en la región medial del OFC su interconexión recíproca es muy limitada y conexiones fisioanatómicas con otras áreas corticales y subcorticales son divergentes. Lo que implica que podrían existir sistemas paralelos de valoración que responden a diferentes grados discretos de riesgo y ambigüedad. Bajo esta alternativa, la manera en la cual el agente se crea una representación del problema de decisión determina cuál de los sistemas paralelos de valoración determinará la elección, e inclusive podría existir conflicto entre estos, siendo así altamente propenso a error debido a que una pequeña malinterpretación lo llevará a realizar decisiones erráticas y adoptar expectativas altamente volátiles.

La evidencia de dos sendas de valoración es encontrado por Howard et al., (2015) quienes utilizando olores apetitosos de alimentos como recompensas y la técnica de fMRI, encuentran que “la codificación de valores específicos de identidad en el OFC y la codificación de valores de identidad general en vmPFC estaban integrados en redes funcionales paralelas que involucraban regiones sensoriales y límbicas primarias,

⁸ “Lesiones OFC y vmPFC perturban el desarrollo de las elecciones en una variedad de determinantes. Aunque estudios de lesiones generalmente carecen de una resolución espacial precisa, los resultados son generalmente consistentes con una representación general del dominio del valor subjetivo. Lo que es más importante, el efecto perturbador de las lesiones OFC y vmPFC sobre el comportamiento de elección establece un vínculo causal entre la representación neuronal del valor subjetivo encontrado por las grabaciones neuronales en estas áreas y las elecciones económicas.” (p. 9)

respectivamente.” (p. 4) Por tanto se puede inferir sendas independientes entre las señales de valor identidad específico y de valor general:

La codificación de valor general vinculado con la amígdala debería respaldar las comparaciones entre diferentes recompensas y tazar cursos de acción relativos, tales como aproximar o eludir comportamientos. En contraste, una senda identidad específica asociado a representaciones sensoriales corticales debería soportar comportamientos más matizados y diferenciados (p. 5).

Este mismo estudio se “Encontr[ó] que los reportes específicos de hambre predicen significativamente el valor relacionado en la conectividad vmPFC- amígdala ($r = 0.58$, $P = 0.02$) [...], mostrando que esta conexión es directamente relacionada al valor motivacional general de los olores.” (p. 4). Adicionalmente en la revisión efectuada por Padoa-Schiappa y Conen, (2017) advierten:

La actividad neuronal en el vmPFC parece ser explicada mejor en términos de compromiso en la tarea, como opuesto a valores disponibles para la elección en un ensayo dado (San Galli et al., 2016). Corroborando esta perspectiva, la actividad del vmPFC también es vinculado a la regulación afectiva (Delgado et al., 2016), y disfunción del vmPFC ha sido implicada en desordenes de personalidad incluyendo principalmente la depresión (Price and Drevets, 2010; Ressler and Mayberg, 2007). En resumen, se mantiene poco claro sí y cómo las neuronas en el vmPFC contribuyen a las decisiones económicas. (Padoa-Schiappa, y Conen, 2017, P. 746).

Murray y Rudebeck (2018) por medio de un ejercicio de revisión intentan explicar las funciones diferenciadas pero complementarias de estas subdivisiones del lóbulo prefrontal llegando a la conclusión de que el OFC mide la deseabilidad de las opciones mientras que la corteza ventrolateral frontal (VLFC) se especializa en estimaciones de disponibilidad y juega un rol fundamental en la actualización de contingencias estímulo-resultado. De acuerdo con ellos, otras funciones alternativas que pueden ser interpretadas de la VLFC reside en orientar la elección por medio de la información adquirida durante varios ensayos y la amplitud de indicios externos contra los estados internos; implementar la selección o recuperación de la atención. Siendo esta última más afín a los planteamientos precedentes.

A pesar de que estas dos estructuras presentan características deseables para la codificación de valor subjetivo, el vmPFC desempeña funciones mucho más ligadas con aspectos límbicos que con codificación de valor subjetivo per se, mientras que la determinación del valor subjetivo, comparación y elección, tienen lugar principalmente dentro de las poblaciones celulares del OFC siendo suficientes para generar la decisión económica. Estudios electrofisiológicos también han determinado que estas poblaciones están capacitadas para mantener la estabilidad del sistema de valoración pese a cambios en el contexto y de menú, por tanto, se puede concluir que el circuito de valoración ocurre exclusivamente dentro de las poblaciones nerviosas del OFC.

La valoración bajo incertidumbre implica que esta misma estructura debe integrar la información probabilística dentro del proceso de decisión, evaluar y determinar la opción con mayor valor subjetivo para el individuo. Diversos estudios han determinado que células individuales en esta área codifican la presencia de señales de riesgo en el OFC (O'Neill, M., Schultz, W., 2010, 2013, 2015, 2018; Burke y Tobler, 2011).

la aparición de la señal de riesgo en las neuronas en el OFC ocurre tan pronto a los 100 ms después de la presentación del indicio. Esta latencia es más corta que las respuestas relacionadas con el riesgo en las neuronas dopaminérgicas, corteza cingulada y el núcleo caudado. [...] Por lo tanto, neuronas sensibles al riesgo en el OFC pueden constituir un temprano componente de un sistema que procesa la información de riesgo, tal vez antes de que se transmita a otras regiones cerebrales tales como el ventral tegmental (neuronas dopaminérgicas), campo suplementario ocular, corteza cingulada y núcleo caudado. Estas respuestas tempranas concebiblemente permiten a las neuronas del OFC participar en la detección de riesgo en situaciones que involucran incertidumbre. (O'Neill y Schultz, 2015, p. 74 – 75)

Para explorar detalladamente este proceso, Raghuraman y Padoa-Schioppa (2014) registran la actividad neuronal en el giro central orbital de dos monos Rhesus⁹ (mientras realizaban la elección entre diferentes jugos entregados en cantidades y probabilidades variables, cada

⁹ Una hembra de 6.5 Kg de peso de la cual se obtuvo el registro de 810 células nerviosas y un macho de 8.3 Kg de peso con un registro de 698 neuronas.

oferta fue presentada en el monitor de un computador por medio de símbolos – el color especifica el tipo de jugo, el número la cantidad y la forma específica su probabilidad¹⁰. Ensayos en los que no se entregó recompensa un breve sonido fue reproducido en su lugar. Finalmente, el mono indicaba su elección con el movimiento de ojos y manteniendo la fijación de la mirada por 0.75 s. Logrando determinar varios tipos de respuestas neuronales durante diferentes ventanas de tiempo, las cuales son resumidas en la tabla 1.

		Etapas de elección	
		Decisión	Recepción de recompensa
Tipos de respuesta		<i>Offer value</i> presentan una tasa de disparos que se incrementa con cantidades mayores de uno de los dos bienes, es más bajo cuando la opción ofrecida es la más riesgosa y no es modulado por la cantidad o la probabilidad de la otra opción	<i>Valor recibido A/B^(c)</i> , su actividad depende si el jugo fue elegido y recibido por el animal. Su actividad se incrementa de acuerdo con la cantidad recibida de esta opción, fue igualmente baja cuando eligió y recibió la otra opción, y cuando el jugo elegido no fue entregado
		<i>Offer risk^{(a)(c)}</i> su actividad se incrementa con el riesgo asociado a una de las opciones y es baja cuando esta misma opción fue ofrecida con certeza	<i>Offer max value^{(b)(c)}</i> Su actividad solo depende de la máxima cantidad posible de jugo
		<i>Chosen value^(a,b)</i> codifica el valor elegido independientemente de cualquiera de las opciones descontado por su probabilidad	<i>Got juice^(a,b)</i> codifica binariamente si el animal recibe o no la opción elegida: su actividad fue alta cuando el bien no fue entregado y baja cuando el jugo elegido fue entregado independientemente de otros aspectos como tipo, la cantidad y probabilidad
		<i>Weighted choice^{(a)(d)}</i> su actividad fue alta cuando el animal eligió una opción determina y baja cuando eligió la otra opción disponible. La actividad también depende de la probabilidad en la cual la opción es entregada; es más baja cuando el bien más riesgoso es ofrecido	<i>Taste^{(b)(d)}</i> exhiben una tasa de disparo elevada si el animal elige y obtiene un bien particular, independientemente de la cantidad o probabilidad;
		<i>Risky choice</i> codifica de manera binaria si la elección hecha por el animal involucra riesgo: la actividad de la célula fue elevada solo cuando el animal hace una elección de riesgo y no depende del valor asociado con la elección, la tasa de disparo de la célula fue igualmente alta si la elección de riesgo fue A o B.	<i>Win bet^(a,b)</i> su tasa de disparo fue modulada solo cuando el animal elige una oferta riesgosa y subsecuentemente obtiene el bien, independientemente su tipo o cantidad, esta tasa de disparo fue bajo cuando elige la opción segura y cuando la opción de riesgo fue no deliberada.

Tabla 1. (a) respuestas significativas empleando el método escalonado (stepwise). (b) respuestas significativas por el método de mejor sub-conjunto. (d) y (e) variables no alcanzan la significancia estadística en el análisis post hoc para ser tratadas como variables categóricas y por el contrario su codificación parecieren

¹⁰ Probabilidad=1 fue representada por un cuadrado, P=0.5 por un círculo y P=0.25 por una cruz

determinada por un continuo. *Elaboración propia a partir de Raghuraman y Padoa-Schioppa (2014).*

Estos resultados demuestran la integración de la probabilidad en la codificación del valor subjetivo efectuado por las neuronas OV y CV cuya actividad es modulada por la presencia del riesgo sin afectar la naturaleza de su codificación en entornos donde los resultados son ciertos. Estos resultados demuestran además que el OFC dispone de células especializadas para codificar tanto el riesgo como su incidencia sobre el resultado de la decisión, cuya información potencialmente puede ser empleada como insumo para otras funciones cognitivas importantes como el aprendizaje y la memoria.

En este mismo estudio Raghuraman y Padoa-Schioppa (2014) realizan la comparación de respuestas entre ventanas de tiempo tempranas a la etapa de la decisión con ventanas posteriores a la entrega de la recompensa permitiéndoles establecer que las neuronas *chosen value* codifican la misma variable durante todo el proceso de decisión; las neuronas *weighted choice* una vez la incertidumbre ha sido resuelta tienden a codificar *taste*; igualmente *risk choice* presente en la etapa de la decisión posteriormente tiende a codificar la variable *win bet*, así mismo las neuronas que codifican *got juice* son inactivas durante la decisión mientras que *offer risk*, está activa durante la decisión y no se involucran cuando el resultado es revelado. Adicionalmente las respuestas *Offer value* y *Chosen value* prevalecieron inmediatamente presentada la oferta con un segundo pico de actividad después de la entrega de recompensa; las respuestas *weighted choice / taste* prevalecieron antes y después del resultado, aunque durante la decisión presentaron un modesto pico durante la decisión; *Offer risk* fue estable a través de la prueba; *Risky choice / win bet* prevaleció antes y después de ser entrega recompensa y las respuestas *got juice* se evidenciaron solo después de revelarse el resultado.

Estas observaciones experimentales validan dos hechos fundamentales, el primero, la codificación del valor subjetivo es estable durante todo el proceso de elección y es determinado en gran medida por las células *Offer value* y *Chosen value*. Segundo, una vez resuelta la incertidumbre la actividad neuronal es muy similar cuando se presentan opciones ciertas al individuo.

En línea con los autores al parecer las respuestas *weighted choice* corresponden a *taste*, sin embargo, la actividad del primer grupo es escalonada por la probabilidad y no simplemente

de forma binaria como el segundo, de acuerdo con la interpretación de los autores esta respuesta puede representar la confianza con la cual el animal espera el resultado¹¹. La actividad de las células *risky choice* fue más prominente antes del resultado, sugiriendo escasa participación en la decisión, no obstante, esta respuesta podría informar a otras regiones corticales como la amígdala y áreas prefrontales mediales para el control emocional y respuestas autonómicas, mientras *got juice* podría proveer un input al cerebro medio para controlar el aprendizaje por refuerzo.

De la evidencia experimental presentada se puede concluir que el OFC juega un rol fundamental en situaciones que implican de riesgo y ambigüedad, lo cual permite inferir que su capacidad computacional resuelve la incertidumbre como un continuo incorporando la información probabilística a la decisión. La antelación en la codificación de riesgo parece indicar la unicidad de esta estructura en el proceso de valoración subjetiva, determinada en etapas tempranas de la decisión por medio de la actividad de las neuronas catalogadas como *Offer value* y *Chosen value*. Los demás grupos celulares especializados reportan variables claves que pueden mediar otros procesos cognitivos como el aprendizaje y la memoria. Estos resultados experimentales robustos a grandes rasgos respaldan la plausible existencia de una función de utilidad con propiedades deseables a las predichas por la teoría de utilidad esperada, sin embargo esta evidencia también apunta a la existencia de un modelo mental capaz de resolver la incertidumbre, adaptarse y aprender de la retroalimentación de los resultados obtenidos los cuales ofrecen nuevas oportunidades a desarrollos teóricos holísticos que capturen estos procesos en modelos dinámicos que incluyan estos procesos cognitivos y su implicaciones en la toma de decisiones, lo que sin duda ampliara el conocimiento de la ciencia económica. Adicionalmente:

El OFC codifica una representación unificada de los resultados, incluyendo sus propiedades sensoriales específicas y el valor biológico actual, las cuales podría incorporarse a una variedad de asociaciones. Por ejemplo, los resultados podrían ser asociados no solo con objetos y acciones, sino también con conceptos abstractos, reglas de comportamiento y estrategias. [...] Adicionalmente, las representaciones

¹¹ Si su actividad se traduce a la confianza del resultado, podría especularse ser un indicio de los pesos subjetivos de probabilidad de la teoría prospectiva o incluso un precursor de expectativas adaptativas o racionales.

de resultados alojadas en el OFC presumiblemente median las asociaciones que promueve ciertas respuestas Pavlovianas (es decir, el lamido) (Rudebeck y Murray, 2014, p.1146)

La capacidad del OFC para codificar de procesos cognitivos que implica un alto grado de abstracción, quizá transformando las experiencias sensoriales en representaciones subjetivas, brindan la oportunidad no únicamente para profundizar el conocimiento de la toma de decisiones bajo incertidumbre sino para mejorar el acervo de conocimientos relevantes para la ciencia económica en torno a la teoría de juegos, la articulación social y la cooperación.

