



Revista Latinoamericana de Psicología

ISSN: 0120-0534

direccion.rlp@konradlorenz.edu.co

Fundación Universitaria Konrad Lorenz

Colombia

Lavin, Claudio; San Martín, René; Bravo, Diego; Contreras, Luis; Isla, Pablo  
Potenciales cerebrales relacionados a feedback en el estudio del aprendizaje y la toma de decisiones  
económicas

Revista Latinoamericana de Psicología, vol. 43, núm. 3, 2011, pp. 455-471

Fundación Universitaria Konrad Lorenz

Bogotá, Colombia

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=80522599005>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

# Potenciales cerebrales relacionados a feedback en el estudio del aprendizaje y la toma de decisiones económicas

## Brain Potentials Related to Feedback on the Study of Learning and Economic Decision Making

Recibido: Febrero de 2010  
Aceptado: Septiembre de 2011

### Claudio Lavín

Facultad de Psicología, Universidad Diego Portales, Santiago, Chile.

### René San Martín

Duke Center for Interdisciplinary Decision Sciences, EEUU  
Department of Psychology & Neuroscience, Duke University, EEUU

### Diego Bravo

Escuela de Negocios, Universidad Adolfo Ibáñez, Chile

### Luis Contreras

Queensland Brain Institute, University of Queensland, Australia

### Pablo Isla

Departamento de Industrias, Universidad Técnica Federico Santa María, Chile.

La correspondencia relacionada con este artículo, debe ser enviada a Pablo Isla, Universidad Técnica Federico Santa María, Valparaíso, Chile, pablo.isla@usm.cl

### Resumen

Investigaciones con Potenciales Relacionados a Eventos han demostrado la existencia de un componente llamado Negatividad Relacionada a Retroalimentación de Error, el cual ha sido referido como una deflexión negativa que distingue entre ganancias y pérdidas, en tanto resultados esperados y no esperados respectivamente. Así, mientras algunos estudios han operacionalizado la idea de resultado esperado como la probabilidad de ganar vs. perder, otros lo han hecho como la magnitud esperada de las recompensas. Hasta ahora existe poca investigación tendiente a observar cómo estas interpretaciones alternativas de “resultado esperado”, o su interacción en términos de un modelo de “valor esperado” que las integre, afectan la Negatividad Relacionada a Retroalimentación de Error. El presente trabajo contextualiza el estudio de los mecanismos cerebrales asociados a la toma de decisiones, situando los estudios de Negatividad Relacionada a Retroalimentación de Error en

### Abstract

Studies using Event-Related Potentials have shown the existence of a component called Feedback Error-Related Negativity (fERN). This component has been characterized as a negative deflection which responds differentially to profits and losses in terms of expected and unexpected outcomes. Thus, while some studies have defined the idea of “expected outcome” as the probability to win vs. to lose, others have defined it as the expected size of rewards. How these alternative interpretations of “expected outcome” affect the fERN’s research, and the effects of their interaction under a specific model of “expected value” has not been properly assessed. This work contextualizes the general study of neural mechanisms involved in decision-making processes, putting the fERN studies in context; besides, it reviews the two main approaches to its research; and finally, it explores the possibilities to further expand

su contexto teórico, revisa las dos tendencias de estudio desarrolladas hasta la fecha y explora posibilidades de ampliación del estudio de este componente en el contexto del naciente campo transdisciplinario de la neuroeconomía.

*Palabras clave: toma de decisiones, negatividad relacionada a feedback de error, fERN, neuroeconomía, valor esperado, potenciales relacionados a eventos, sistemas de recompensa.*

the fERN studies, in the context of the transdisciplinary rising field of neuroeconomics.

*Keywords: Decision, feedback error-related negativity, fERN, neuroeconomics, expected value, event related potential, reward systems.*

## Introducción

En nuestra vida nos encontramos diariamente en situaciones en las que debemos tomar decisiones de variada relevancia, desde decidir el color de camisa para usar, hasta el barrio en donde comprar nuestra casa familiar. Las profundas implicancias que suponen decisiones como estas (a nivel personal, familiar, económico, etc.) son múltiples y han contribuido al creciente interés de diversas disciplinas del conocimiento por el tema de la toma de decisiones. En este contexto, las neurociencias han permitido profundizar en las bases neurobiológicas de nuestros procesos de toma de decisiones, permitiendo identificar las estructuras y los circuitos cerebrales involucrados en estos procesos. Por otra parte, las neurociencias han logrado identificar actividad cerebral con funciones específicas en el desempeño de tareas y decisiones en contextos de incertidumbre. Estos hallazgos son de gran importancia para tener una comprensión acabada de la toma de decisiones en general, así como de su implicancia para nuestra adaptación al entorno en particular.

Durante las últimas décadas la producción científica en neurociencias ha tenido un avance significativo en la tarea de comprender los mecanismos cerebrales involucrados en procesos de aprendizaje, monitoreo conductual y toma de decisiones bajo incertidumbre, lo que ha dado lugar a fenómenos tales como la emergencia de campos de estudios nuevos como la neuroeconomía (Platt & Glimcher, 1999). Sin embargo, como en todo campo de estudio naciente, la gran productividad científica se ha acompañado de un cierto desorden conceptual y empírico que ha dificultado la observación clara de los avances y discusiones dentro de este campo desde una perspectiva más amplia, ejercicio posibilitado sólo por la retrospectiva. En este sentido, y sin tener la ambición de ser una exhaustiva revisión de la totalidad de los avances que en las neurociencias se están

llevando a cabo en este ámbito, este artículo pretende analizar un ámbito particular de estudio en el cual los avances de las neurociencias aplicadas a la toma de decisiones se ven reflejados. De esta forma, serán expuestos estudios realizados sobre la base de potenciales relacionados a eventos (o potenciales evocados) aplicados a estudios de monitoreo conductual y toma de decisiones bajo incertidumbre, analizando el concepto de “valor esperado” utilizado por estos estudios, término además central en el estudio de la toma de decisiones desde los modelos de la Teoría de la Elección Racional, y algunas controversias aún abiertas y en constante avance. Esta revisión se realizará contemplando el contexto teórico desde el cual se están llevando a cabo este tipo de estudios dentro del paradigma neurocientífico, los consensos existentes y la discusión específica respecto del concepto de valor esperado utilizado para observar las respuestas de los sujetos ante resultados derivados de sus decisiones. Además en las discusiones se analizarán los avances derivados de estos estudios, y campos concretos de aplicación que la técnica de potenciales evocados ofrece para problemáticas centrales en el estudio de la toma de decisiones, como el dilema explotación-exploración explotación (Watkinson, Boddy, Burton, Darrah, Eastwood, Fricker & Tlalka, 2005; Pratt & Sumper, 2006; Krebs, Kacelnik & Taylor, 1978; Merlo & Schotter, 1999; Kaelbling, Littman, & Moore, 1996; Sutton & Barto, 1998; Iskiï, Yoshida & Yoshimoto, 2002).

## Contexto teórico del estudio neural de la toma de decisiones: circuito cerebral de la toma de decisiones

El estudio de las bases neurales de la toma de decisiones es relativamente reciente, existiendo dentro de la comunidad neurocientífica un importante grado de acuerdo respecto a que el trabajo de Michael Platt y Paul Glimcher (1999), sobre la representación de variables decisionales en el córtex

parietal de primates no humanos, constituye el primer reporte empírico que puede considerarse parte del esfuerzo interdisciplinario conocido hoy como neuroeconomía. Concluida una década de investigación estos estudios han venido a confirmar una conclusión compartida por los modelos normativos de la toma de decisiones (von Neumann & Morgenstern, 1944), los modelos descriptivos (Kahneman & Tversky, 1979) y los modelos sintéticos provenientes de la inteligencia artificial (Sutton & Barto, 1998); esto es, que la toma de decisiones involucra la representación de las opciones disponibles, la asignación de valor a esas opciones, y la selección de la opción que ofrece mayor valor.