Para vislumbrar como el estudio del OFC puede mejorar el acervo de conocimiento económico se presentan a continuación otras estructuras cerebrales que participan de la elección bajo incertidumbre y que plausiblemente complementan al circuito de decisión en el OFC.

Estudios electrofisiológicos¹², registran la actividad de neuronas dopaminérgicas contenidas en la Sustancia Nigra Compacta (SNc) y el área tegmental ventral (VTA), las cuales han evidenciado ser sensibles a la recompensa esperada; las neuronas dopaminérgicas exhiben una latencia corta que responde a la predicción de la recompensa del estímulo (cerca de 100 ms después aparición estímulo), esta señal fásica refleja la noción de predicción de error¹³ (Burke y Tobler, 2011). No obstante, cerca de un tercio de estas neuronas registran una activación adicional, sostenida y más lenta acorde al riesgo, la cual fue mayor cuando la probabilidad fue 0.5 y menor durante probabilidades inferiores o mayores (Schultz et al, 2008). Esto implica que las representaciones de probabilidad son construidas por sucesivo muestreo del entorno, la respuesta más sostenida refleja el grado de riesgo en cada ensayo (Burke y Tobler, 2011).

Por su parte la Habenula lateral codifica la probabilidad en una manera inversa a las neuronas dopaminérgicas, suprime su actividad cuando se incrementa la recompensa

¹² Estos métodos consisten en insertar microelectrodos en regiones específicas de la corteza encefálica para registrar los cambios del potencial eléctrico extracelular en vecindad al electrodo.

¹³El proceso de aprendizaje ocurre cuando existe una diferencia significativa entre la recompensa esperada y la experimentada, este grado de sorpresa induce el aprendizaje. El cual según Glimcher: “Para los economistas, observo que esta es una forma recursiva de la ecuación de Bellman que computa una función reversible de descuento en la cual α describe una tasa de olvido.

esperada y se incrementa tras la predicción de eventos aversivos suprimiendo la actividad en la SNc. Sugiriendo que las estructuras descendentes pueden contener subpoblaciones celulares que codifiquen la probabilidad tanto de la recompensa como el castigo. (Burke y Tobler, 2011)

Con relación al ganglio basal, Burke y Tobler (2011) reportan estudios electrofisiológicos – realizados en ratas – en los cuales se encuentra que las neuronas del núcleo caudado codifican exclusivamente probabilidades independientemente del estado actual y no reflejan valor subjetivo al estímulo¹⁴. En estudios de fMRI se encuentra que el estriado ventral izquierdo covaría con la utilidad esperada¹⁵, mientras otras regiones bilaterales de esta estructura se encargan de codificar la magnitud y probabilidad en separación (Schultz et al, 2008). Finalmente, el estriado tiene proyecciones hacia la corteza frontal a través del núcleo ventrolateral del Tálamo (Glimcher, 2009). Esta misma estructura se encuentra relacionada con procesos de aprendizaje y memoria tanto a corto como a largo plazo, de contribuir al control motor y regulación afectiva.

Otra estructura, además del núcleo caudado, que ha sido vinculada con la evaluación de riesgo es la ínsula anterior, cuya actividad eléctrica análoga al mesencéfalo, ha sido fuertemente correlacionada con la diferencia entre el riesgo actual y su predicción. (Schultz et al, 2008; Bossaerts et al, 2009)).

Dentro de la corteza prefrontal distintas estructuras también están involucradas en el proceso de elección. La corteza cingulada anterior (ACC) está relacionada con el análisis de situaciones que resultan ambiguas o conflictivas y participa, además, en la optimización de decisiones futuras sobre la base de contingencias recibidas a lo largo del proceso de decisión (Broche-Perez, et al., 2015). Las neuronas de ACC reciben información probabilística de múltiples regiones y procesan resultados no señalados por la predicción de error de recompensa (Burke y Tobler, 2011). Adicionalmente, actualiza las estimaciones relacionadas con la consecución de un resultado final en elecciones secuenciales y la probabilidad con la que cada decisión permitirá alcanzar el resultado, contribuyendo así a la

¹⁴ Encontrado también en humanos en Tobler et al 2008

¹⁵ Muestra activación con recompensa y castigo, la magnitud de recompensas acumuladas, la anticipación de recompensa, la expectativa por recompensas monetarias, potenciales ganancias y pérdidas y valor descontado de recompensa en varios rezagos de tiempo de minutos a meses. (Glimcher, 2009)

determinación de la utilidad esperada en el largo plazo, además está implicada en situaciones de exploración de nuevas estrategias inducidas por el contexto (Kolling, et al., 2014). Las neuronas en dACC codifican tanto el resultado de la elección – mostrando mayor actividad en el momento en que es entregada la recompensa – como la dirección del movimiento (Cai y Padoa-Schiappa, 2014). En un trabajo previo, Padoa-Schiappa (2011) también presenta algunos estudios de lesiones en ACC afectan a las tareas basadas en acción.

La corteza dorso lateral prefrontal (DLPFC) se encargada de la monitorización de la memoria de trabajo y su porción ventral de la recuperación de la información almacenada en regiones posteriores de asociación cortical (Broche-Perez, et al., 2015). El Polo Frontal lateral (FPI) es consistente con el seguimiento variables contextuales que guían la elección. (Kolling, et al., 2014).

Una vez es determinado el valor subjetivo en el córtex prefrontal es transformado en acción y transmitido a áreas corticales premotoras, tales como: la corteza parietal lateral inferior (LIP), el campo ocular frontal (EFE), el Colículo Superior (SC) y la corteza cingulada posterior (PCC) (Glimcher, 2009). Estas cortezas han sido ampliamente documentadas como sensibles a la magnitud de recompensa esperada, aunque también modulan su actividad en respuesta al curso de acción específico y adicionalmente estas cortezas cumplen funciones relacionadas a la integración de información sensorial (Burke y Tobler, 2011). Las neuronas que conforman estas regiones tienen la particularidad de exhibir un potencial de acción de baja frecuencia asociado con la probabilidad que el movimiento sea ejecutado; cuando esta probabilidad es incrementada como proporción a la utilidad esperada de la recompensa que será recibida tras la ejecución de movimiento, la actividad se eleva produciendo una ráfaga sostenida (*burst*) de potenciales, los cuales, sobrepasan un umbral ejecutándose así un único movimiento. No obstante, el patrón de actividad de estas neuronas está limitado a un rango aproximado de 100 Hz con la presencia de errores de una distribución poisson¹⁶. (Glimcher, 2009).

¹⁶De acuerdo con Glimcher existen dos fuentes de ruido en el proceso de elección, el primero es un término Gaussiano adicionado a la media del valor subjetivo y un ruido cortical antes de que la elección sea finalizada, intrínseco de estas neuronas el cual requiere ser Poisson en distribución de acuerdo con la adicción mecánica. Entonces si el número de opciones es elevado y una señal débil es impactada por errores la hacen ineficiente

Recapitulando, El output circuito de decisión del OFC puede mediar otros procesos cognitivos tales como el aprendizaje condicionado al señalar información de predicción de error a las núcleos dopaminérgicos en el cerebro medio – SNc y VTA – repercutiendo así sobre procesos de memoria tanto de corto como de largo plazo al estimular indirectamente la actividad del ventral estriado y el DLPFC, esta vía puede retroalimentar información al OFC a través del núcleo ventrolateral del tálamo; por su parte, la ACC y el DLPFC participan también en la transformación del valor subjetivo en un curso de acción específico y cuyo rol puede contribuir al proceso de elección bajo ambigüedad brindando mayores fuentes de información, por ejemplo señalando el resultado de largo plazo de la elección, en el caso de la primera, y manteniendo mayor número de información disponible en la memoria de trabajo en el caso de la segunda.

Para concluir, posiblemente la capacidad computacional del OFC trasciende la generación del valor subjetivo formando representaciones cognitivas de alto grado de abstracción – reglas de comportamiento y estrategias – que son empleadas para ejecutar otros procesos cognitivos. La evidencia presentada y estos planteamientos convergen para soportar la existencia de circuito de valoración que se asemeja a la noción de función de utilidad ya que se encuentra facultado para computar valores subjetivos estables integrando magnitud y probabilidad en etapas tempranas de la decisión. Adicionalmente este circuito es capaz de adaptarse y mejorar sus expectativas en base a un procedimiento de aprendizaje por ensayo y error, de este modo el agente puede efectuar expectativas estables basadas en el remuestreo continuo del entorno que le permite mantener una tendencia hacia un equilibrio competitivo, efecto que es reforzado por mecanismos institucionales como los mercados.

3. De la teoría a las neuronas

Con el fin de profundizar la comprensión de decisiones en entornos de incertidumbre y exponer el potencial de las neurociencias en la investigación económica se analizan a continuación los principales modelos teóricos empleados para dar una descripción formal al

dando lugar a fallas en el proceso de elección originados por estrategias mixtas del tipo de la mano temblorosa (tremblinghand) propuesta por Selten en 1975

problema de elección bajo incertidumbre con los hallazgos relacionados en el campo de neuroeconomía.

Uno de los primeros teóricos en buscar una descripción formal a las decisiones bajo riesgo fue Blaise Pascal, quien observó que las elecciones ocurren con una magnitud y probabilidad específica, por este motivo, pueden ser descritas adecuadamente por la distribución de probabilidad de los resultados, de este modo: “Pascal conjeturó que los humanos tienden a seleccionar la opción cuya distribución de probabilidad tiene mayor valor esperado (media) comparado con todas las demás opciones” (Schultz, W., 2008, p. 3801). Finalmente, el intercambio de correspondencia entre Pascal y Fermat sentó las bases de la teoría de la decisión.

De acuerdo con estas bases, un individuo enfrenta una elección entre un número de alternativas riesgosas (loterías), la cual puede resultar en un número de posibles resultados excluyentes entre sí, pero el resultado que deberá ocurrir es incierto en el tiempo que se realiza la elección, aunque el individuo está facultado para asignarle una probabilidad objetiva α . Formalmente, sea una lotería compuesta de la forma $L_x = \{x_1, \dots, x_n; a_1, \dots, a_n\}$, cuyo valor puede ser obtenido calculando su valor actuarial o esperado (EV) al multiplicar el resultado factible por su respectiva probabilidad ($EV = \sum_{n=1}^N a_n x_n$), cuya lotería reducida o EV es la información sobre la que el individuo toma la decisión. (Mate y Pérez, 2007; Mas-Collel et al., 1995)

Posteriormente Daniel Bernoulli en 1738 y Gabriel Cramer en 1728, de forma independiente incorporaron las preferencias individuales como determinante adicional de la elección (Mate, J y Pérez, C, año, pp. 201), es decir, las personas no evalúan las opciones por su valor objetivo sino por valor moral (utilidad). (Fox, C., y Poldrack, R., 2008, p. 146, Glimcher, 2008).

3.1 Utilidad esperada

Posteriormente, en 1953, Neumann y Morgenstern proponen por una característica medible de la utilidad fundamentada en la sensación inmediata de preferencia análogamente como ocurrió en los inicios de la teoría del calor que fue basada en el concepto intuitivo de un cuerpo que se percibe más cálido que otro. Su descripción

cuantitativa fue lograda por medio de dos números: cantidad y temperatura. El primero es más directamente numérico puesto que se conecta con energía mecánica, mientras que el segundo se logra en base a una escala rígida emergida del comportamiento de gases ideales y el rol de la temperatura absoluta en la convención de la teoría de la entropía (Neumann y Morgenstern, 1953). De modo que

Aunque las utilidades parecen poco numéricas actualmente, experiencia histórica de la teoría del calor puede repetirse a sí misma, y nadie puede predecir con qué ramificaciones y variaciones. Y ciertamente no debería desalentar las explicaciones teóricas de las posibilidades formales de una utilidad numérica (p. 17)

La comparabilidad y orden de preferencias es suficiente para establecer una medida numérica de distancias dotando de una naturaleza medible a la utilidad, al menos en una escala determinada, permitiendo así una operación natural que combina la utilidad y las alternativas probabilísticas. De este modo, dos utilidades u y v con dos alternativas probables α y $1 - \alpha$ son combinadas por medio de la operación $\alpha u + (1 - \alpha)v$ (Neumann y Morgenstern, 1953). Estas nociones están fuertemente arraigadas a los axiomas expuestos a continuación¹⁷:

Sea la relación de preferencia \succsim en el espacio de loterías \mathcal{L} para alguna $L_1, L_2, L_3 \in \mathcal{L}$

Axioma I: preorden completo (completitud y transitividad)

Completas: sean L_1 y L_2 , existe la relación binaria $L_1 \succsim L_2$, o $L_2 \succsim L_1$,

Transitivas: sean L_1, L_2, L_3 . Si, $L_1 \succsim L_2$, y $L_2 \succsim L_3$ entonces, $L_1 \succsim L_3$

Este par de axiomas establece que el individuo está facultado para ordenar sus preferencias, implicando la mensurabilidad de las diferencias en utilidad en una escala unidimensional.