Si bien el establecimiento de un modelo neuroanatómico de la toma de decisiones es una empresa en curso y no exenta de controversias, en términos generales existe un importante grado de acuerdo respecto a que las opciones conductuales serían representadas en regiones frontales premotoras y parietales encargadas del mapeo sensorio-motor implicado en la ejecución de conductas (Platt & Glimcher, 1999; Westendorff, Klass & Gail, 2010). Así por ejemplo, se ha observado que el campo ocular frontal de primates no humanos encargados de seleccionar objetivos con la mirada (e.g. una tarea bastante genérica al estudiar la toma de decisiones en modelos animales) no sólo representa la opción finalmente seleccionada, sino todas las opciones presentadas (Crapse & Somme, 2009; Ferrera, Yanire & Cassanello, 2009; Milea, Lobel, Lehericy, Leboucher, Pochon, Pierrot-Deseilligny & Berthoz, 2007). La evidencia acumulada sugiere que la representación del valor de dichas opciones es un proceso dinámico que principalmente involucra al córtex orbitofrontal y frontal ventromedial (Mullette-Gillman, Detwiler, Wincoff, Dobbins & Huettel, 2011; Buckley, Mansouri, Hoda, Mahboubi, Browning, Kwok, Phillips & Tanaka, 2009), cortezas que almacenarían un índice construido a partir de inputs provenientes de la amígdala, estructura sensible a la saliencia emocional de los estímulos (Wang, McCarthy, Song & Labar, 2005; McGaugh, 2005; Brühl, Ruffer, Delsignore, Kaffenberger, Jäncke & Herwig, 2011). La ínsula estaría igualmente involucrada (Jones, Minati, Harrison, Ward & Critchley, 2011; Diekhof, Geier, Falkai & Gruber, 2011; Kunz, Chen, Lautenbacher, Vachon-Presseau & Rainville, 2011), dada su sensibilidad a estados corporales y con un claro rol en emociones negativas, y el núcleo caudado (Haruno, Kuroda, Toyama, Kimura, Samejima, Imamizu & Kawato, 2004; Verney, Brown, Frank & Paulus, 2003;

Platt, 2002) sensible a las señales dopaminérgicas que indican error, positivo o negativo, de predicción.

Las neurociencias vienen apoyando una versión de esta conclusión más cercana a las teorías descriptivas que a las normativas, en el sentido de que la asignación de valor de una opción es subjetiva o idiosincrática, tanto al compararse entre sujetos, como al compararse entre contextos. Sería un proceso dinámico y sujeto a aprendizaje en tanto el valor asignado a cada opción puede ser modificado por la experiencia, a partir de descargas dopaminérgicas de neuronas mesencefálicas sensibles a la recepción y omisión de recompensas primarias (e.g. alimento) o secundarias (e.g. dinero). Finalmente, la selección y ejecución de acciones sería controlada por un circuito conformado por proyecciones ascendentes desde el córtex frontal ventromedial y los ganglios basales hacia las regiones premotoras. Diversos estudios de registros de neuronas individuales en primates no humanos han mostrado que la recepción de recompensas inesperadas produce un incremento en la respuesta fásica de dichas neuronas dopaminérgicas, y la omisión de una recompensa esperada produce un descenso de dicha actividad (Bayer & Glimcher, 2005; Fiorillo, Tobler & Schultz, 2003; Schultz, Dayan & Montague, 1997; Schultz, 2002). Los estudios de neuroimagen funcional en humanos muestran evidencia consistente con esta idea (Knutson, Fong, Adams, Varner & Hommer, 2001; Liu, Powell, Wang, Gold, Corbly & Joseph, 2007).

Existe consenso en que un circuito como el descrito en el párrafo anterior permite tomar decisiones bastante cercanas al óptimo, sin necesidad de que el cuerpo invierta, en cada decisión, los recursos energéticos que exigiría un proceso óptimo. Es decir, en vez de evaluar cada situación como una situación única, tomando en cuenta todas las variables involucradas en dicha situación, el cerebro parece actuar a partir de representaciones de valor pre-computadas, moldeadas por la experiencia y susceptibles de generalización. Este modelo, sin embargo, no permite explicar completamente la conducta en situaciones novedosas o en ambientes con alta volatilidad. En contextos como estos un comportamiento guiado por valores subjetivos pre-computados desembocaría constantemente en errores y el cerebro sería incapaz de computar nuevos valores con la velocidad necesaria. Sin embargo, el cerebro parece contar con un mecanismo de monitoreo especialmente dedicado a enfrentar ambientes novedosos o altamente variables. Las neuronas dopaminérgicas que informan el cómputo de

valor subjetivo en las regiones ventrales del córtex frontal poseen también proyecciones indirectas (mediadas por el tálamo) al córtex cingulado anterior (CCA), y diversos estudios de imagen por resonancia magnética funcional (fMRI) en humanos y de registro de neuronas individuales en primates no humanos, han evidenciado actividad del CCA en respuesta a errores (Gemba, Sasaki & Brooks, 1986; Carter, Braver, Barch, Botvinick, Noll & Cohen, 1998; Anderson, Stevens, Meda, Jordan, Calhoun & Pearson, 2011), en respuestas a resultados sorprendidos (Hayden, Heilbronner, Pearson & Platt, 2011) y a información referida a cursos de acción alternativos mejores que el seleccionado (Hayden, Pearson & Platt, 2009). La literatura respecto de las bases neurales del control ejecutivo y la toma de decisiones tiende a reconocer en el CCA un rol general en cuanto a recibir información desde estructuras subcorticales respecto de la diferencia entre resultados esperados y efectivos, e involucrar de forma coordinada a estructuras prefrontales dorsolaterales capaces de controlar la conducta de un modo más flexible (Shackman, Salomons, Slagter, Fox, Winter & Davidson, 2011; Haber & Knutson, 2010; Mansouri, Tanaka & Buckley, 2009). El CCA puede, según esta propuesta, entenderse como un interruptor dedicado a alternar entre un control implícito de la conducta, cercana a la lógica del condicionamiento y operado a partir valores subjetivos pre-asignados y almacenados en regiones ventrales del lóbulo frontal, y un control explícito cercano a la lógica de la identificación de nuevos patrones y del razonamiento, involucrando en una mayor medida estructuras prefrontales dorsolaterales a cargo de operaciones altamente demandantes en términos computacionales y metabólicos.

En esta última línea investigativa (decisiones en ambientes variables) se ha realizado un importante hallazgo en el camino hacia el desciframiento de los mecanismos neurocognitivos que sostienen el monitoreo del comportamiento, sobre la base del estudio de los potenciales relacionados a eventos (ERP por el inglés *event-related potential*). Los ERP han sido definidos como actividad eléctrica cerebral asociada a estímulos externos, movimientos voluntarios y a procesos psicológicos derivados (Luck, 2005). Un ERP de gran importancia para el estudio de la toma de decisiones es un potencial que diferencia entre éxitos y errores en tareas de tiempo de reacción, el que ha sido denominado como *negatividad relacionada al error* o ERN (Por el inglés *error-*

*related negativity*) (Falkenstein, Hohnsbein, Hoormann & Blanke, 1990; Gehring, Goss, Coles, Meyer & Donchin, 1993). Estudios sucesivos realizados sobre la base de este potencial mostraron que el ERN puede también ser elicitado por la retroalimentación entregada a los sujetos sobre los resultados de su desempeño (Holroyd & Krigolson, 2007; Miltner, Braun & Coles, 1997). Este ERP distingue entre retroalimentación positiva y negativa, mostrando una negatividad frontalmente localizada, que se muestra más pronunciada para la retroalimentación negativa, y que alcanza su máximo alrededor de los 250 ms. luego de la aparición de dicho estímulo (Holroyd & Coles, 2002). Dada la evidencia existente respecto de esta respuesta a retroalimentación negativa, la literatura generalmente diferencia entre un ERN de respuesta (*response-locked ERN*) y un ERN de feedback (fERN, por *feedback-locked ERN*). En general se plantea que el ERN, en sus dos versiones, refleja la acción de sistema genérico y de alto nivel para el procesamiento del error en humanos (Holroyd & Coles, 2002).

Como se describió en párrafos anteriores, la recepción de resultados peores que los esperados producirían una disminución en la actividad en fase de las neuronas dopaminérgicas del mesencéfalo. El consiguiente descenso en los niveles de dopamina llegaría al córtex cingulado anterior desinhibiendo las dendritas apicales de las neuronas motoras del córtex frontal, lo que generaría el ERN. Si bien el ERN ha sido estudiado principalmente en torno a la detección y procesamiento del error, un componente de polaridad positiva ha sido descrito con topografía similar para ganancias inesperadas (Holroyd, Krigolson & Lee, 2011; Holroyd, Pakzad-Vaezi & Krigolson, 2008). Lo último apoyaría una visión más general del rol del CCA como la descrita previamente; en efecto, tanto errores o aciertos inesperados debieran reclutar una estructura encargada de señalar inconsistencias entre expectativas y realidad. Tanto el descenso en la actividad fásica de las neuronas dopaminérgicas a modo de señal de error de predicción, como el rol del CCA en el monitoreo del conflicto y control cognitivo, en primates no humanos (Procyk, Tanaka & Joseph, 2000; Shima & Tanji, 1998) y en humanos (Botvinick, Braver, Barch, Carter & Cohen, 2001; Elliott & Dolan, 1998; Knutson, Westdorp, Kaiser & Hommer, 2000; revisado en Botvinick, Cohen & Carter, 2004), se hayan ampliamente apoyados por evidencia acumulada.

## El fERN y la naturaleza de su modulación: el concepto de valor esperado

Según lo señalado anteriormente respecto de la modulación del fERN, planteamiento conocido como la “teoría de aprendizaje por reforzamiento del ERN” (Holroyd & Coles, 2002; Holroyd et al., 2004; Hajcak, Holroyd, Moser & Simons, 2005) un factor clave para entender la modulación de la amplitud de este componente, es la diferencia entre los resultados esperados y los resultados efectivos de las acciones. Es decir, la diferencia entre las expectativas de los sujetos y el resultado de su conducta. Para el caso del fERN, las diferencias de amplitud reflejarían las diferencias en el significado motivacional de las retroalimentaciones recibidas (Holroyd et al., 2004; Potts, Martin, Burton & Montague, 2006; Yeung, Holroyd, & Cohen, 2005). Ahora, mientras algunas investigaciones que usan juegos económicos se refieren a “resultado esperado” en términos de “tamaño esperado de las ganancias y/o pérdidas” (Gehring y Willoughby, 2002; Holroyd et al., 2004; Holroyd, Hajcak & Larsen, 2006), otros estudios se refieren a la probabilidad de ganar vs. perder (Cohen, Elger & Ranganath, 2007; Hajcak et al., 2005; Hewig, Trippe, Hecht, Coles, Holroyd & Miltner, 2007; Holroyd, Krigolson, Baker, Lee & Gibson, 2009).

Estas dos maneras de operacionalizar la idea de resultado esperado (por probabilidad y por magnitud) han tenido éxito en la tarea de posibilitar una mayor comprensión respecto de los factores que modulan el fERN y, tal como se detallará en las siguientes secciones, ofrecen la posibilidad de analizar neuralmente variables que pudiesen influir en el desempeño de tareas de toma de decisiones en condiciones de incertidumbre. No obstante, la existencia de dos formas de operacionalizar “valor esperado” ha derivado en una valoración poco clara respecto de cuán importante es el contexto en el cuál se da una determinada ganancia o pérdida. Más aún, a pesar de ser un campo abierto a la investigación, sólo un estudio empírico ha analizado la modulación del fERN contemplando los componentes probabilísticos y de magnitud del valor esperado (San Martín, Manes, Hurtado, Isla & Ibáñez, 2010), y sin llegar a conclusiones totalmente esclarecedoras.

Numerosos esfuerzos se han dedicado a la modulación del fERN por expectativas, pero muy poco a esclarecer la influencia que probabilidad y magnitud de recompensa esperada pueden tener sobre dicho marcador neural, tanto por separado como por efecto de su interacción. Es decir,

poca investigación se ha llevado a cabo con el objeto de esclarecer, en contextos de decisiones bajo incertidumbre, qué influencia pueden tener las cantidades de ganancias (o pérdidas) asociadas a una decisión, y las probabilidades de que se de uno u otro escenario, y en último término la interacción entre ambas (como los contextos envueltos en los juegos de azar, por ejemplo). Además de ser relevante desde un punto de vista empírico, precisar el alcance de “resultado esperado” en las investigaciones en torno al fERN es importante para establecer comparaciones adecuadas entre estudios y favorecer así el avance del conocimiento en este tema.

Reconociendo este vacío empírico y confusión conceptual, San Martín et al. (2010) llevaron a cabo un estudio que intentó arrojar luces respecto a la modulación del fERN por magnitud y probabilidades. Los autores utilizaron un paradigma de apuestas económicas donde cada ensayo presentaba un juego equivalente a una ruleta y el participante debía seleccionar uno de dos botones para activar la selección aleatoria de uno entre cuatro resultados posibles. Cuatro ruletas fueron diseñadas para este estudio a partir de dos valores alternativos para la magnitud de recompensa ofrecida (40¢ o 15¢), y dos niveles de probabilidad de acceder a dicha recompensa (50% o 25%). Así, las cuatro ruletas correspondían a alta probabilidad de alta recompensa (50%, 40¢), alta probabilidad de baja recompensa (50%, 15¢), baja probabilidad de alta recompensa (25%, 40¢) y baja probabilidad de baja recompensa (25%, 15¢). En todos los casos la no consecución de la recompensa significaba una pérdida de 10¢. En este estudio los autores no encontraron modulación del fERN, potencial por definición relacionado a pérdidas. Sin embargo, encontraron que la amplitud del potencial relacionado a retroalimentación de ganancia escalaba tanto con la probabilidad como con la magnitud de ganancia. De forma interesante este efecto se manifestó de forma sumada en la interacción entre probabilidad y magnitud, de modo que ganar en el juego con alta probabilidad de alta recompensa (50%, 40¢) se asoció al potencial más positivo, y ganar en el juego con baja probabilidad de baja recompensa (25%, 15¢) se asoció al más negativo. A pesar de que este estudio es altamente informativo respecto de la sensibilidad del potencial relacionado a retroalimentación de ganancia tanto a probabilidad a magnitud y a su interacción, no permitió extraer conclusiones sustanciales respecto del efecto de dichas variables para el fERN.

## fERN modulado por magnitud de pérdidas y ganancias

Existe gran producción experimental en la cual progresivamente se ha ido documentando la modulación del fERN a partir de la magnitud de las pérdidas percibidas luego de una decisión. En este grupo de investigaciones está en discusión la idea de si el fERN es modulado por la diferencia que existe entre el tamaño de las ganancias esperadas por el sujeto y el tamaño de la cantidad recibida, en situaciones en las que la segunda cantidad es menor que la primera, o bien si el fERN es simplemente un marcador neural asociado a pérdidas, con independencia de su. Esto ya que, tal como se detallará más adelante, pueden darse situaciones en las cuales las personas deben tomar decisiones en escenarios de pérdidas (o ganancias) donde deben elegir entre dos opciones que irremediamente las harán perder (o ganar) una cierta cantidad, pero una de ellas implica una menor (o mayor) cantidad siendo así la *correcta* dentro del escenario. En este sentido existen diseños experimentales que han arrojado conclusiones contradictorias respecto de si la modulación del fERN es producto de la retroalimentación de ganancias/pérdidas o más bien éxito/error en una tarea independientemente de si la valencia del resultado es positiva o negativa. La controversia se centra en cuán importante es el contexto de las ganancias/pérdidas en la modulación del fERN. El presente apartado tiene la intención de exponer esta discusión y elaborar conclusiones a partir de la evidencia presentada respecto de la idea de resultado esperado que se extrae de estos estudios.