Axioma II: continuidad de Arquímedes.

si $L_1 \prec L_2$, implica que $L_1 \prec \alpha L_1 + (1 - \alpha)L_2$

si $L_1 \succ L_2$, implica que $L_1 \succ \alpha L_1 + (1 - \alpha)L_2$

¹⁷ Descripción basada en Fox y Poldrack, 2009; Mate y Pérez, 2007; Mas-Collel et al., 1995; Neumann y Morgenstern, 1953

$L_1 \prec L_2 \prec L_3$, implica que $\alpha L_1 + (1 - \alpha)L_2 \prec L_3$;

$L_1 \succ L_2 \succ L_3$, implica que $\alpha L_1 + (1 - \alpha)L_2 \succ L_3$

La continuidad significa que pequeños cambios en las probabilidades no cambian la naturaleza del orden entre dos loterías. Este axioma además implica la existencia de una función de utilidad $U: \mathcal{L} \rightarrow \mathbb{R}$ tal que $L_1 \succ L_2$ si y solo si $u(L_1) > u(L_2)$

Axioma III: independencia

El orden de preferencias entre dos loterías no se altera al mezclarlas con otras terceras si no cambia la estructura de las probabilidades

$L_1 \succeq L_2$ si y solo si $\alpha L_1 + (1 - \alpha)L_3 \succeq \alpha L_2 + (1 - \alpha)L_3$

Este axioma permite representar la función de utilidad esperada. (Fox, C., y Poldrack, R., 2009; Mate y Pérez, 2007; Mas-Collel et al., 1995; Neumann y Morgenstern, 1953)

3.2 ¿Utilidad esperada una realidad neural?

El modelo de utilidad esperada juega un rol predominante en la teoría de decisión bajo incertidumbre, a pesar de que sus axiomas no han sido sometidos directamente a una validación experimental, un conjunto de experimentos neuroeconómica recientes permiten recopilar la evidencia relacionada.

Xie y Padoa-Schiappa (2016) examinan como la representación neuronal se adapta en el OFC cuando los bienes disponibles para la elección cambian. Diferentes parejas de jugos fueron ofrecidas en dos bloques (A:B, C:D)¹⁸ registrando la actividad neuronal en el OFC central de dos monos rhesus. Encuentran que las neuronas que codificaron la opción preferida A en el primer bloque también codificaron al jugo preferido C en el segundo bloque, de igual manera, la neurona que en el primer bloque codificó la opción no preferida

¹⁸Xie y Padoa-Schiappa (2016) también condujeron un experimento en el cual un jugo fue ofrecido en dos bloques de ensayos pero con diferente clasificación de preferencias (A:B, C:A) grabaron y analizaron la actividad de 329 células, las células OV registradas en esta condición típicamente se remapearon de acuerdo al ranking de preferencias de los jugos más que por sus identidades, las neuronas que codificaron OV de A en la primer bloque típicamente se codifican OV de C en el segundo mientras las neuronas que codificaron B en el primero codificaron A en el segundo. ($p < 0.02$)

B codificó la opción D en el segundo bloque. “En todos estos casos, muchas células se remapearon del juego preferido (no-preferido) en el primer bloque al juego preferido en el segundo. ($p < 0.001$)” (Xie y Padoa-Schiappa, 2016, p. 859).

Esta adaptación presenta dos aspectos complementarios. De un lado, la asociación entre células individuales y bienes particulares es altamente flexible, ya que las neuronas se remapean para codificar las identidades y valores subjetivos de los bienes actualmente disponibles. De otro lado, la organización general del circuito, incluyendo la variable codificada por cada neurona y la composición de agrupaciones neuronales, persiste en distintos contextos comportamentales. En conjunto, la persistencia del circuito y el remapeo neuronal hacen posible para el mismo circuito generar decisiones que involucran una variedad potencialmente infinita de bienes”. (p. 859)

El Remapeo provee el soporte neuronal para el axioma de continuidad al permitirle al individuo realizar la operación de comparación entre utilidades de alternativas distintas independientemente de aferencias sensoriales y el contexto comportamental. Adicionalmente esta característica faculta al OFC para efectuar la comparación de valores subjetivos entre un conjunto cuasi-infinito de bienes a pesar de un número determinado de células que realizan esta función.

Padoa-Schioppa y Assad (2008) examinaron si la representación de valor en el OFC depende de cambios de menú, mientras le fueron ofrecidos tres bienes (A, B, y C en orden decreciente de preferencias) a una pareja de monos¹⁹, en cada ensayo se elige entre dos jugos ofrecidos en cantidades variables, donde cada pareja fue intercalada aleatoriamente. De este modo les permitió establecer los tres patrones de elección para cada una de las tres parejas de jugo y de estos inferir un valor relativo de los jugos estimando una función sigmoide para a cada patrón, el cual corresponde al punto de indiferencia²⁰.

$V(X)$ indica el valor de x y $n_{x:y}$ indica el valor relativo de los jugos X y Y tal que $V(X) = n_{x:y}V(Y)$, bajo el supuesto de curvas lineales de indiferencia, la transitividad es satisfecha si la siguiente relación se mantienen estadísticamente cierta: $n_{A:B} \times n_{B:C} = n_{A:C}$. De acuerdo con su ejemplo de una sección específica $V(A)=1.3V(B)$, $V(B)=3.0V(C)$ Y $V(A)=4.0V(C)$

¹⁹ Un macho y una hembra de monos Rhesus

²⁰ tasa de cantidades relativas para las cuales el mono debería elegir juntos jugos con igual frecuencia.

estos valores satisfacen la relación $1.3 \times 3 \approx 4$. En concordancia con este postulado, Padoa-Schioppa y Assad (2008) realizan la representación de las observaciones en una gráfica de dispersión la cual concentró los datos cerca a la diagonal identidad. Adicionalmente emplearon una prueba z para identificar las violaciones a la transitividad los valores relativos medidos satisfacen la transitividad en 122 de 124 sesiones con $P < 0.1$, con una significancia de $P < 0.05$ los valores relativos satisfacen la transitividad en todas las sesiones. En resumen: "...los monos en nuestro experimento asignaron diferentes valores de jugos que satisficieron la transitividad. Una importante implicación de la transitividad del valor es que podríamos medir las cantidades de los tres jugos en una escala común." (Padoa-Schioppa y Assad, 2008, p.97)

Otra propiedad ligada estrechamente con la transitividad es el si la codificación neuronal es independiente del menú de opciones disponibles (contexto), o expresado en otros términos si la relación entre su actividad y la variable no dependen de una pareja particular de jugos. Los resultados de Padoa-Schioppa y Assad (2008) sugieren que cada variable codificada por neuronas individuales del OFC no dependen en de una pareja concreta de jugo, es decir no se presenta clasificación de conflicto. En efecto, la clasificación de conflicto, para la población de 760 ejemplos relevantes (aquellos que pasaron un criterio ANOVA), fue significativamente menos frecuente que lo esperado por la casualidad ($p < 10^{-6}$, análisis Bootstrap). Adicionalmente, para cada neurona la codificación podría ser menú dependiente si las líneas de regresión difieren significativamente una de otra, tanto en intercepto como en pendientes.

El test estadístico requiere de un análisis de covarianza (ANCOVA), usando cada una de las 7 variables de interés – a saber: valor oferta A, valor oferta B, valor oferta C, chosen value, taste A, taste B and taste C – como predictor y agrupando los datos por cada pareja de jugos. Se emplea el factor [variable] el cual debería ser significativo si una sola línea de regresión de todos los datos tiene un pendiente diferente de cero; el factor [juice pair] seria significativo si los tres interceptos difieren significativamente uno de otro; la interacción seria significativa si las tres pendientes difieren significativamente una de otra.

De las 1019 respuestas analizadas con el ANCOVA se obtuvo un total de 868 efectos significantes de los tres factores, de esos, 767 (88%) son siempre por el factor [variable].

En contraste los factores [juicepair] y su interacción raramente producen efectos significantes (9% y 3% respectivamente). La medida de la varianza explicada corrobora este resultado: el factor [variable] típicamente representa la mayoría de la varianza explicada. Pruebas adicionales indican que la invarianza de menú se mantiene cierta para todos los tipos de respuesta y todas las ventanas de tiempo.

Por tanto, la codificación de las células nerviosas en el OFC tanto a nivel individual como sus agrupaciones son invariantes al menú, es decir, su codificación de valor subjetivo es independiente a la oferta de un bien particular y garantiza la existencia de transitividad. De este modo se puede concluir que en el OFC subyacen las bases neurales del axioma de preorden completo.

Rustichini, et al (2017) pretenden presentar una propuesta de codificación óptima para las células del OFC, así como las células sensoriales maximizan la información transmitida las neuronal, las neuronas valor de oferta se ajustarían óptimamente a las decisiones si aseguran el pago esperado. Este estudio encontró que las respuestas de OV, en promedio, presentan una convexidad que se asemeja a la predicha para funciones teóricas de respuestas óptimas bajo una distribución conjunta uniforme, aunque su poder explicativo no difiere significativamente de funciones estrictamente lineales. Además, demostró que esta naturaleza cuasi lineal y la adopción del rango son suficientes para maximizar el pago esperado.

[La principal] implicación de las respuestas lineales (o funciones de respuesta óptimas bajo una distribución simétrica uniforme) es que la actividad de las neuronas asociadas con un bien en particular no depende de la distribución de los valores ofrecidos para el otro bien, o del valor relativo de los dos bienes. Así, la cuasilinealidad puede verse como otra forma en que las neuronas asociadas con un bien en particular son ciegas a todos los aspectos del otro bien. Esta ceguera, denominada invarianza de menú, garantiza la transitividad de preferencias (Rustichini, et at, 2017, p.10).

Este estudio además de reforzar la evidencia de la independencia de menú en el circuito de valoración como realidad neurológica, también reporta la capacidad de este circuito para la codificación óptima de valor esperado. La evidencia experimental recopilada hasta aquí permite validar el axioma de preorden completo, la capacidad de codificación del OFC es

lo suficientemente estable para permitir la comparación de un orden de preferencias entre un amplio conjunto de bienes y por tanto reviste de naturaleza medible a la utilidad. La invarianza de menú asegura que las células OV solo toman en cuenta los determinantes del bien específico para generar una representación subjetiva completamente independiente de las demás opciones disponibles, permitiendo así que la transitividad sea una realidad a nivel neuronal.

Los dos principales grupos celulares que determinan el proceso de decisión descuentan su tasa de disparo de acuerdo con la probabilidad, sin que esto implique un cambio en su forma de codificación, es decir, las células OV y CV conservan su capacidad computacional del valor subjetivo en situaciones de ambigüedad simplemente tomando el riesgo (probabilidad) como un determinante adicional en la decisión, lo que permite sin pérdida de generalidad extender las características derivadas a partir de situaciones de certidumbre a situaciones de ambigüedad. De este modo, se puede esperar que tras pequeños cambios en la probabilidad las células OV y CV conserven el orden de preferencias inalterado, si bien, la probabilidad podría aminorar la deseabilidad de una de las opciones variaciones pequeñas de este determinante no tendría un impacto significativo a menos que el rango de utilidades este próximo al punto de indiferencia²¹, adicionalmente, la adaptabilidad de las células OV al rango de valores permitiría optimizar la discriminación del orden de preferencias, por tanto, aun en ausencia del contraste empírico directo se puede esperar que el axioma de continuidad también sea una realidad neuronal.

Aparentemente también se podría especular que las características reseñadas anteriormente provean el soporte al axioma de independencia: la cuasilinealidad y la independencia de menú garantizarían que cada neurona OV codifica el valor subjetivo de cada una de las loterías independientemente de las demás – esta ceguera frente a los aspectos relacionados con los demás bienes implica que al mezclar la tercera lotería su valor subjetivo también será determinado aisladamente de las demás – por tal motivo y en virtud de la transitividad es de esperar que el orden de preferencias se mantenga inalterado tras la introducción de una tercera lotería. Sin embargo, la abrumadora evidencia de la economía comportamental

²¹ Cerca del punto de indiferencia la frecuencia similar entre las dos opciones podría ser explicada por el fenómeno de histéresis de la decisión, donde el rezago de actividad en las células *taste* influyen en elegir la misma alternativa del ensayo previo, no obstante, este fenómeno no tiene influencia significativa ni duradera dentro del circuito de valoración.

resta plausibilidad a esta especulación, no obstante, su contraste empírico desde el terreno de las neurociencias permitiría comprender las fuentes de estas violaciones sistemáticas al axioma de independencia y si estas tienen lugar dentro del circuito de valoración.

Aparentemente los recientes resultados experimentales en neuroeconomía satisfacen los axiomas que encarnan a la teoría de la utilidad esperada, resaltando la mensurabilidad provista al axioma de preorden completo. La disposición y capacidad de las células OV y CV para integrar probabilidad abren la posibilidad que los dos remanentes axiomas sean también una realidad neurológica pero aún se requiere su contraste empírico.