En uno de los primeros estudios que abordaron al fERN en el contexto de juegos económicos, Gehring y Willoughby (2002) presentaron una secuencia de tareas donde los participantes debían elegir entre dos cuadros, uno mostrando el número 5 y el otro, el 25 (en referencia a centavos estadounidenses). Un segundo después de la elección, cada cuadro se volvía rojo o verde. Si el cuadro elegido se volvía verde, el participante ganaba un monto equivalente al representado por el número en el cuadro. Si en cambio, el cuadro se pintaba de rojo, el monto se sustraía de las ganancias acumuladas. Los resultados no sólo mostraron una mayor amplitud del fERN para feedback de pérdida en comparación con los de ganancia, sino que también se demostró una mayor amplitud para pérdidas de gran tamaño (-25), comparadas con aquellas más pequeñas (-5). Gehring y Willoughby (2002) no se refirieron a este

componente como fERN, sino como *medial-frontal negativity* (MFN), dada su polaridad y distribución espacial, no obstante, y tal como se detallará más adelante, Nieuwenhuis, Yeung, Holroyd, Schurger y Cohen (2004) demostraron la equivalencia entre MFN y fERN (Miltner et al., 1997).

En el estudio de Gehring y Willoughby (2002) fueron especialmente interesantes los resultados que aportan una distinción relevante sobre “respuestas correctas” y “respuestas incorrectas”. Aquí se pudo observar que en aquellos casos donde los dos cuadros, el seleccionado y el no seleccionado, se pintaban de rojo, una pérdida de 5¢ representaba una “respuesta correcta”, pues perder 25 hubiese sido peor. Por otra parte, cuando ambos cuadros se pintaban de verde, una ganancia de 5 seguía a una “respuesta incorrecta”, pues haber elegido el cuadro con 25 hubiese dado una mayor recompensa. Considerando lo anterior, fue posible distinguir 4 condiciones (pérdida-correcta, pérdida-error, ganancia-correcta, ganancia-error), lo que permitió discriminar si la causa primaria del MFN (o ERN) era la ocurrencia de una pérdida o de un error. Los resultados mostraron insensibilidad del MFN frente al éxito/error de la tarea, siendo sólo determinante para su modulación el status de ganancia/pérdida de una decisión (Gehring & Willoughby, 2002). Esto confirmó la idea de los autores de que el MFN es sensible sólo a las pérdidas seguidas de una decisión, y en este sentido que, si bien el MFN y ERN compartirían el cortex cingulado anterior como posible fuente de generación y podrían estar relacionados entre sí, ambos no serían lo mismo ya que el primero tendría una función evaluativa de las consecuencias de una decisión, mientras que el segundo estaría relacionado principalmente con aspectos motivacionales y afectivos relativos al impacto del error o éxito en una tarea (Gehring & Willoughby, 2002). Estos resultados abrieron el debate, en primer lugar, respecto de si efectivamente el MFN y el ERN eran cosas distintas, y en segundo lugar, de la función de monitoreo conductual de estos componentes neurales.

Tal como ya se señaló anteriormente, Nieuwenhuis, et al. (2004) aportaron datos concluyentes a esta discusión, diseñando dos experimentos que demostraron la equivalencia entre la MFN de Gehring y Willoughby (2002) y el ERN (Miltner et al., 1997) que había sido puesta en duda. La tesis de los autores postulaba que los resultados arrojados por el experimento de Gehring y Willoughby (2002) se debían a un problema del diseño experimental apuntando a la retroalimentación que recibían los sujetos, la cual enfatizaba

la distinción ganancia/pérdida por sobre la diferenciación éxito/error. Así, los autores diseñaron dos experimentos en los cuales se diferenció la retroalimentación dada a los sujetos, donde en el primer diseño la información de feedback (distinción de color) estuvo referida a la utilidad de la decisión (ganancia/pérdida), y en el segundo al desempeño del jugador (éxito/error). De esta forma, en el primer experimento los participantes debían elegir entre 2 cuadrados, y un segundo después de la elección, éstos podían volverse verde o rojo dependiendo de si implicaban ganancias (5 o 25) o pérdidas (-5 o -25) para el sujeto. Así por ejemplo, si las dos alternativas indicaban pérdidas, entonces la retroalimentación mostraba los dos cuadrados rojos (con las cantidades -5 y -25 en ellos) y el sujeto recibía la pérdida respectiva al cuadrado escogido. En este caso se replicaron los resultados de Gehring y Willoughby (2002), en los cuales se demostró una modulación diferenciada de lo que ellos entendieron como el MFN sólo ante pérdidas versus ganancias, no presentándose una modulación significativamente diferenciada (incluso ausente en algunos participantes) de este componente ante la variable éxito/error de la tarea. Así, mientras hubo respuestas significativamente diferentes frente a perder -5 que frente a ganar 25, no hubo diferencias significativas entre perder 5 cuando la alternativa era la alternativa era ganar 25 (-5 y 25) y perder 5 cuando la alternativa era perder 25 (-5 y -25). Esto, hasta el momento confirmaba la idea de que el MFN no distinguía el contexto de la pérdida/ganancia, sino sólo respondía ante las primeras independientemente del contexto.

En el experimento 2, en cambio, Nieuwenhuis et al. (2004) se centraron en el nivel de éxito/error (valor de desempeño) de la tarea. En este caso, luego de realizada la elección entre dos cuadrados sin información, el elegido se volvía verde si la elección era mejor que la otra alternativa (por ejemplo, si la elección es -5 y la alternativa es -25), y rojo si era peor (por ejemplo, si la elección es +5 y la alternativa +25). Los resultados, esta vez, mostraron una marcada diferencia en la amplitud del fERN en aquellas elecciones que representaban error (tanto pérdida-error, como ganancia-error), en comparación con aquellas que suponían un acierto independientemente de si estas respuestas implicaban una pérdida o una ganancia para el sujeto. Los autores dieron sentido a estos resultados divergentes apelando a que en el estudio de Gehring y Willoughby (2002) de lo que se dio cuenta fue más bien del impacto de la retroalimentación entregada centrada en

la valencia (pérdida/ganancia) de la elección, más que en la desempeño (éxito/error) del jugador y el contexto de la valencia. Estos autores no niegan la posibilidad de que existan dos componentes (MFN y fERN) que reflejen la actividad de dos sistemas de monitoreo de la conducta, sin embargo, establecen como una hipótesis más parsimoniosa y probable, a la luz de los datos, el que estas respuestas sean el reflejo sólo un sistema. Tal como Nieuwenhuis et al. (2004) sugieren, el MFN y el ERN serían equivalentes respuestas de un sistema de monitoreo ligado al córtex cingulado que evalúa de manera rápida los resultados de una tarea dentro de un continuo bueno-malo, y lo que determina esa evaluación es la información más saliente que tal ambiente de decisión provee.

Los estudios de Nieuwenhuis et al. (2004), sugieren que la modulación del fERN es dependiente del contexto conformado por el tamaño de las recompensas y los castigos en juego. Lo anterior se explicaría porque los estímulos de retroalimentación que eliciten el fERN no siempre afectan del mismo modo su amplitud, aún cuando los montos objetivos presentes en la retroalimentación puedan ser equivalentes. Para confirmar esta hipótesis, Holroyd et al. (2004), diseñaron dos tareas de aprendizaje por pseudo ensayo y error, con el objeto de estudiar los efectos del contexto en la amplitud del fERN. Los resultados dan cuenta de que, sin importar si la elección del sujeto deriva en ganancia o pérdida monetarias brutas, la mayor amplitud del fERN coincide con la retroalimentación correspondiente al peor resultado posible. Así por ejemplo, ganar nada (0) cuando los otros posibles resultados son ganar 2.5 o 5, genera mayores negatividades que ganar nada (0), cuando los otros resultados posibles son perder 2.5 o -5 (Holroyd et al., 2004). Estos resultados sugieren que el sistema que produce fERN es dependiente del contexto, pues sin importar la valencia de la retroalimentación, la amplitud del fERN se modula teniendo en cuenta la relación entre los distintos resultados posibles (el contexto) y el resultado obtenido. Dicho de otro modo, el sistema determinaría si una retroalimentación es favorable o no, en base al conjunto de posibles resultados y a las relaciones de magnitud entre los mismos. De esta manera, estos estudios hacen eco con lo propuesto por Nieuwenhuis et al. (2004) generando acuerdo respecto de la importancia del contexto para la modulación de las respuestas de fERN.