3.3 Actitud individual de riesgo

Un individuo puede ser catalogado de acuerdo con su actitud hacia el riesgo: sí para un individuo alguna lotería $F(\cdot)$, en su forma reducida produce una cantidad $\int x dF(x)$ con certeza, es al menos tan buena como la lotería en sí misma, esto es $\int u(x) dF(x) \leq u(\int x dF(x))$, el resultado con certeza es preferido al riesgo implicado por la lotería misma el agente es adverso al riesgo. Si el agente es indiferente entre el resultado cierto y el riesgoso es neutral al riesgo, esto supone linealidad de $u(\cdot)$. Y un individuo que prefiere el resultado riesgoso sobre el cierto con el mismo pago esperado, se puede clasificar como amante o buscador de riesgo, cuya forma funcional de $u(\cdot)$ es convexa.

En consecuencia, una posible medida de la curvatura podría ser la segunda derivada de $u(\cdot)$, sin embargo, es inadecuada porque varía de acuerdo con las transformaciones positivas de la función de utilidad, por tanto, la medición del grado de aversión de un individuo puede ser realizada por medio del coeficiente de aversión al riesgo de Arrow – Pratt $r_A(x) = u''(x)/u'(x)$. El coeficiente se puede interpretar indicando que la percepción experimentada hacia el riesgo decrece a medida que la riqueza del individuo aumenta. Para hacer este coeficiente independiente a la manera en que sea medida la riqueza se replantea de la forma $r_R(x, u) = -x \frac{u''(x)}{u'(x)}$, que se interpreta de acuerdo con Arrow: “Si tanto la riqueza como el tamaño de la apuesta (riesgo) crecen en la misma proporción, la

predisposición del agente para aceptar la apuesta se reduce” (citado por Mate y Pérez, 2007, p. 207).

Numerosa evidencia ha demostrado una actitud hacia el riesgo heterogénea entre agentes, múltiples factores explican esta heterogeneidad. Sujetos con menores capacidades cognitivas – coeficiente intelectual y la habilidad numérica – son más adversos al riesgo, similarmente son también más impacientes (Rustichini, 2009). Adicionalmente factores de expresión genética también pueden afectar la actitud hacia el riesgo (Deng et al, 2018; Roiser et al, 2009).

Estudios de imágenes han encontrado que la corteza frontal también tiene influencia en la actitud individual hacia el riesgo, los individuos adversos mostraron una fuerte actividad de la corteza lateral orbitofrontal y decrecimiento en giro frontal anterior, mientras que los individuos amantes al riesgo mostraron activación en la porción medial del córtex orbitofrontal (OFC) y en la región caudal del giro inferior frontal. (Schultz et al, 2008).

Por su parte estudios electrofisiológicos han derivado una medida de actitud hacia el riesgo directamente de cada respuesta neuronal en el OFC, realizando una regresión lineal de la tasa de disparo de cada célula contra la cantidad ofertada separadamente para cada una de las probabilidades, obteniendo así dos pendientes θ_2 y θ_1 lo que permitió establecer la medida de actitud neuronal de la forma $\alpha_{neu} = \log \frac{\theta_2}{\theta_1} / \log \frac{p_2}{p_1}$, para los dos grupos de células evaluados – OV y CV – se encontró que el centro de la distribución fue significativamente menor que uno – muy próxima a las observaciones comportamentales²². Para evitar posibles sesgos de medición en las respuestas OV y CV fueron reclasificadas pero los resultados estadísticos se mantienen inalterados. Estos hallazgos son consistentes con el hecho que las neuronas del OFC reflejan la actitud de riesgo para cada animal. (Raghuraman y Padoa-Schioppa, 2014).

Son múltiples los determinantes de la actitud individual hacia el riesgo, pero su representación subjetiva pertenece de nuevo al dominio del circuito de valoración dentro

²²La actitud hacia el riesgo se obtuvo regresando el valor relativo cada para la pareja de jugos contra la tasa de probabilidad correspondiente, cuya pendiente α provee una medida de la actitud de riesgo para cada animal. En promedio la actitud de riesgo fue de 0.8 ± 0.41 para el mono L y de 0.72 ± 0.1 para el mono V.

del OFC. Expresión genética, diferencias en las capacidades cognitivas además de las preferencias rinden cuenta de la heterogeneidad ente agentes.

3.4 Dominancia estocástica y enfoque media-varianza

Si el individuo enfrenta una decisión entre diferentes funciones de pagos continuos, la función de utilidad de este debe ser reformulada en estos términos, bajo este entorno los criterios de decisión pueden ser generalizados en una operación de comparación entre el nivel (valor esperado) y dispersión de retorno (riesgo) entre distintas distribuciones de pagos; de este modo la distribución $F(\cdot)$ produce inequívocamente mayor retorno que $G(\cdot)$, es decir, la distribución $F(\cdot)$ tiene domina estocástica de primer orden sobre $G(\cdot)$, si para cada función no decreciente $u: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, $\int u(x)dF(x) \geq \int u(x)dG(x)$. Lo que implica que la media de x es mayor que la media bajo $G(\cdot)$. Ahora bien, si $\int xdF(x) = \int xdG(x)$ el criterio de decisión es determinar cuál distribución implica menor riesgo, en este orden de ideas la distribución $F(\cdot)$ es inequívocamente menos riesgosa que $G(\cdot)$, o es dominantemente estocástica de segundo orden que $G(\cdot)$ sí $\int_a^{s<b} u(x)dF(x) \leq \int_a^{s<b} u(x)dG(x)$, en palabras, $G(x)$ es dominada por $F(\cdot)$ debido a que su dispersión (área bajo la curva) es menor.

Una versión generalizada conocida como el enfoque de media-varianza²³, ha enfocado diversas investigaciones arrojando evidencia que da soporte a la codificación neuronal de parámetros claves que le permiten al individuo evaluar la dominancia estocástica de primer y segundo orden.

²³Este criterio de decisión basado en la dominancia estadística ha sido generalizado en finanzas como el enfoque de media-varianza (o retorno de riesgo). En el decisor tiene un trade-off entre media (retorno) y varianza (riesgo). El modelo tradicional de riesgo-retorno es muy similar a este desarrollo puesto que el individuo enfrenta la disyuntiva entre el retorno $V(X)$ de la opción riesgosa X y el riesgo $R(X)$, entonces el individuo tiene una disposición a pagar $WTP(X) = V(X) - bR(X)$, donde el termino $V(X)$ es equivalente a la utilidad esperada y $R(X)$ a la varianza, el parámetro b mide la sensibilidad que experimenta el individuo al enfrentarse al trade-off entre maximización del retorno y la minimización de riesgo, es decir, una analogía al coeficiente Arrow-Pratt. Este modelo ha sido ampliamente usado en finanzas como el Capital Asset Pricing Model (CAPM). (Weber y Johnson, 2009)

O'Neill Y Schultz (2010) investigaron la codificación neuronal de una recompensa riesgosa utilizando la varianza de distribuciones binarias de la magnitud de recompensa como medida de riesgo²⁴ lo que les permitió determinar que la actividad neuronal²⁵ tiene propensión a codificar riesgo y valor en combinación, no obstante, subpoblaciones considerables de la población registrada del OFC codifican estas dos fuentes de información de forma separada. Estas células sensibles al riesgo mostraron ser independientes a las características visuales del indicio (tanto de valor o probabilidad, así como si son presentadas en barras o fractales), a la localización espacial y a contingencias visual-motoras. También se encontró que una vez resuelta la incertidumbre algunas células todavía codifican el riesgo.

En un trabajo posterior, O'Neill y Schultz (2018)²⁶ registraron la actividad extracelular de 170 neuronas, de dos monos Rhesus, las cuales 126 fueron significativas (Wilcoxon test, $p < .05$). Empleando una regresión múltiple encontraron que 42 respuestas son codificadas por el valor esperado, 21 codifican la probabilidad y 13 el riesgo. Estos tres grupos tiene coeficientes de correlación significativos tanto positivos como negativos y la cantidad de varianza explicada no fue positivamente correlacionada entre parejas de regresores. Estos

²⁴Para ello a dos monos Rhesus se les presentaron pistas visuales con distinta información de riesgo y la cantidad de recompensa (jugo). El valor esperado fue mantenido constante en tres distribuciones distintas (R3 la más riesgosa y R1 la de menor riesgo), mientras en los otros tres tipos de ensayos se mantuvo constante el riesgo mientras se variaba el valor. Los indicios de valor y riesgo fueron alternados pseudoaleatoriamente durante cada ensayo.

²⁵Una prueba Wilcoxon permitió identificar 1083 tareas relacionadas, de las cuales 201 fueron significativamente correlacionadas con las distribuciones. De estas 45 respuestas variaron solo con riesgo, 138 variaron solo con el valor y 18 con ambos. Una tabla de contingencia basada en una prueba chi-cuadro sugirió mayor propensión a una codificación que combina riesgo y valor. También se encontró que no ha diferencia entre la distribución de neuronas registradas en las áreas 11 y 13. Las respuestas relacionadas al riesgo se localizan en las áreas 11 (34 neuronas), 12 (2 neuronas) 13 (70 neuronas) y 14 (3 neuronas).

²⁶ En este experimento únicamente fue presentado el indicio de probabilidad al mono, sin embargo, la actividad neuronal actúa como si este hubiera sido proporcionado el indicio de valor como en O'Neill Y Schultz (2010). La interesante interpretación de los autores es expuesta a continuación: "La observación de codificación de valor esperado para indicios de riesgo en este estudio es de interés particular porque el valor esperado de recompensa, medido en milímetros de jugo (0.3 ml), nunca es experimentado en aquellos ensayos de riesgo. No obstante, la actividad neuronal en el tiempo del indicio refleja este valor nunca experimentado. Esto implica una señal predictiva que representa un valor de recompensa teórico asociado con el estímulo visual. La información sobre el valor esperado, riesgo y probabilidad de recompensa deben ser construidos a priori por medio del aprendizaje para representar la distribución de posibles resultados. Estas señales en conjunto son necesarias para mantener y actualizar representaciones exactas de resultados de recompensa inciertos." (O'Neill y Schultz, 2018, p. 93).

Esta interpretación implica un proceso de remuestreo constante del entorno, facultando así al OFC como mecanismo de inferencia donde es capaz de generar expectativas estables basado en probabilidades objetivas.

resultados sugieren que el valor esperado, probabilidad y riesgo son codificados en distintas subpoblaciones neuronales.

Estos experimentos demuestran la capacidad del agente para determinar los parámetros (valor esperado, probabilidad y dispersión) esenciales para establecer dominancia estocástica de primer orden y segundo orden. Con relación a la dominancia de segundo orden, Kobayashi, et al (2010) encuentran que la sensibilidad de codificación neural se ajusta para discriminar eficientemente la dispersión entre distribuciones. En detalle Kobayashi, et al (2010) elaboran un modelo de regresión obteniendo la relación entre las respuestas neuronales del OFC²⁷ y el volumen de jugo entregado al mono en cada distribución: una con desviación estándar pequeña (estrecha) y otra con gran SD (amplia). Encontrado una pendiente más pronunciada para la distribución estrecha, indicando mayor sensibilidad como resultado de la adaptación. La diferencia entre pendientes fue estadísticamente significativa ($p < 0.05$) en 38/149 respuestas, las 111 respuestas remanentes indican falta de adaptación, lo que resulta en la sensibilidad de recompensa fija, discriminación reducida de la distribución y menos información transmitida. Adicionalmente probaron la adaptación como interacción entre volumen de recompensa y SD identificando 43 respuestas adaptativas. Los resultados sugieren que una fracción considerable de neuronas están encargadas de codificar el valor muestran una adaptación a la SD de la distribución. Otro hallazgo de este equipo de investigación consistió en determinar qué cambios menos frecuentes en el valor de la distribución induce mayor incidencia de adaptación en la codificación neuronal²⁸.

Los autores concluyen que la adaptación mejorara la codificación eficiente ajustando la distribución a la respuestas neuronales y permite una mayor discriminación en un contexto que involucra cambios poco frecuentes, por su parte la codificación no adaptativa provee varias ventajas, permite calcular el valor de recompensa en una escala constante

²⁷Registro de 876 neuronas de dos 2 monos (A=464; B=240) áreas Área 11 (n=72) 12 (n=49) y 13 (n=66), adaptación más común en el área fue a la codificación de valor.

²⁸Para ello emplearon tres esquemas: en el primero las distribuciones eran cambiadas psuedoaleatoriamente en cada ensayo, de las 66 tareas relacionadas neuronas con este esquemas 47 fueron singnificativas adopción a la distribución de recompensa (12%); el segundo esquema consistió en alternar las dos distribución menos frecuentemente que el anterior presentándola en mini bloques con un pequeño número de triales (4-13, media 6.4) donde la distribución fue fija, solo 5/32 repuestas de codificación de valor mostraron significativa adaptación 15,6%; la situación más estable, el esquema tres mantenía la distribución fija por largo bloque de números 14-93, media 28.1). 27/70 (38.6%) fueron significativas.

permitiendo la transitividad entre un amplio rango de valores posibles con independencia a una distribución específica y posiblemente servir como ancla de referencia a la codificación adaptativa. (Kobayashi, et al., 2010).

La evidencia neuroeconómica refleja que diferentes subpoblaciones codifican las fuentes de información necesarias para determinar la dominancia estocástica tanto de primer como de segundo orden. Estas fuentes de información son el valor esperado, probabilidad y el grado de dispersión de la distribución ajustando su sensibilidad para permitir la discriminación entre distribuciones más riesgosas, lo que faculta al OFC para realizar una codificación del valor subjetivo de forma continua y con gran similitud con los criterios de decisión establecidos por la dominancia estocástica.