Otra fuente de controversia respecto del fERN ha sido el determinar si la modulación de este depende o no de la

magnitud de las ganancias/pérdidas, es decir, a mayor la pérdida mayor amplitud del fERN. A diferencia del estudio de Gehring y Willoughby (2002) (descrito al principio de este apartado) donde se encontró evidencia para sostener dicha relación, Yeung y Sanfey (2004) han dado cuenta de la insensibilidad del fERN a los cambios de magnitud en la ganancia o pérdida. Estos autores estudiaron la forma en que el fERN se ve afectado tanto por la valencia (ganancia/pérdida) como por la magnitud (grande/pequeña) de la retroalimentación seguida de una tarea. Para ello, diseñaron un juego en el que los participantes debían escoger entre dos cartas de distintos colores. Luego de su elección, los sujetos recibían una retroalimentación que indicaba lo que habían ganado o perdido. En la primera mitad de los juegos, los sujetos debieron elegir entre una carta grande y otra pequeña, mientras que en la segunda mitad escogían entre dos cartas grandes, o dos cartas pequeñas. Los resultados se analizaron dividiendo las retroalimentaciones en 4 categorías: ganancia pequeña, ganancia grande, pérdida pequeña y pérdida grande. A partir de los resultados obtenidos, los autores encontraron que el fERN era sensible a la valencia del estímulo, siendo mayor su amplitud en las pérdidas que en las ganancias. No obstante, el fERN no mostró sensibilidad a la magnitud de la retroalimentación, siendo poco relevante el valor (grande o pequeño) que representaba la carta.

Los estudios revisados dan cuenta del fERN en estudios que han buscado dilucidar la relación entre este componente y los resultados de ganancias/pérdidas seguidas de decisiones económicas. Esta discusión es de gran relevancia ya que demuestra como a nivel neural existiría actividad que da cuenta del monitoreo que se realiza sobre nuestra toma de decisiones y que involucra un procesamiento de la información que el medio nos provee respecto de nuestras decisiones. A la luz de los datos revisados, y tal como indicaron los resultados de Holroyd et al. (2004) y Nieuwenhuis et al. (2004), la modulación del fERN puede ser influenciada por el contexto en el cual se da una pérdida/ganancia más allá de la valencia bruta de esta (por ejemplo, cuando se obtiene una ganancia de 5, existiendo la posibilidad de ganar 25), lo que estaría dando cuenta del fERN como parte de un mecanismo de monitoreo con cierta complejidad que permite valorar, por ejemplo, una decisión como “error”, aun cuando involucre ganancias. En este sentido parece quedar demostrado que bajo estos modelos experimentales se rescata el contexto de posibilidades asociadas a una decisión como un aspecto central en la

información necesaria para determinar, en primer lugar, el resultado esperado de la decisión, y su contraste con el obtenido. Así, mientras no existe absoluta claridad respecto de si las diferencias de magnitud de pérdidas son capaces por si solas de generar modulaciones del fERN diferenciadas (Yeung & Sanfey, 2004), si se puede decir que dentro de un universo de posibilidades dado, las magnitudes inferiores (ya sean ganancias o pérdidas), en tanto son informativas respecto de el desempeño del jugador, modulan respuestas de negatividad asociadas con mecanismos de monitoreo de conducta y aprendizaje (Holroyd et al., 2004; Nieuwenhuis et al., 2004). De esta manera se conceptualiza la noción de “resultado esperado” en tanto las magnitudes asociadas a las opciones de resultados de las decisiones de los sujetos, en escenarios donde la probabilidad se mantiene constante entre los resultados posibles.

### fERN modulado por probabilidad de pérdidas y ganancias

Desde un enfoque paralelo al descrito, una serie de estudios se han realizado durante los últimos años con el objeto de evaluar la modulación del fERN esta vez por resultados con probabilidades diferenciadas (Holroyd et al., 2003; Hajcak et al., 2005; Hewig et al., 2007). El planteamiento a la base de estos estudios es que la amplitud del fERN sería mayor frente a resultados desfavorables inesperados, que frente a resultados desfavorables esperados, con independencia de sus valores brutos. En este sentido se apunta a incluir dentro de la idea de resultado esperado (y su contraste con el resultado obtenido) la variable probabilística. Así se pretendió observar la modulación diferenciada del fERN no a propósito de determinadas opciones con magnitudes diferenciadas de ganancia/pérdida, sino a propósito de las probabilidades de ganar/perder. A lo largo de este apartado, se profundizará en la evidencia empírica y las controversias en torno a la modulación del fERN por probabilidad de ganancias y pérdidas.

En una investigación realizada por Holroyd et al. (2003) se puso a prueba la predicción de que un fERN de mayor amplitud sería elicitado por resultados desfavorables inesperados, más que por resultados desfavorables esperados. El experimento consistió en presentar cuatro círculos a los participantes indicando que uno de ellos contenía 5 centavos. Los participantes debían elegir uno de los círculos, luego de lo cual una retroalimentación sería presentada indicando si el jugador había escogido

el círculo ganador o si no se derivaron ganancias de la elección. El experimento de 400 partidas individuales, consistió en 200 partidas *de recompensa*, donde los sujetos recibieron una retroalimentación positiva en el 75% de las ocasiones, y en 200 partidas *de no-recompensa*, en las que los sujetos recibieron una retroalimentación negativa en el 75% de las ocasiones. Los sujetos desconocían que las probabilidades estaban prefijadas de este modo. La hipótesis fue que las retroalimentaciones negativas en la condición de recompensas serían asociadas con un fERN de mayor amplitud (Holroyd et al., 2003). Los resultados respaldaron la hipótesis, presentándose un fERN mayor para las retroalimentaciones negativas infrecuentes, en comparación a la situación para los frecuentes. Se planteó que dichos resultados apoyan la teoría de aprendizaje por reforzamiento del fERN, por cuanto esta predice una mayor amplitud del ERN tras resultados desfavorables inesperados (Holroyd & Coles, 2002; Holroyd et al., 2003; Holroyd et al., 2005).

Hewig et al. (2007) en un estudio más reciente se enfocaron igualmente en el efecto de la probabilidad de los resultados, para lo cual analizaron la toma de decisiones de sujetos jugando a la versión alemana del conocido juego cartas *Blackjack*. La meta del juego era obtener un puntaje lo más cercano posible a 21 puntos (incluido), sin excederlos (es decir, llegar a 21 pero sin pasarse). Una serie de cartas, presentando los valores 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10 y 11, eran entregadas en una secuencia aleatoria y el jugador debía elegir en cada paso si pedir una nueva carta o si quedarse con su puntaje. Cuando elegía parar, era el turno de un oponente computacionalmente simulado, y el jugador con el mejor puntaje ganaba. Este estudio mostró que la amplitud del fERN era directamente influenciada por la probabilidad de ganar versus perder. La amplitud del fERN fue mayor cuando los participantes excedieron los 21 puntos (perdiendo entonces la partida) por pedir una nueva carta teniendo 11 puntos (.5 para la probabilidad de exceder los 21 puntos), que cuando esto ocurría tras tener 18 puntos (.77 para la probabilidad de exceder los 21 puntos). En línea con lo anterior, la amplitud del fERN fue mayor cuando los sujetos fueron derrotados quedándose en 18 puntos (.48 para la probabilidad de perder), que cuando perdieron tras quedarse en 11 puntos (.96 para la probabilidad de perder). El monto a recibir y a perder en cada partida, respectivamente en caso de éxito o fracaso, fue de 2 euros. El hecho de que la pérdida fuese siempre la misma en términos de la magnitud de la ganancia, demostró

una modulación del fERN por estimación subjetiva de probabilidad, en concordancia con los resultados obtenidos por Holroyd et al. (2003).