3.5 La teoría prospectiva.

De acuerdo con la teoría prospectiva (Kahneman y Tversky, 1979) el proceso de decisión está compuesto por dos fases: edición y evaluación. En la fase de edición se codifican las alternativas, es decir, los resultados son catalogados como ganancias o pérdidas de acuerdo con un punto de referencia adoptado en el momento de decisión, el cual, a su vez es sensible a la formulación de la alternativa y de las expectativas del agente. Durante esta fase se simplifican las probabilidades asociadas a resultados idénticos; mientras las alternativas ciertas son aisladas de las riesgosas; aquellos componentes comunes y compartidos por varias alternativas son eliminados; igualmente las alternativas dominadas son rechazadas sin evaluación posterior y las posibilidades son redondeadas.

En síntesis, la fase de edición simplifica y reduce la complejidad de las alternativas preparándolas para la evaluación en la cual se elegirá la alternativa con mayor valor V expresado en términos de dos escalas; valoración v y una función de pesos subjetivos de decisión $w(p)$, los cuales son una transformación subjetiva de las probabilidades p de un evento determinado. Deduciendo así la función: $V(x, p) = v(u)w(p)$. (Kahneman y Tversky, 1979)

La función de valoración $v: x \rightarrow \mathbb{R}$, refleja el valor subjetivo en relación con el punto de referencia, el cual se puede interpretar como la posición de medida, y la magnitud de cambio con respecto a este punto. La magnitud experimental marginalidad, de esta forma, la función exhibe concavidad en el dominio positivo que permite reflejar el comportamiento de aversión al riesgo, mientras que incrementos en la desutilidad a medida que las pérdidas se incrementan conduce a una forma convexa de la función en el dominio negativo, asociado al comportamiento de búsqueda de riesgo. Otra característica adicional es su mayor pendiente para pérdidas que para ganancias generando aversión a la pérdida y al riesgo en prospectos mixtos (ganancia-pérdidas). (Fox y Poldrack, 2009; Kahneman y Tversky, 1979).

La función de pesos, $w: \mathbb{R} \rightarrow [0,1]$, más que realizar una medición probabilística evalúa el impacto de los eventos sobre la deseabilidad de las alternativas. Durante la fase de edición la simplificación de las alternativas – eliminación y redondeo principalmente – fuerza al individuo a infravalorar o a sobreponderar las probabilidades extremas; la alta probabilidad de la ocurrencia de un evento es subvalorada, lo que, a su vez, refuerza el patrón de aversión para las ganancias y búsqueda de riesgos en el dominio negativo de la función valor V . Las probabilidades pequeñas tienen mayor ponderación, esta sobrevaloración reversa el patrón implicado por la función v , generando una búsqueda de riesgo en el dominio positivo y aversión frente a pérdidas. (Fox y Poldrack, 2009; Kahneman y Tversky, 1979). Esta subproporcionalidad de w implica que las sumas de los pesos de distintas alternativas difieren de la unidad, por tanto, sirve para describir las violaciones del axioma de independencia de la utilidad esperada – como el caso de la paradoja de Allais. Estos comportamientos arriban en situaciones donde la razón, entre las alternativas, de v sea inferior a la razón de w . (Kahneman y Tversky, 1979)

La teoría prospectiva descansa sobre tres pilares fundamentales: los efectos marco (*framing effect*), la aversión a la pérdida y la distorsión de probabilidades. Los dos primeros afectan la forma funcional de la función valor, mientras el último es vital para explicar la no linealidad de las probabilidades además de jugar un rol central en explicar las violaciones al axioma de independencia. Cabe mencionar que la principal herramienta empleada para indagar los aspectos relacionados con la teoría prospectiva ha sido las imágenes cerebrales,

intentando inferir cómo un estado mental concreto está relacionado con la actividad BOLD de una región específica. Esta técnica es conocida como inferencia inversa (*reverse inference*), su mayor limitación reside en la necesidad de que una región específica solo sea activada por el proceso cognitivo de interés, por tal motivo se debe tener cautela frente a sus conclusiones (Fox y Poldrack, 2014). Adicionalmente se emplean algunos estudios de lesiones, mientras estudios a nivel electrofisiológico no han sido directamente orientados a contrastar esta teoría. A continuación, se presenta la evidencia neuroeconómica relacionada con cada uno de estos pilares.

Dependiendo de la manera en que al individuo se le presenta la información esta puede generar efectos sobre el resultado de la elección, este fenómeno es conocido como efectos marcos. Por ejemplo, la decisión puede sesgarse en favor de una opción segura planteando el problema de elección en términos de ganancias o hacia un juego de azar formulando el problema en términos de pérdidas potenciales. De Martino et al (2006) realizaron un experimento en el cual, a cada participante se le indicó cierta cantidad de dinero al inicio de cada prueba eligiendo entre una opción segura o una apuesta. La opción segura fue presentada en marco de ganancia con la palabra “conservar” mientras en el marco de pérdidas se utilizó la palabra “perder”. Encontrando que la Amígdala ejerce un rol central en mediar el efecto marco, su actividad fue significativamente mayor cuando el sujeto eligió la opción segura en el marco de las ganancias y la apuesta en el marco de las pérdidas. Un patrón de actividad inverso fue encontrado en ACC (que se extiende al DLPFC) y aquellos sujetos que actuaron más racionalmente exhibieron mayor activación en el rOFC y vmPFC.

Varios estudios de imágenes también señalan que la amígdala juega un rol fundamental en los efectos marco (Guitart-Masip, et al. 2010; Xu et al. 2013; Roiser et al. 2009), Louie y De Martino (2014) resaltan su importancia debido al consenso generalizado que este complejo representa el valor motivacional y la integración de información convergente relacionada con estímulos de recompensa y castigo. Reforzando estos planteamientos, Wang et al (2018) determinan, por medio de la técnica de optogenética, que la amígdala es

necesaria y suficiente para impulsar conductas específicas para la valencia del sabor de los estímulos²⁹.

No obstante, Talmi et al (2010) determinaron que dos pacientes con daño bilateral de la amígdala, inducido por la enfermedad de Urbach-Wiethe, también exhibieron efectos marco cuya magnitud estaba dentro de una desviación estándar del grupo de control (20 personas sanas) sin lograr determinar diferencias significativas entre cada paciente y su grupo de control. También encontraron que estos pacientes tuvieron mayor disposición al riesgo en ambos marcos, con apuestas más frecuentes el marco de ganancias potenciales. Ambos grupos fueron buscadores de riesgo en el dominio de las pérdidas.

Estos resultados indican que, a pesar de la actividad reportada por imágenes cerebrales, la amígdala no tiene incidencia directa sobre los efectos marco, dejando a estos sin bases claras a nivel neuronal. Sin embargo, la amígdala podría desempeñar un rol en la determinación del valor subjetivo debido a las conexiones recíprocas con el OFC. Monos a los cuales se les eliminó la amígdala, su capacidad para aprender y codificar el valor de estímulos novedosos fue ralentizada, pero tuvo poco efecto en la codificación del valor en el momento de la entrega de recompensa. Por tanto, los inputs de la amígdala hacia el OFC juegan un rol crucial en la actualización del valor, más concretamente: “El componente posterior del OFC aparece funcionar en conjunción con la amígdala basolateral para actualizar las valoraciones de resultados esperados en base del estado actual del animal [...]” (Murray y Rudebeck, 2018, p. 412).

Por tanto, la amígdala podría aportar información relacionada con la valencia de los estímulos en las etapas tempranas de decisión – posiblemente como insumo a las neuronas OV – y posteriormente participando en la retroalimentación de los resultados, lo cual le otorga un rol indispensable reduciendo la incertidumbre. De este modo, la actividad reportada de esta estructura en los estudios de imágenes cerebrales puede ser explicada más por la valencia del juego y la retroalimentación de la experiencia hedónica del resultado obtenido que por su relación en los efectos marco.

²⁹ Encontraron que las neuronas del campo cortical del sabor amargo son codificadas por la amígdala central (CEA) con algunas terminales que se extienden hacia la amígdala posterior basolateral, mientras los sabores dulces son codificados en la amígdala anterior basolateral.

De esta discusión se puede concluir que las bases neurales relacionadas con los efectos marcos es poco clara y no está relacionada con la actividad de la amígdala. Cabe resaltar otro hecho encontrado en estudios de imágenes cerebrales donde la misma estructura encargada de codificar el valor subjetivo también contrarresta estos sesgos en la decisión, lo que implica que sus efectos sobre el proceso de decisión es mínimo.

En lo que respecta al efecto reflexión, es decir, al patrón opuesto de actitud hacia el riesgo en ambos dominios de la función valor, las imágenes cerebrales han encontrado que el patrón de respuestas del BOLD en el vmPFC está inversamente correlacionado con pérdidas potenciales y su correlación es positiva cuando enfrenta ganancias potenciales, esta actividad decreciente cuenta con una mayor pendiente (Fox y Poldrack, 2014). Adicionalmente, De Martino (2010) evaluó el comportamiento de dos mujeres con lesión bilateral de la amígdala – S.M. de 43 años con daño completo y A.P. de 23 años con un daño del 50% – a través de la estimación de un parámetro de aversión al riesgo³⁰ determinó que la paciente S.M. fue ligeramente buscadora de pérdidas mientras que A.P. fue neutral a la pérdida, comparadas con respectivo su grupo de control³¹. Particularmente, cuando S.M. fue comparada con el grupo de control de A.P. su comportamiento fue descrito como menos adverso al riesgo. También las dos mujeres tuvieron mayor disposición a aceptar juegos y una menor prima de riesgo en comparación con su respectivo grupo de control³² – más prominente para S.M.

Esta evidencia respalda la asimetría entre dominios de la función de valor causada por la influencia de la amígdala, que también participa como determinante de la actitud individual del riesgo. Lo que sugiere que la amígdala puede reportar una señal de valencia negativa asociada con el riesgo durante la etapa de decisión generando estos patrones observados en la elección, u otra posibilidad no excluyente, reside en que este hecho podría corresponder a una respuesta evolutiva para brindar mayor propensión a la exploración de nuevas estrategias cuando los resultados son frecuentemente negativos.

³⁰ La cuantificación de la aversión a la pérdida, por medio del parámetro λ , se derivó a partir de una regresión logística usando el valor esperado como variable explicativa de las elecciones de los participantes, este análisis estimó $\lambda = 0.76$ para SM en comparación al de su grupo de control de $\lambda = 1.52(\pm 0.19)$ y para AP fue de $\lambda = 1.06$ frente a $\lambda = 1.76(\pm 0.12)$

³¹ Similitud de edad, posición socio-económica pero sin daño encefálico alguno.

³² 6 personas con iguales características socioeconómicas

Resta por considerar más a fondo la dependencia de contexto, del cual hacen parte los efectos marco y la aversión a la pérdida, su importancia subyace en el efecto que puede causar el contexto sobre el orden de preferencias. Factores contextuales como la disponibilidad, variaciones grandes de en la magnitud de un bien o la manera en que de la información es presentada al agente podrían sesgar la elección en favor de una opción particular sin ser causada por la preferencia intrínseca del bien, lo que causaría la observación de preferencias reveladas altamente volátiles.

De acuerdo con Louie y De Martino (2014) la base neural de este fenómeno reside en las limitaciones electrofisiológicas de los potenciales de acción y el proceso refractario intrínseco de la actividad neuronal, necesarios para continuar las transmisiones de impulsos nerviosos, limitando así el rango dinámico en el cual los inputs pueden ser codificados. Entonces para lograr una transmisión óptima de información la actividad neuronal debe ajustar su sensibilidad a los niveles del estímulo – una sensibilidad baja permite poca discriminación en ambientes saturados mientras que una sensibilidad alta, bajos niveles del estímulo no pueden generar respuesta – este mecanismo de ganancia de control es típico en los sistemas sensitivos, por ejemplo, las células de la retina que se adaptan a los distintos grados de iluminación del ambiente. Para Louie y De Martino (2014) “[...] ese mecanismo de ganancia de control introduce contexto dependencia intrínseca en la codificación neuronal: las tasas de disparo no están integradas para representar parámetros específicos de nivel, en su lugar las cantidades relativas dependen de otros inputs o en la historia temporal” (p. 463-464)

La primera fuente de contexto dependencia es originada por la posibilidad que las neuronas relacionadas con el valor de una opción puedan ser moduladas por el valor de las otras alternativas, este proceso es referido como normalización, el cual es típico de regiones asociadas con la transformación de valor a acción como el LIP o el colículo superior. La segunda fuente de contexto dependencia es la adaptación que describe cambios en la sensibilidad de codificación de las respuestas neuronales después de la presentación sostenida de un estímulo. (Louie y De Martino, 2014)

[En efecto] La codificación adaptativa [...] introduce la posibilidad de una dependencia de la elección en el entorno: si la elección entre dos bienes es tomada por comparación de las

tasas de disparos de diferentes poblaciones neuronales, y si las tasas de disparo se adaptan al entorno para incrementar el poder discriminatorio de las respuestas, entonces la codificación neural de una opción depende de las propiedades estadísticas del entorno. De manera que la probabilidad de elegir sobre dos opciones determinadas debería ser alterada por cambios en el entorno. (Padoa-Schioppa y Rustichini, 2014, p. 507).

La adaptabilidad neuronal del OFC fue evidenciada en el experimento de Padoa-Schioppa (2009), en el cual, registró la actividad de 111 neuronas de un mono mientras se le presentaron ofertas de jugos en dos bloques de ensayos, uno con rangos de valores pequeños y el otro con rangos grandes. Se identificaron 19 OV y 17 CV respuestas, cuyas pendientes de codificación fueron más allanadas para el bloque de ensayos con rango de valores largo. Igualmente, la tasa de disparos fue menor en el bloque largo comparado al bloque pequeño (27/36). Analizando las bases de datos de los trabajos previos Assad y Padoa-Schioppa (2006) y Padoa-Schioppa y Assad (2008), encuentran que “[...]la sensibilidad neuronal (es decir, la pendiente de codificación) es inversamente proporcional al rango de valores disponibles para cualquier condición dada. Por el contrario, la distribución de los rangos de actividad no depende del rango de valores.” (Padoa-Schioppa, 2009, p. 14012). Esta relación también es independiente de las preferencias entre bienes, del valor relativo, del rango de valores de otras opciones y de las unidades de medición. Por tanto:

[...]la codificación del valor en el OFC es rango adaptativo. En otras palabras, la respuesta de una neurona que codifica el valor de un bien (un jugo particular en el caso de neuronas valor de oferta, o el jugo elegido en el caso de las neuronas valor de elección) se adaptan al rango de valores disponibles para ese bien en la condición comportamental (a saber, la distribución de valores codificados). En esencia, ambas neuronas valor oferta y valor elegido se adaptan al rango de valores que ellas codifican, mientras ellas no dependen de los bienes o del valor que no codifican. Menú invarianza y adaptación de rango son fenómenos complementarios (en efecto, fueron observados en la misma población neuronal). Juntos, indican que la codificación del valor en el OFC es al mismo tiempo una instancia de la transitividad de preferencias (invarianza de menú) y es computacionalmente eficiente (adaptación de rango). (Padoa-Schioppa, 2009, p. 14013).

Para evidenciar el efecto que podría causar la adaptabilidad de rango sobre la elección, Rustichini, et al. (2017) llevaron a cabo un experimento, en el cual, una pareja de monos rhesus³³ se enfrentan una elección binaria entre distintas parejas de jugos, la sesión fue dividida en dos bloques de pruebas. En el primer bloque las ofertas fueron presentadas en un rango determinado de valores que fue variado de una sesión a otra, siendo cero la cantidad mínima ofrecida. En el segundo bloque, el rango de oferta para uno de los dos jugos fue reducido a la mitad o duplicado, manteniendo el rango del otro jugo sin cambio³⁴. De modo tal que sí la población encargada de codificar el valor de la opción cuyo rango ha sido modificado se adapta mientras la otra opción conserva su actividad inalterada induce una variación en el valor relativo causando así un sesgo en la elección, motivo por el cual, se esperaría que la comparación de valores relativos fuera alterada en un factor cercano a dos en esta condición experimental (Rustichini, et al., 2017)

Contrario a esta predicción, los valores relativos medidos en los dos bloques de la prueba fueron generalmente similares. Al agrupar todas las sesiones, la proporción de valores relativos medidos para los dos bloques de la prueba fue estadísticamente indistinguible de 1 (mean ratio = 1.006; $p = 0.81$, Wilcoxon signed Rank test) y significativamente por debajo de 2 ($p < 10^{-37}$, Wilcoxon signed Rank test). Estos resultados se mantienen cierto para cada animal (Rustichini, et al., 2017, p. 5)

Este resultado indica claramente que el rango es corregido dentro del circuito de decisión. Sin embargo, si la codificación del valor ocurre simplemente por comparación de tasas de disparo entre diferentes poblaciones neuronales, la corrección de rango podría ocurrir si ambas poblaciones neuronales se adaptan al mismo valor de rango o si un número mayor de neuronas es movilizadas para incrementar la sensibilidad de la opción cuyo rango ha incrementado. No obstante, Padoa-Schioppa y Rustichini (2014), empleando la misma base de datos de Padoa-Schioppa, (2009), no encuentran evidencia estadística que soporte tales hipótesis.

[Por tanto, su] análisis indica que las decisiones no son hechas simplemente por comparación de tasas de disparo entre de diferentes grupos de células de valor oferta. Por el

³³Un macho (B, 9.0 Kg) y una hembra (L, 6.5 Kg)

³⁴“El número de sesiones para cada una de las 4 posibles combinaciones no fue predeterminado por medio de algún método estadístico, pero fue comparable ($\Delta A \rightarrow 2\Delta A$, 61 sesiones; $\Delta B \rightarrow 2\Delta B$, 62 sesiones; $2\Delta A \rightarrow \Delta A$, 49 sesiones; $2\Delta B \rightarrow \Delta B$, 48 sesiones).” (p. 11)

contrario, la red neuronal que genera la decisión debe esencialmente "deshacer" la adaptación del rango de tal manera que las funciones de indiferencia no dependan en gran medida del rango de valores (Padoa-Schioppa y Rustichini, 2014, p. 509)

Para explorar más a fondo estos hallazgos, formulan un modelo de elección que les permite inferir precisamente como la elección depende de la actividad de las neuronas OV, deduciendo que el aprendizaje Hebbiano³⁵ compensa la codificación adaptativa. “El sistema aprende las propiedades estadísticas básicas del entorno y el sesgo introducido en las pruebas iniciales es compensado después de un número limitado de pruebas” (Padoa-Schioppa y Rustichini, 2014, p. 512).

A manera de conclusión, aunque la adaptabilidad de las neuronas del OFC potencialmente pueden inducir a la dependencia de contexto, este mismo circuito está facultado para corregirla durante la decisión a través de dos mecanismos, el primero reside en la capacidad computacional de las neuronas OV que únicamente involucran los determinantes de valoración para un bien particular y son ciegas a los aspectos relacionados con los demás bienes, incluido las variaciones en el rango, por tanto, la invarianza de menú elimina la posible influencia de la normalización.

El segundo mecanismo ocurre por las conexiones sinápticas repetidas entre las neuronas OV y las demás células involucradas en el proceso de decisión (CV, CJ, etc) que inducen cambios a nivel metabólico de estas células llevando a incrementar su fortaleza en la transmisión de impulsos nerviosos y estabilidad dentro de esta misma red neuronal, en otras palabras, el aprendizaje Hebbiano corrige la adaptabilidad tras mejorar la eficiencia sináptica del circuito de decisión, proceso que intuitivamente puede ser pensado como un remuestreo del entorno. Teniendo en cuenta que el BOLD es más afín a representar las conexiones sinápticas que la actividad de la neurona en sí misma, las observaciones de los estudios de imágenes que han encontrado mayor actividad del OFC en personas menos propensas a incurrir en efectos marco podría representar el aprendizaje Hebbiano. En síntesis, se puede afirmar que la incidencia del contexto sobre la decisión solo tendría algún

³⁵ La transmisión sináptica iterativa entre neuronas de una red cerebral como consecuencia de un estímulo concreto permite cambios internos a nivel metabólico de cada neurona permitiéndoles incrementar la eficiencia de la transmisión de impulsos nerviosos entre estas, llevando a mecanismos de plasticidad y aprendizaje de la red. Proceso que puede ser resumido por la frase: “neuronas que se disparan juntas, permanecerán conectadas”

impacto en entornos nuevos o de poca familiaridad para el agente, pero después de cierta interacción, su efecto sería corregido.

Finalmente, queda por exponer la evidencia relacionada con el tercer y último pilar sobre el que descansa la teoría prospectiva, el cual brinda herramientas predictivas sobre los comportamientos descritos como violaciones al axioma de independencia, pese a esta gran importancia, son escasos los estudios encaminados en describir sus bases neuronales: en este trabajo se identificaron dos estudios de imágenes funcionales que han explorado evidencia de distorsión de probabilidades en el cerebro (Tobler et al., 2008; Hsu et al., 2009). “Sin embargo, ningún estudio ha examinado la distorsión de probabilidad a nivel de una sola célula” (Stauffer et al, 2015, p. 3154).

Tober et al (2008) encontraron que la corteza dorsolateral prefrontal (DLPFC) presenta fuerte actividad incrementada en el rango de probabilidades entre 0.0 a 0.25 consistente con la sobreponderación de pequeñas probabilidades, similarmente la actividad decrece fuertemente en el intervalo de 0.75 a 1 consistente con la subponderación de largas probabilidades. El patrón opuesto de actividad fue evidenciado en regiones ventrolaterales de la corteza frontal – subponderación de pequeñas y sobreponderación de grandes probabilidades.

Tober et al (2008) también encuentran que la actividad del DLPFC se ajusta mejor a la forma de S invertida durante la primera mitad del experimento, mientras que en la segunda mitad se ajusta mejor a una forma lineal. De acuerdo con los autores estas respuestas pueden obedecer a una predicción de error la cual podría contribuir a la menor distorsión en la representación de probabilidades como resultado de la experiencia. No obstante, la actividad de la región VLPFC que fue mejor explicada por la forma de S en ambas mitades del experimento. Particularmente esta investigación encontró que el estriado covaría significativamente con incrementos lineales en la probabilidad.

Hsu et al (2009) emplean un modelo de elección estocástico para inferir las funciones de pesos de probabilidad, correlacionadas posteriormente con la actividad del fMRI. Asumen una función potencial para la utilidad y una función Prelec uni-paramétrica para la función

de pesos (WP)³⁶, sugiriendo que la actividad del estriado evalúa las probabilidades de forma no lineal en aislamiento de la elección.

Tentativamente se puede inferir, que la experiencia juega un rol fundamental en acercar a los individuos a un comportamiento más racional, en este caso, las probabilidades sufren menor distorsión una vez el agente ha interactuado reiteradamente con el entorno experimental. Adicionalmente, Tober et al (2008) reporta que las preferencias de los participantes se hacen más sensibles a variaciones en probabilidad como resultado del condicionamiento experimental. Sin embargo, estudios electrofisiológicos han establecido que el DLPFC no está directamente relacionado con el proceso de decisión y su función está más arraigada con la transformación de valor a acción (Cai y Padoa-Schioppa, 2014).

Una interpretación alterna de la función del DLPFC, reside en la memoria de trabajo. “Hay un consenso creciente que el PFC contribuye al control cognitivo al mantener en la memoria de trabajo las representaciones de información (por ejemplo, instrucciones o reglas) necesarias para orientar la atención y desarrollar acertadamente en tareas dirigidas a objetivos.” (D’Ardenne et al, 2012, p. 1). Más concretamente, D’Ardenne et al (2012) encuentran actividad bilateral localizada en el DLPFC asociada con la actualización y mantenimiento de la información contextual en la memoria de trabajo, sin embargo, esta codificación fue perturbada con pulsos de estimulación magnética transcraneal aplicados en el hemisferio derecho 150 ms después de ser presentado el indicio, también se presenciaron un aumento fásico en el BOLD en la SN y VTA después de ser presentado el indicio contextual dependiente. Por tanto, la actualización contextual de la memoria de trabajo opera a través de la señal fásica de las neuronas dopaminérgicas las cuales adoptan un mecanismo de puerta, regulando los inputs dirigidos hacia el DLPFC: cuando esta señal se presenta, los inputs hacia el DLPFC son incrementados permitiendo codificar nuevas representaciones del contexto y reemplazar las que previamente se mantenían como memoria de trabajo, conservando esta nueva información hasta la siguiente señal.

Ese mismo trabajo reconoce que el estriado también puede desempeñar el rol de mecanismo de puerta actualizando la información contextual en la memoria de trabajo.

³⁶ Por su parte, Tober et al (2008) ajustó las respuestas a una función lineal en log-odds: $w(p) = \frac{\delta p^\gamma}{\delta p^\gamma + (1-p)^\gamma}$, donde γ refleja la curvatura y δ la elevación de la función

Similarmente Nyberg, L. et al. (2009) mostraron que conexiones dopaminérgicas vinculan al estriado con el VLPFC izquierdo durante la actualización de representaciones de largo plazo en la memoria (citado en Wiklund-Hörnqvist, 2017). Y la porción ventral del estriado también ha exhibido fuerte actividad en tareas de recuperación de memoria cuando los individuos son sometidos a evaluación a través de un test. (Wiklund-Hörnqvist, 2017)

Teniendo en cuenta esta evidencia y la señal de predicción de error reportada en Tober et al (2008), la codificación encontrada en el DLPFC, VLPFC y el estriado están más involucrada en aspectos relacionados con la generación de memoria que con la distorsión de probabilidades. Así mismo la teoría prospectiva postula que la distorsión de probabilidades tiene lugar durante la fase de edición y como fue descrito anteriormente el OFC computa la información probabilística con antelación a otras áreas corticales y subcorticales, dejando sin soporte claro a nivel neurológico este fenómeno comportamental.

Aunque la evidencia neuroeconómica relacionada con la distorsión de probabilidades está prácticamente ausente, diversos estudios comportamentales también han encontrado patrones similares a los predichos por la teoría prospectiva en primates. En el experimento de Stauffer et al (2015), dos Rhesus (*macaca mulatta*) fueron enfrentados a ofertas que involucraban un juego y una recompensa segura con el objetivo de medir su equivalente cierto (punto de indiferencia) y de esta manera inferir el valor subjetivo del juego, posteriormente el equivalente cierto fue dividido por su respectivo resultado diferente de cero para establecer una medida de distorsión en probabilidades encontrando así la sobreponderación para probabilidades bajas y el patrón opuesto para altas probabilidades, para controlar el posible efecto de la función de utilidad en este patrón, las funciones de pesos y utilidad fueron estimadas simultáneamente.