La unanimidad de las conclusiones extraídas de estos estudios respecto de la modulación del fERN por probabilidad de pérdidas versus ganancias, fue amenazada, al menos parcialmente, por el trabajo de Hajcak et al. (2005). En este estudio, los investigadores pusieron a prueba una vez más la hipótesis de la modulación del fERN por pérdidas con distintas probabilidades, a través de dos experimentos. En el primero se les pidió a 18 participantes que eligieran una entre 4 puertas, con la posibilidad de obtener US \$0.10 por cada elección correcta. Antes de empezar el experimento los participantes recibieron una clave indicando cuantas puertas contenían el premio en cada partida (podían ser 3, 2 o 1 puerta de las 4 presentadas). La hipótesis central fue que los participantes esperarían una retroalimentación negativa como más probable cuando la clave indicara que sólo una de las puertas presentaba el premio (25% de probabilidad de ganar), y esperarían una retroalimentación positiva como la más probable cuando la clave indicara que 3 de las cuatro puertas presentaban premio (75% de probabilidad de ganar). Así se esperaba que una pérdida en el caso de un 75% de probabilidades de ganar, se asociara a un mayor fERN, dado lo inesperado de la pérdida. Sin embargo, los resultados contradijeron la hipótesis; el fERN que siguió a las retroalimentaciones negativas en la condición de 75% no se diferenció significativamente del fERN en las otras condiciones. Esto mostraba que la amplitud del fERN, en este contexto experimental, fue insensible a las expectativas de recompensas basadas en las probabilidades diferenciadas de ganancias/pérdidas (Hajcak et al., 2005).

Para intentar zanjar la evidencia contradictoria de estas investigaciones, Hajcak, Holroyd, Moser y Simons (2007) condujeron otra serie de estudios con el objetivo de aclarar si la diversidad de resultados se explicaba por razones metodológicas. En un primer experimento los investigadores usaron el mismo diseño presente en el trabajo de Hajcak et al. (2005). Nuevamente les entregaron una clave en cada partida, indicando si 3, 2 o 1 de las 4 puertas contenían la ganancia, sin embargo, en este experimento luego de entregarles la clave se les realizó la siguiente pregunta: “¿Tú crees que ganarás esta partida?”. Esta sección fue agregada con el objeto de evaluar las expectativas reales de los sujetos en relación a las probabilidades de ganar

y así evaluar el efecto de los resultados inesperados. Se agregó dicha pregunta pues se estimó que entregando sólo la clave con las probabilidades (cuantas puertas poseen el premio), no existe seguridad del impacto de esto en las expectativas de los participantes. A pesar de la variación en el experimento, los resultados volvieron a mostrar una ausencia en la modulación del fERN por las probabilidades de ganancia o pérdida. En un segundo experimento, la pregunta acerca de las creencias de los sujetos en relación a sus probabilidades de ganar se formuló posteriormente a que eligieran 1 de las 4 puertas presentadas. En este nuevo experimento efectivamente se observó modulación del fERN por las distintas probabilidades, apreciándose una mayor negatividad ante pérdidas inesperadas. De acuerdo a los autores, la diferencia entre los dos experimentos se explicaría porque en el segundo la predicción de resultados hecha por los sujetos se estabiliza una vez tomada la decisión. La evaluación del resultado esperado en términos de probabilidades hecha luego de la elección, tendería a representar e impactar de mejor manera la expectativa presente antes de recibir la retroalimentación (Hajcak et al., 2007).

En una investigación reciente, Holroyd et al. (2009) lograron esclarecer una de las variables relevantes involucradas en el proceso de evaluación de retroalimentaciones negativas y aprendizaje, que ayudaron a interpretar los resultados encontrados por Hajcak et al. (2005). Estos investigadores diseñaron una serie de experimentos dentro de los cuales se testeó la hipótesis de que los mayores efectos en los errores de predicción ocurren en tareas que involucran estímulos consistentes y significativos, es decir estímulos informativos para aprender una conducta. En uno de los experimentos, los participantes debían apretar uno de dos botones cuando creyesen que había transcurrido un segundo tras la presentación de un estímulo auditivo. Los resultados mostraron una clara modulación del fERN por la probabilidad de ganar; su amplitud fue mayor mientras más inesperadas las pérdidas. Así, la amplitud del fERN fue mayor tras perder en las condiciones con 80% de probabilidad de ganar, seguida por aquellas con 50%. Los autores concluyen que estos datos confirman la teoría de aprendizaje por reforzamiento del fERN, pues, cuando las respuestas óptimas pueden ser aprendidas por medio de retroalimentaciones significativas, la amplitud del fERN aumenta en directa relación con lo inesperado del mal resultado (Holroyd et al., 2009). En este sentido

el resultado esperado en términos de probabilidades altas de ganar resulta muy informativo, y su contraste respecto de pérdidas muy notorio para los sujetos, graficado en la negatividad asociada expresada por el fERN.

Se puede apreciar que resultados contradictorios con la teoría de aprendizaje por reforzamiento del fERN (Hajcak et al., 2005), permitieron afinar las metodologías aplicadas a su estudio en contextos con probabilidades diferenciadas entre potenciales resultados. Quedó en evidencia que el nivel de estabilización de las expectativas (Hajcak et al., 2007) y la relevancia de las retroalimentaciones para el aprendizaje (Holroyd et al., 2009) son factores claves llegando a discriminar entre tareas que modulan y tareas que no modulan la amplitud del fERN según la probabilidad de los resultados. Se pone de manifiesto además cómo el componente probabilístico del resultado esperado es relevante para la función de monitoreo y aprendizaje en la toma de decisiones, y no sólo las magnitudes de las ganancias/pérdidas median las respuestas de negatividad. A partir de estos resultados se puede observar que las personas no sólo monitorean su desempeño a partir del contexto de ganancias/pérdidas asociadas a una decisión, sino también a partir de cuán probable es recibir alguno de esos resultados, particularmente cuando esto es informativo para su aprendizaje y optimización de la toma de decisiones.

La descripción de estas dos líneas investigativas tuvo como propósito el realizar una revisión de dos maneras de enfrentar la idea de *resultado esperado* en estudios de toma de decisiones a partir del componente fERN. Tal como fue expuesto en la descripción de los estudios, mientras algunos autores enfatizaron la variable de magnitud para operacionalizar esta idea, otros enfatizaron las probabilidades diferenciales asociadas a ganancias/pérdidas más que las magnitudes de estas. En ambos contextos se pudo observar que la saliencia en la información entregada para el monitoreo y aprendizaje es relevante para la modulación del fERN. Así, este componente no sería sólo una manifestación fisiológica sensible a la distinción gruesa de pérdidas/ganancias, sino un componente potencialmente informativo a la hora de entender el procesamiento de información contextual ligado a las retroalimentaciones recibidas como consecuencia de una decisión en contextos de incertidumbre. A continuación discutimos estos resultados en su relación con contextos de toma de decisiones reales.

## Discusión

Los estudios revisados dan cuenta de las dos principales interpretaciones de la variable “resultado esperado” en la investigación sobre el fERN: una referida al tamaño de las ganancias y/o pérdidas (Gehring & Willoughby, 2002; Holroyd et al., 2004; Holroyd, et al., 2006; Nieuwenhuis, et al., 2004) y la otra, referida a la probabilidad de ganar vs. perder (Cohen et al., 2007; Hajcak et al., 2005; Hewig et al., 2007; Holroyd et al., 2009; Potts et al., 2006). Siguiendo a la primera, la amplitud del fERN reflejaría la diferencia entre el tamaño del resultado esperado y el tamaño del obtenido. Siguiendo a la segunda, reflejaría el grado de improbabilidad estimada respecto de un resultado negativo. Al momento de establecer comparaciones entre estudios, esta distinción parece desatendida. En este apartado discutiremos el aporte que representa, para la investigación en psicología de la toma de decisiones, la aclaración del rol modulador sobre el fERN de estas distintas fuentes de expectativa. Posteriormente, discutiremos cómo ciertos hallazgos comportamentales y neurocognitivos permiten considerar la extensión del estudio del fERN al dominio de dilemas decisionales del tipo exploración-explotación.