Con relación a la función utilidad – estimada a partir de una función potencial – encontraron que su forma funcional es convexa en juntos dominios. Adicionalmente, los autores encuentran una diferencia significativa entre la utilidad generada por el equivalente cierto y la utilidad esperada, siendo está positiva para bajas probabilidades indicando sobreponderación y negativa para probabilidades altas. “Este resultado demuestra que la utilidad convexa por sí sola es insuficiente para explicar los datos de elección y valida la presencia y forma de la función de ponderación paramétrica [...]” (Stauffer et al, 2015,

p.3152). Adicionalmente, evaluaron tres funciones de pesos (Prelec uni³⁷ y biparamétrica³⁸, y lineal en log-odds) las cuales se comportan conforme a la predicción de la teoría prospectiva. Finalmente, sus resultados sugieren que los monos usan la recompensa indicada en lugar de inferir la probabilidad de resultados recientemente experimentados.

Farashahi et al (2018) llevaron a cabo dos experimentos a tres monos Rhesus³⁹: En el primero, se le ofrecieron dos loterías binarias al mono, las cuales fueron representadas por medio de rectángulos: la cantidad fue representada por un color específico⁴⁰ mientras que la probabilidad fue indicada por la porción coloreada de cada uno. En el otro experimento, también fueron ofrecidas dos loterías binarias, pero el mono debía coleccionar seis fichas virtuales para recibir una gran cantidad de recompensa, igualmente la porción coloreada en cada rectángulo indico la probabilidad mientras el color la ganancia o pérdida potencial⁴¹. Cuatro modelos fueron empleados para describir la información comportamental, el primero, el valor esperado (EV); el segundo, utilidad esperada (EU), contó con una estimación no lineal de la función de utilidad⁴² y lineal para probabilidad; el tercero fue lineal para la utilidad, pero con una función de probabilidad no lineal⁴³; y finalmente, utilidad subjetiva (SU), con funciones no lineales tanto para la utilidad como para la probabilidad.

El ajuste de estos modelos a las elecciones registradas permitió revelar curvas de utilidad convexas tanto para ganancias como para las perdidas, con mayor pendiente en el dominio positivo de la función valor. En el primer experimento la función SU mostro un mejor ajuste, para el segundo, “[...] los modelos EU y SU proveen el mejor ajuste durante esta tarea [...]El ajuste de los dos modelos es casi igual, sugiriendo que la inclusión de PW no

³⁷ $w(p) = e^{-(-\log p)^\alpha}$

³⁸ $w(p) = e^{-\beta(-\log p)^\alpha}$

³⁹ Desarrollaron 108,272 ensayos respectivamente para el primer experimento (jugos) y 66,500 para el segundo (Token)

⁴⁰ El color rojo indicó la ausencia de recompensa, el gris la menor cantidad de jugo, el azul una cantidad intermedia y el verde la cantidad mayor. Adicionalmente se incluyó una opción de cierta, pero de pequeña cantidad (un recuadro completamente gris).

⁴¹ Negro = (-2), gris = (-1), rojo = 0, azul = 1, azul = 2, verde = 3.

⁴² Parámetros exponenciales y con un coeficiente de aversión a la perdida para el dominio negativo $u(x) = x^\alpha, x > 0$ y $-\lambda(-x^\alpha), x \leq 0$. donde λ y α representa el coeficiente de aversión a la perdida y la actitud hacia el riesgo respectivamente

⁴³ Se empleo una función Prelec uniparamétrica, a saber: $w(P) = e^{-(\log(p))^\gamma}$, donde el parámetro γ cuantifica la distrocion de las probabilidades

mejora el ajuste y así la ausencia de alguna distorsión en la probabilidad” (Farashahi et al, 2018, p. 4391). Comparando las estimaciones de los modelos para juntos experimentos se determinó que la función de utilidad fue significativamente más convexa y la PW más distorsionada en el experimento de jugos, evidenciando que las actitudes de riesgo son flexibles y dependen de la tarea.

Estos mecanismos de flexibilidad potencial fueron explorados incluyendo el peso de la alternativa del juego con mayor magnitud⁴⁴ dentro de los modelos analíticos, encontrando que este factor reduce la pendiente de la función de utilidad, incidiendo en la diferencia entre las dos tareas. De acuerdo con los autores, estos hallazgos pueden explicarse por la idea que los procesos de ponderación que determinan la valoración están sesgados por el mayor peso de la atención asignados a algún prospecto.

Monos y humanos comparten patrones comportamentales de elección que se ajustan a las predicciones de la teoría prospectiva indicando un vínculo evolutivo común, no obstante, la evidencia neuroeconómica no brinda soporte claro a dos de sus tres pilares fundamentales. Quedando abiertos muchos interrogantes, de los cuales, se puede destacar la relación causal entre la atención específica a un prospecto en particular y el resultado de elección, de acuerdo con Farashahi et al (2018) este factor explicaría el mecanismo de flexibilidad y a su vez implicaría que de cierto modo podría sesgar la elección. Por el contrario, el output (decisión) del OFC posiblemente señala la información relacionada con la predicción de error de recompensa a los núcleos dopaminérgicos en el cerebro medio (SNc y VTA) influyendo así sobre la memoria de trabajo⁴⁵ y otras tareas cognitivas relacionadas, en otras palabras, el OFC moviliza otras estructuras corticales como consecuencia de las preferencias. Otra alternativa es que la ACC participa señalando la utilidad esperada de largo plazo, es decir, del resultado final del juego incidiendo sobre la actualización del resultado obtenido en cada prueba permitiendo un comportamiento más cercano a la optimalidad dinámica, lo que explicaría la menor presencia de distorsiones en el experimento de las “Fichas”. No obstante, se requiere más investigación en este campo.

⁴⁴ También se incluyeron pesos de probabilidad o EV a la alternativa de mayor magnitud, aunque no aportaron efectos significativos

⁴⁵ Inclusive la transformación de valor a acción en el DLPFC planteado por Cai y Padoa-Schioppa (2014) está relacionado con la memoria de trabajo

De toda la evidencia relacionada con la teoría prospectiva presentada en esta sección se puede establecer que el circuito de valoración deshace la dependencia de contexto a través del aprendizaje Hebbiano, mientras la independencia de menú evita cualquier posible efecto de la normalización; la amígdala no tiene relación causal con los efectos marco pero ejerce influencia sobre la magnitud de la aversión al riesgo e incide sobre la actitud hacia el riesgo, posiblemente indicando una valencia negativa hacia el riesgo reduciendo de este modo la tasa de disparos de las células OV y CV por tanto suprime en mayor magnitud la actividad al enfrentar pérdidas. A pesar de la importancia predictiva que tiene la WP para describir comportamientos contrarios al axioma de independencia sus bases neurológicas aún son desconocidas, la teoría prospectiva predice su influencia en la etapa de edición del prospecto por tanto la codificación no lineal debería ser reflejada en etapas tempranas de la decisión y se esperaría ser evidenciada en el vmPFC, contrario a esto, estudios electrofisiológicos han encontrado que el OFC tiende a codificar las variables de forma lineal.

Otra manera alterna para explicar las anomalías que pretende explicar la teoría prospectiva es la cercanía de las opciones con el punto de indiferencia puesto que las elecciones entre alternativas prácticamente se alternan en igual frecuencia, este comportamiento es referido por Padoa-Schiappa (2013) como variabilidad de elección, en este entorno los monos presentan histéresis en la elección, es decir, fueron más propensos a elegir el mismo jugo que habían elegido en el ensayo previo. Esta variabilidad está correlacionada con una actividad predictiva (cola de actividad) presente en las células CJ durante los 500 ms precedentes a la oferta, sugiriendo así que decisiones cercanas a la indiferencia son en parte dirigidos por el estado inicial del montaje neuronal el cual fluctúa de ensayo a ensayo. Adicionalmente “Las células chosen value presentan una actividad rebosante (“activityovershooting”) estrechamente relacionada a la dificultad de la decisión y posiblemente debido a fluctuaciones en los valores relativos de los jugos. Este rebasamiento fue independiente de la histéresis” (p, 1322) Finalmente, Padoa-Schiappa (2013) no encuentra evidencia consistente que decisiones próximas a la indiferencia estén correlacionadas con fluctuaciones estocásticas de las células OV. Por tanto, una forma de explicar las observaciones comportamentales es a través del efecto causado por la presencia de la histéresis, valores cercanos al punto de indiferencia presentados en las pruebas

experimentales podría incidir sobre los estimadores de las funciones elegidas ad hoc para describir los datos. De este modo las anomalías en la decisión podrían ser explicadas por prospectos con valor cercano a la indiferencia o contextos que el individuo está poco familiarizado.

3.6 Modelos bajo ambigüedad

Las situaciones bajo ambigüedad no han experimentado gran desarrollo analítico puesto que al definir la incertidumbre como continuo, la ambigüedad puede ser capturada por cualquiera de los modelos anteriormente descritos a través de equiprobabilidades entre prospectos⁴⁶. Esto implica que el circuito neuroeconómico de decisión está facultado computacionalmente para resolver la ambigüedad tanto de tipo epistemológico como estocástico.

Con relación a la incertidumbre de orden epistemológico Rudebeck, et al (2017) encontraron que aproximadamente el 60% de neuronas del OFC que codifican la cantidad esperada y recibida de un estímulo de recompensa familiar también lo hacen para un estímulo de recompensa novedoso, es decir, ocurre un remapeo en la actividad neuronal que permite establecer un orden de preferencias aun cuando el estímulo es desconocido. Dado el hecho que la incertidumbre epistémica es causada por la falta de conocimiento acerca de cantidades o procesos identificados dentro de un sistema (Weber, E., y Johnson, E., 2008; Der Kiureghian y Ditlevsen, 2009; Youn et al., 2007) el aprendizaje permite su reducción, por tanto, el aprendizaje Hebbiano, el señalamiento de la predicción de error de recompensa impulsado por el OFC y las conexiones recíprocas entre la amígdala y el OFC desempeñan esta función.

Particularmente Rudebeck, et al (2017) encuentra que tras lesiones exitoxicas de la amígdala, el aprendizaje de monos fue ralentizado, aunque aún son capaces de adquirir las asociaciones del estímulo a una tasa mucho más lenta. Estas lesiones producen un déficit en

⁴⁶No obstante, algunos teóricos han buscado una descripción formal alterna de estas situaciones tratando de formar la manera eficiente las estrategias que el agente podría emplear para efectuar la decisión en este entorno, sin embargo, como se demostrará en breve el circuito de decisión está facultado para reducir la incertidumbre como un continuo, por tanto, estos desarrollos teóricos alternos no serán presentados.

el aprendizaje de retroalimentación negativa y en menor grado retroalimentación positiva que guían elecciones subsecuentes. Por tal motivo, la retroalimentación del resultado – quizá más concretamente la valencia del estímulo – permite aprender más rápido las características del nuevo estímulo.

En lo que respecta a la incertidumbre de tipo estocástico tiene la propiedad de ser objetiva e irreductible, además de estar fuertemente ligada a las características del entorno por tal motivo el individuo debe ser capaz de realizar predicciones de la frecuencia en que varía el entorno y actualizar esas predicciones para anticipar mejor los cambios inesperados

Un grupo de neuronas del OFC que codifican la predicción de error de riesgo⁴⁷ fue documentada por O'Neill y Schultz (2015), al evaluar el registro de 180 respuestas neuronales significativas de dos monos rhesus usando riesgo y su predicción de error como variables explicativas. Se estimó que 23 repuestas codificaron exclusivamente la predicción de error, 43 solo riesgo y 10 ambas. De estas 33 respuestas de neuronas que codifican la predicción de error no señalado, 15 estuvieron positivamente correlacionadas mientras que para las 18 remanentes la correlación fue negativa. Tampoco se encontró correlación entre la varianza explicada entre regresores por tanto la predicción de error fue muy distinta al riesgo.

A pesar de la presencia de un estímulo novedoso, el OFC está facultado para asignarle un valor subjetivo conservando de esta manera el orden de preferencias en presencia de incertidumbre epistemológica. La retroalimentación del resultado (su valencia) mejora la capacidad computacional para resolver la incertidumbre incrementando la velocidad de aprendizaje y de paso hace más eficiente a la predicción de error de riesgo permitiendo de esta forma una inferencia adecuada de las posibles variaciones del entorno. Por tanto, el circuito de decisión está completamente facultado para realizar expectativas estables fundamentadas en un remuestreo continuo del entorno y el aprendizaje. La forma en que el individuo captura la naturaleza probabilística y las distintas estrategias empleadas para optimizar la información escasa en entornos de ambigüedad sin duda mejoran la comprensión del proceso de decisión.

⁴⁷ Diferencia entre el riesgo actual definido como la desviación estándar (SD) de cada indicio de riesgo y el riesgo pronosticado definido como la SD de todos los posibles resultados de recompensa.

4. Conclusiones y futuras directrices.

El mayor logro de la neuroeconomía consiste en demostrar que la computación del valor subjetivo tiene lugar dentro de distintas subpoblaciones celulares del OFC que se encargan de codificar distintos determinantes del valor, integrarlos y efectuar una elección determinada. Es decir, dentro del OFC reside el input y output de la decisión económica. El grupo neuronal identificado como OV tienen un rol fundamental en las etapas tempranas de la decisión, además de asignar valor subjetivo a cada una de las opciones disponibles tiene otras características que revisten propiedades claves del valor económico: su codificación es invariante de menú, su actividad se adapta para incrementar la sensibilidad de codificación, conserva su función dentro del circuito de decisión tras cambios de contexto, representa la actitud individual hacia el riesgo, modula su actividad de acuerdo con el riesgo que enfrenta y más destacablemente, sus células están sincronizadas para maximizar el valor esperado. Otra subpoblación neuronal se encarga de codificar la información probabilística, también en etapas tempranas de la decisión, implicando que el OFC combina las fuentes de información del valor subjetivo de una oferta particular con su respectiva probabilidad, hecho compatible con distintos modelos teóricos que describen formalmente las decisiones bajo incertidumbre.