Respecto del rol modulador de probabilidad y tamaño de recompensa sobre el fERN, en tanto fuentes de expectativa, cabe destacar que de acuerdo a la teoría clásica de la decisión racional, formulada a partir de los trabajos pioneros de Pascal y Fermat en el siglo XVII (revisado en Trepel, Fox & Poldrack, 2005), la interacción entre el tamaño y la probabilidad de los resultados en juego sería lo que finalmente configuraría las expectativas de los agentes racionales. El concepto que resume este postulado, formalizando normativamente la idea de expectativa, es el de valor esperado (VE), dónde el VE es:

$$\begin{aligned} \text{VE} &= x_1p_1 + x_2p_2 + \dots + x_n p_n \\ &= \sum_{i=1}^n x_i p_i \end{aligned}$$

En la fórmula,  $x_i$  es el valor asociado al  $i$ -ésimo resultado y  $p_i$  es la probabilidad de observar tal resultado. Así por ejemplo, un juego que paga \$400 ( $x_1$ ) con una probabilidad de 25% ( $p_1=0.25$ ) y -\$100 ( $x_2$ ) con una probabilidad de 75% ( $p_2=0.75$ ), tiene el mismo VE que otro juego que paga \$150 ( $x_3$ ) con una probabilidad de 50% ( $p_3=0.5$ ), y

-\$100 ( $x_4$ ) con el 50% de probabilidad restante ( $p_4=0.5$ ); esto porque en ambos casos la fórmula alcanza el mismo VE,  $x_1p_1 + x_2p_2 = x_3p_3 + x_4p_4 = 2.5\text{¢}$ . Dado que ambos juegos tienen el mismo VE, ambos deberían generar las mismas expectativas y un agente racional no debería demostrar ninguna preferencia por ninguno de los dos. En el caso de que alguno de estos juegos fuese sometido a (a) un incremento de la probabilidad de ganar, (b) una disminución en el tamaño de las posibles pérdidas, o (c) un incremento en el tamaño de las posibles ganancias, dicho juego vería su VE incrementado y un agente racional debería manifestar una preferencia hacia él.

Si por una parte es cierto que la amplitud del fERN da cuenta de la diferencia entre expectativas y resultados, y por otra fue cierto que las expectativas corresponden al VE; entonces, en situaciones dónde la información respecto de los tamaños y probabilidades de las ganancias está disponible a los sujetos, el VE debería predecir la amplitud del fERN. Aun cuando tal efecto no fue observado en los resultados de San Martín et al. (2010), quienes pusieron a prueba el modelo descrito de VE en su estudio, estos autores si encontraron una modulación diferenciada del potencial relacionado a retroalimentación de ganancia cuando aumentaba la probabilidad y magnitud de los pagos de las decisiones. Este potencial, conocido como CRP (por el inglés *Correct Related Positivity*, (Holroyd et al., 2011; Holroyd et al., 2008) ha puesto de manifiesto el hecho de que tanto errores como aciertos inesperados podrían ser informativos para desencadenar mecanismos neurales de monitoreo que señalan inconsistencias entre expectativas y resultados obtenidos de una decisión. Dando sentido a estos resultados desde la teoría de aprendizaje por reforzamiento del ERN, se ha planteado que señales dopaminérgicas positivas de predicción de error, indicadoras de que un resultado ha sido mejor de lo que se esperaba, reducen la amplitud del fERN dada una inhibición indirecta de las dendritas apicales motoras en el CCA (San Martín et al., 2010). De esta manera esta explicación de la reducción de la amplitud del fERN, o aumento del fCRP, se plantea como una hipótesis ante la existencia de una modulación asociada a ganancias y no a pérdidas, dado que en ciertos contextos las retroalimentaciones negativas no evocarían un componente ERP específico para errores, sino sólo un componente ligado al desempeño de tareas relevantes en general, conocido como N200 (San Martín, et al., 2010). Esta hipótesis no ha sido profusamente estudiada

por lo que identificamos aquí un interesante espacio investigativo para complementar lo que hasta ahora se ha avanzado en los estudios de fERN respecto a comprender los procesos de monitoreo conductual en decisiones en ambientes cambiantes, y la naturaleza y función de la modulación de positividad. Igualmente identificamos la necesidad de complementar los intentos iniciados por San Martín et al. (2010) respecto a tomar el modelo VE para operacionalizar y complementar los dos enfoques experimentales (probabilístico y por magnitud) hasta el momento utilizados para investigar las diferencias entre resultados esperado y resultados reales de una decisión. Esto debido a que, tal como plantean los autores, las condiciones de su estudio involucraron dos magnitudes para las retroalimentaciones de ganancias, pero sólo una magnitud de pérdidas. Aún cuando no debiera afectar la modulación del fERN, dada la evidencia que apunta a que el contexto de posibilidades es más relevante que las valencias brutas, sería importante despejar esta duda mediante un diseño experimental que, tomando como base el modelo VE, contara con magnitudes diferenciadas tanto para pérdidas como ganancias, o estudios que eventualmente invirtieran el diseño experimental de San Martín et al. (2010) tal como los mismos autores sugieren, contando así con variadas magnitudes de pérdidas y dejando las ganancias constantes.

Estas líneas de investigación sugeridas parecen interesantes y relevantes desde el punto de vista teórico, en la tarea de progresar en la comprensión del fERN. Por otra parte, desde un punto de vista más práctico, existen variados campos de investigación en los que el fERN puede ser utilizado (como en el estudio de la personalidad, cuadros psicológicos clínicos o decisiones intertemporales). Dentro de estos campos de aplicación, existe uno que es especialmente relevante dentro del estudio de toma de decisiones: el dilema de alternancia exploración-explotación (Watkinson et al., 2005; Pratt & Sumper, 2006; Krebs et al., 1978; Camerer & Ho, 1999; Merlo & Schotter, 1999; Kaelbling et al., 1996; Sutton & Barto, 1998; Iskii et al., 2002). Si consideramos a “la toma de decisiones económicas” como cualquier proceso de decisión que se da por la evaluación de alternativas (Zak, 2004), notaremos que estos procesos se enfrentan continuamente a un dilema generado por dos necesidades básicas para la optimización del comportamiento: (a) obtener información respecto de las alternativas que ofrece el ambiente y (b) optar por una de ellas en pos de la recompensa que la

misma ofrece. Este dilema decisional es conocido como la alternancia exploración – explotación. Se trata de un problema que enfrentan casi todas las especies animales al “explorar” fuentes de alimento y finalmente decidirse a “explotar” una, o al hacer lo mismo con otros individuos para el apareamiento y reproducción. Esta alternación entre exploración y explotación se transforma en un dilema para los organismos de momento que: (a) mientras se explota una alternativa se asume un coste de oportunidad asociado a la probabilidad de no haber elegido la alternativa óptima, (b) la exploración supone un gasto de energía, un riesgo y una postergación de la satisfacción y (c) no es posible explorar en busca de lo óptimo mientras se explota una opción posiblemente sub-óptima, es decir, en general no es posible explorar y explotar de forma paralela, o no es posible hacerlo sin derivar en un detrimento parcial en el resultado en torno a ambos objetivos, que no es compensado por la suma de dichos resultados (Camerer et al., 1999; Merlo & Schotter, 1999).

Este campo de estudio parece muy relevante de abordar desde la perspectiva del fERN dado que a la fecha aún son escasos los trabajos en psicología y neurociencia cognitiva que abordan este asunto, y por las características del problema y su pertinencia en relación a los estudios del fERN. Esto contemplando que: (a) tanto los humanos, como otros animales, actualizan dinámicamente sus estimaciones de recompensa asociadas a cursos de acción específicos, abandonando acciones que parecen disminuir su valor esperado, para ir en búsqueda de otras que pueden (o no) ofrecer mejores resultados (Sugrue, Corrado & Newsome, 2004; Daw, O’Doherty, Seymour, Dayan & Dolan, 2006); (b) los humanos en ocasiones exhiben la tendencia opuesta, insistiendo con una alternativa cuyo valor a disminuido (Rabbitt 1966; Laming, 1979; Gratton, Coles & Donchin, 1983); (c) el balance entre exploración y explotación parece sensible al horizonte temporal, de momento que los humanos tienen una fuerte tendencia a explorar cuando les queda más tiempo en una tarea, presumiblemente porque esto entrega suficiente tiempo para más tarde aprovechar el resultado de esa exploración (Carstensen, Isaacowitz & Charles, 1999). Las potencialidades del estudio del comportamiento del fERN en tareas de exploración-explotación incluyen caracterizar electrofisiológicamente diferencias individuales en la tendencia a la exploración–explotación, caracterizar patrones electrofisiológicos asociados a experiencias exitosas de exploración y de explotación, caracterizar patrones electrofisiológicos asociados a experiencias fallidas de

exploración y explotación, y descifrar cómo esos patrones se asocian a la subsiguiente ocurrencia de conductas de exploración o explotación.