Aunque el contraste directo de estas teorías no ha sido realizado hasta el momento, el estado de conocimiento actual permite inferir algunas fortalezas y debilidades de cada modelo descriptivo. La sincronización de las células OV para maximizar el valor esperado, la validación del axioma de preorden completo y sus demás características de codificación permiten mostrar la validación empírica de la utilidad esperada, por lo menos como hipótesis de trabajo robusta. Igualmente, la evidencia respalda que el OFC está facultado para computar parámetros claves para describir un comportamiento óptimo cuando el individuo enfrenta funciones continuas de utilidad, es decir, el agente está dotado neuronalmente para establecer los criterios de dominancia estocástica. Paradójicamente, son desconocidas las bases neuronales de la teoría prospectiva a pesar de sus robustas observaciones comportamentales, evidenciado un vacío claro de estudios electrofisiológicos que permita contrastar la distorsión de probabilidades en las etapas

tempranas de la decisión, sin embargo, la codificación típica de variables dentro del OFC es de naturaleza lineal, lo que abre el interrogante sobre si las observaciones comportamentales son un resultado emergente de la transformación neuronal de valor a acción o si son inducidas por las cortezas motrices como el LIP. Igualmente, la evidencia rechaza la dependencia de contexto, si bien esta es argumentada a partir de la adaptabilidad neuronal, el circuito de decisión la deshace a través del aprendizaje Hebbiano traduciendo así esta propiedad de la adaptabilidad en una ganancia de codificación que compensa la rigidez computacional causada por linealidad de las células OV. Aparentemente las anomalías que intenta explicar la teoría prospectiva son menos frecuentes delo esperado, sugiriendo una alta estabilidad del sistema de valoración, no obstante, resta por señalar una fuente de estocasticidad en la elección que no ha sido mencionada y podría contribuir a la solución de esta paradoja.

La forma idónea de atacar esta paradoja sería realizar un registro electrofisiológico siguiendo las pruebas diseñadas por Farashahi et al (2018), las cuales permiten por una parte explorar en detalle los mecanismos de flexibilidad entre los dos tipos de prueba y por otra, pueden ser extendidas para incluir una tercera lotería permitiendo contrastar el axioma de independencia de la teoría de la utilidad esperada. Para el análisis de datos potencialmente emplear técnicas de selección de variables como las utilizadas por Raghuraman y Padoa-Schioppa (2014). Estos registros celulares también podrían ser llevados a cabo simultáneamente en otras áreas corticales y subcorticales tales como la SNc, VTA o VLPFC permitiendo comprender el rol de la valoración económica en otros procesos cognitivos como la memoria o la motivación, y como estos pueden retroalimentar el proceso computacional del OFC.

5. Referencias

Bartra, O., McGuire, J. T., & Kable, J. W. (2013). The valuation system: a coordinate-based meta-analysis of BOLD fMRI experiments examining neural correlates of subjective value. *Neuroimage*, 76, 412-427.

- Bossaerts, P., Preuschoff, K., & Hsu, M. (2009). The neurobiological foundations of valuation in human decision making under uncertainty. In *Neuroeconomics* (pp. 353-365).
- Broche-Pérez, Y., Jiménez, L. H., & Omar-Martínez, E. (2016). Bases neurales de la toma de decisiones. *Neurología, 31*(5), 319-325.
- Burke, C. J., & Tobler, P. N. (2011). Coding of reward probability and risk by single neurons in animals. *Frontiers in neuroscience, 5*, 121.
- Cai, X., & Padoa-Schioppa, C. (2014). Contributions of orbitofrontal and lateral prefrontal cortices to economic choice and the good-to-action transformation. *Neuron, 81*(5), 1140-1151.
- Camerer, C. F. (2007). Neuroeconomics: using neuroscience to make economic predictions. *The Economic Journal, 117*(519).
- D'Ardenne, K., Eshel, N., Luka, J., Lenartowicz, A., Nystrom, L. E., & Cohen, J. D. (2012). Role of prefrontal cortex and the midbrain dopamine system in working memory updating. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 201116727*.
- De Martino, B., Camerer, C. F., & Adolphs, R. (2010). Amygdala damage eliminates monetary loss aversion. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 107*(8), 3788-3792.
- De Martino, B., Kumaran, D., Seymour, B., & Dolan, R. J. (2006). Frames, biases, and rational decision-making in the human brain. *Science, 313*(5787), 684-687.
- Deng, J. V., Orsini, C. A., Shimp, K. G., & Setlow, B. (2018). MeCP2 Expression in a Rat Model of Risky Decision Making. *Neuroscience, 369*, 212-221.
- Der Kiureghian, A., & Ditlevsen, O. (2009). Aleatory or epistemic? Does it matter?. *Structural Safety, 31*(2), 105-112.
- Farashahi, S., Azab, H., Hayden, B., & Soltani, A. (2018). On the flexibility of basic risk attitudes in monkeys. *Journal of Neuroscience, 2260-17*.
- Fox, C. R., & Poldrack, R. A. (2009). Prospect theory and the brain. In *Neuroeconomics* (pp. 145-173).

- Glimcher, P. W. (2009). Choice: towards a standard back-pocket model. In *Neuroeconomics* (pp. 503-521).
- Guitart-Masip, M., Talmi, D., & Dolan, R. (2010). Conditioned associations and economic decision biases. *Neuroimage*, *53*(1), 206-214.
- Howard, J. D., Gottfried, J. A., Tobler, P. N., & Kahnt, T. (2015). Identity-specific coding of future rewards in the human orbitofrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*(16), 5195-5200.
- Hsu, M., Krajbich, I., Zhao, C., & Camerer, C. F. (2009). Neural response to reward anticipation under risk is nonlinear in probabilities. *Journal of Neuroscience*, *29*(7), 2231-2237.
- Kahneman, D., & Tversky, A. (1979). Prospect Theory: An Analysis of Decision under Risk. *Econometrica*, *47*(2), 263-292.
- Krain, A. L., Wilson, A. M., Arbuckle, R., Castellanos, F. X., & Milham, M. P. (2006). Distinct neural mechanisms of risk and ambiguity: a meta-analysis of decision-making. *Neuroimage*, *32*(1), 477-484.
- Kolling, N., Wittmann, M., & Rushworth, M. F. (2014). Multiple neural mechanisms of decision making and their competition under changing risk pressure. *Neuron*, *81*(5), 1190-1202.
- Kobayashi, S., de Carvalho, O. P., & Schultz, W. (2010). Adaptation of reward sensitivity in orbitofrontal neurons. *Journal of Neuroscience*, *30*(2), 534-544.
- Louie, K., & De Martino, B. (2014). The neurobiology of context-dependent valuation and choice. In *Neuroeconomics (Second Edition)* (pp. 455-476).
- Mas-Colell, A., Whinston, M. D., & Green, J. R. (1995). Choice Under Uncertainty. In *Microeconomic theory*. New York: Oxford university press.
- Maté, J. & Pérez, C. (2007). La teoría de la utilidad esperada. En *Microeconomía avanzada: cuestiones y ejercicios resueltos*. Pearson.

- Murray, E. A., & Rudebeck, P. H. (2018). Specializations for reward-guided decision-making in the primate ventral prefrontal cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, 1.
- Neumann, J., & Morgenstern, O. (1953). *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press.
- Nyberg, L., Andersson, M., Forsgren, L., Jakobsson-Mo, S., Larsson, A., Marklund, P., ... & Bäckman, L. (2009). Striatal dopamine D2 binding is related to frontal BOLD response during updating of long-term memory representations. *Neuroimage*, 46(4), 1194-1199.
- O'Neill, M., & Schultz, W. (2018). Predictive coding of the statistical parameters of uncertain rewards by orbitofrontal neurons. *Behavioural brain research*.
- O'Neill, M., & Schultz, W. (2015). Economic risk coding by single neurons in the orbitofrontal cortex. *Journal of Physiology-Paris*, 109(1-3), 70-77.
- O'Neill, M., & Schultz, W. (2013). Risk prediction error coding in orbitofrontal neurons. *Journal of Neuroscience*, 33(40), 15810-15814.
- O'Neill, M., & Schultz, W. (2010). Coding of reward risk by orbitofrontal neurons is mostly distinct from coding of reward value. *Neuron*, 68(4), 789-800.
- Padoa-Schioppa, C., & Conen, K. E. (2017). Orbitofrontal cortex: A neural circuit for economic decisions. *Neuron*, 96(4), 736-754.
- Padoa-Schioppa, C., & Rustichini, A. (2014). Rational attention and adaptive coding: a puzzle and a solution. *American Economic Review*, 104(5), 507-13.
- Padoa-Schioppa, C. (2013). Neuronal origins of choice variability in economic decisions. *Neuron*, 80(5), 1322-1336.
- Padoa-Schioppa, C. (2011). Neurobiology of economic choice: a good-based model. *Annual review of neuroscience*, 34, 333-359.
- Padoa-Schioppa, C. (2009). Range-adapting representation of economic value in the orbitofrontal cortex. *Journal of Neuroscience*, 29(44), 14004-14014.
- Padoa-Schioppa, C., & Assad, J. A. (2008). The representation of economic value in the orbitofrontal cortex is invariant for changes of menu. *Nature neuroscience*, 11(1), 95.

- Padoa-Schioppa, C., & Assad, J. A. (2006). Neurons in the orbitofrontal cortex encode economic value. *Nature*, *441*(7090), 223.
- Raghuraman, A. P., & Padoa-Schioppa, C. (2014). Integration of multiple determinants in the neuronal computation of economic values. *Journal of Neuroscience*, *34*(35), 11583-11603.
- Roiser, J. P., de Martino, B., Tan, G. C., Kumaran, D., Seymour, B., Wood, N. W., & Dolan, R. J. (2009). A genetically mediated bias in decision making driven by failure of amygdala control. *Journal of Neuroscience*, *29*(18), 5985-5991.
- Rudebeck, P. H., Ripple, J. A., Mitz, A. R., Averbeck, B. B., & Murray, E. A. (2017). Amygdala contributions to stimulus–reward encoding in the macaque medial and orbital frontal cortex during learning. *Journal of Neuroscience*, 0933-16.
- Rudebeck, P. H., & Murray, E. A. (2014). The orbitofrontal oracle: cortical mechanisms for the prediction and evaluation of specific behavioral outcomes. *Neuron*, *84*(6), 1143-1156.
- Rustichini, A., Conen, K. E., Cai, X., & Padoa-Schioppa, C. (2017). Optimal coding and neuronal adaptation in economic decisions. *Nature Communications*, *8*(1), 1208.
- Rustichini, A. (2009). Neuroeconomics:: Formal Models of Decision Making and Cognitive Neuroscience. In *Neuroeconomics* (pp. 33-46).
- Schultz, W., Preusschoff, K., Camerer, C., Hsu, M., Fiorillo, C. D., Tobler, P. N., & Bossaerts, P. (2008). Explicit neural signals reflecting reward uncertainty. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *363*(1511), 3801-3811.
- Schultz, W., Apicella, P., & Ljungberg, T. (1993). Responses of monkey dopamine neurons to reward and conditioned stimuli during successive steps of learning a delayed response task. *Journal of neuroscience*, *13*(3), 900-913.
- Stauffer, W. R., Lak, A., Bossaerts, P., & Schultz, W. (2015). Economic choices reveal probability distortion in macaque monkeys. *Journal of Neuroscience*, *35*(7), 3146-3154.
- Talmi, D., Hurlemann, R., Patin, A., & Dolan, R. J. (2010). Framing effect following bilateral amygdala lesion. *Neuropsychologia*, *48*(6), 1823-1827.

- Tobler, P. N., Christopoulos, G. I., O'Doherty, J. P., Dolan, R. J., & Schultz, W. (2008). Neuronal distortions of reward probability without choice. *Journal of Neuroscience*, 28(45), 11703-11711.
- Wang, L., Gillis-Smith, S., Peng, Y., Zhang, J., Chen, X., Salzman, C. D., ... &Zuker, C. S. (2018). The coding of valence and identity in the mammalian taste system. *Nature*, 1.
- Weber, E. U., & Johnson, E. J. (2009). Decisions under uncertainty: Psychological, economic, and neuroeconomic explanations of risk preference. In *Neuroeconomics* (pp. 127-144).
- Wiklund-Hörnqvist, C., Andersson, M., Jonsson, B., & Nyberg, L. (2017). Neural activations associated with feedback and retrieval success. *npj Science of Learning*, 2(1), 12.
- Xie, J., &Padoa-Schioppa, C. (2016). Neuronal remapping and circuit persistence in economic decisions. *Nature neuroscience*, 19(6), 855.
- Xu, P., Gu, R., Broster, L. S., Wu, R., Van Dam, N. T., Jiang, Y., Fan, J& Luo, Y. J. (2013). Neural basis of emotional decision making in trait anxiety. *Journal of Neuroscience*, 33(47), 18641-18653.
- Youn, B. D., Choi, K. K., Du, L., &Gorsich, D. (2007). Integration of possibility-based optimization and robust design for epistemic uncertainty. *Journalofmechanicaldesign*, 129(8), 876-882.