Hallazgos recientes han empezado a entregar luces respecto de los mecanismos neurocognitivos que estarían a la base de los comportamientos de exploración y explotación (Usher, Cohen, Rajkowski, & Aston-Jones, 1999; Brown, Reynolds & Braver, 2007). En general, la evidencia se ha referido a mecanismos que estarían involucrados en la evaluación de las recompensas ofrecidas, la incertidumbre y los costos asociados a predicciones erradas. El sistema dopaminérgico del mesencéfalo, al igual que en el caso del fERN, parece el más consistentemente implicado en la marcación de errores en la predicción de recompensas (Montague, Dayan & Sejnowski, 1996; Schultz et al., 1997) y en la toma de decisiones basada en las consiguientes reasignaciones de valor a las alternativas ofrecidas (McClure, Daw & Montague, 2003). Es en este contexto dónde una investigación de potenciales relacionados a eventos parece relevante; no sólo por no existir a la fecha un estudio que utilice esta técnica para abordar el problema exploración–explotación, sino también, y principalmente, por la relación que debiera existir entre los sistemas postulados como sustrato de la alternancia en cuestión, y el mecanismo generador del fERN. Como se aprecia en la literatura sobre el problema exploración–explotación, el principal factor a la base es el incumplimiento, repetido en el tiempo, de expectativas de recompensa asociadas a las alternativas explotadas. Justamente sería el incumplimiento de expectativas de este tipo el que generaría el patrón de negatividad que caracteriza al fERN (Holroyd & Coles, 2002; Holroyd et al., 2003; Nieuwenhuis et al., 2004; Holroyd et al., 2005).

Finalizando, en este artículo hemos revisado las principales investigaciones en torno al fERN, un potencial relacionado a eventos cuya amplitud resulta un índice confiable de la diferencia entre resultados esperados y resultados efectivos. Hemos mostrado también que no existe suficiente claridad conceptual a la hora de definir y utilizar experimentalmente la noción de “resultado esperado”, basándose algunas investigaciones en la generación de expectativas en torno al “tamaño esperado de la recompensa a recibir”, y otras, en la generación de expectativas referidas a “la probabilidad de recibir recompensa”. Creemos que el marco de la teoría de la decisión racional y, específicamente el concepto de “valor esperado”, muestra una ruta posible para integrar estas nociones de expectativa. Aunque un paradigma

experimental ya lo intentó sin éxito, creemos necesario el complementar estos resultados con otros estudios del fERN tomando como base la interacción probabilidad–magnitud del modelo VE (u otros modelos alternativos), y a la vez, considerar al CRP como un potencial aliado en la tarea de comprender la interacción entre expectativas y resultados reales derivados de decisiones en ambientes de incertidumbre.

Hemos finalizado este escrito ahondando en la alternancia exploración–explotación, sosteniendo que el solapamiento entre los sistemas neuronales a la base de dicha alternación y de la generación del fERN, permitiría nutrir empírica y teóricamente tanto la investigación en exploración–explotación, como la investigación en fERN. Consideramos que este componente de los potenciales cerebrales relacionados a eventos, cuya aplicación al estudio de decisiones humanas simples se ha mostrado sumamente productiva, cuenta con suficiente sustento como para aplicarlo al estudio de la biología detrás de decisiones más complejas y dinámicas, decisiones que tomamos diariamente en contextos naturales.

## Referencias

- Anderson, B.M., Stevens, M.C., Meda, S.A., Jordan, K., Calhoun, V.D. & Pearlson, G.D. (2011). Functional imaging of cognitive control during acute alcohol intoxication. *Alcohol Clinical Experimental Research*, 35(1), 156–165.
- Aston-Jones, G. & Cohen, J.D. (2005). An integrative theory of locus coeruleus–norepinephrine function: adaptive gain and optimal performance. *Annual Review Neuroscience* 28, 403–450.
- Bayer, H.M., & Glimcher, P.W. (2005). Midbrain dopamine neurons encode a quantitative reward prediction error signal. *Neuron*, 47(1), 129–141.
- Botvinick M.M., Braver T.S., Barch D.M., Carter C.S., & Cohen J.D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, 108(3), 624–652.
- Botvinick, M.M., Cohen, J.D., & Carter, C.S. (2004). Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update. *Trends in Cognitive Science*, 8(12), 539–546.
- Brown, J.W., Reynolds, J.R., & Braver, T.S. (2007). A computational model of fractionated conflict control mechanisms in task-switching. *Cognitive Psychology*, 55(1), 37–85.

- Brühl, A.B., Rufer, M., Delsignore, A., Kaffenberger, T., Jäncke, L. & Herwig, U. (2011). Neural correlates of altered general emotion processing in social anxiety disorder. *Brain Research, 10*, 72-83.
- Buckley, M.J., Mansouri, F.A., Hoda, H., Mahboubi, M., Browning, P. G., Kwok, S. C., Phillips, A., & Tanaka. K. (2009). Dissociable components of rule-guided behavior depend on distinct medial and prefrontal regions. *Science, 325*(5936), 8-52.
- Camerer, C.F. & Ho, T. (1999) Experience-Weighted Attraction (EWA) learning in normal-form games. *Econometrica* 67(4), 827-874.
- Carstensen, L.L., Isaacowitz, D. & Charles, S.T. (1999) Taking time seriously: a theory of socioemotional selectivity. *American Psychologist, 54*(3), 165-181.
- Carter, C.S., Braver, T.S., Barch, D.M., Botvinick, M.M., Noll, D., & Cohen, J.D. (1998). Anterior cingulate cortex, error detection, and the online monitoring of performance. *Science, 280*, 747-749.
- Cohen, M., Elger, C., Ranganath, C. (2007). Reward expectation modulates feedback - related negativity and EEG spectra. *NeuroImage, 35*(2), 968-997.
- Crapse, T.B. & Sommer, M.A. (2009) Frontal eye field neurons with spatial representations predicted by their subcortical input. *Journal of Neuroscience, 29*, 5308-5318.
- Daw, N.D., O'Doherty, J.P., Seymour, B., Dayan, P. & Dolan, R.J. (2006). Cortical substrates for exploratory decisions in humans. *Nature, 441*, 876-879.
- Diekhof, E.K., Geier, K., Falkai, P. & Gruber O. (2011). Fear is only as deep as the mind allows A coordinate-based meta-analysis of neuroimaging studies on the regulation of negative affect. *Neuroimage. 58*(1), 275-85
- Elliott, R., y Dolan, R.J. (1998). Activation of different anterior cingulate foci in association with hypothesis testing and response selection. *NeuroImage, 8*(1), 17-29.
- Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J., y Blanke, L. (1990). Effects of errors in choice reaction tasks on the ERP under focused and divided attention. En: C. Brunia, A. Gaillard, and A. Kok (Eds.), *Psychophysiological Brain Research*. Tilburg, Holanda: Tilburg University Press.
- Ferrera, V.P., Yanike, M., & Cassanello, C. (2009). Frontal eye field neurons signal changes in decision criteria. *Nat Neuroscience, 12*(11),1458-62
- Fiorillo, C., Tobler, P., & Schultz, W. (2003). Discrete coding of reward probability and uncertainty by dopamine neurons. *Science, 299*(5614), 1898-1902.
- Gehring, W. & Willoughby, A. (2002). The medial frontal cortex and the rapid processing of monetary gains and losses. *Science, 295*(5563), 2279-2282.
- Gehring, W., Goss, B., Coles, M., Meyer, D. & Donchin, E. (1993). A neural system for error detection and compensation. *Psychological Science* 4(6), 385-389.
- Gemba, H., Sasaki, K. & Brooks, V.B. (1986). 'Error' potentials in limbic cortex (anterior cingulate area 24) of monkeys during motor learning. *Neuroscience Letters,70*(2), 223-227.
- Gratton, G., Coles, M.G.H., & Donchin, E. (1983). A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 55*, 468-484.
- Hajcak, G., Holroyd, C.B, Moser, J., & Simons, R. (2005). Brain potentials associated with expected and unexpected good and bad outcomes. *Psychophysiology, 42*, 161-170.
- Hajcak, G., Holroyd, C., Moser, J., & Simons, R. (2007) It's worse than you thought: The feedback negativity and violations of reward prediction in gambling tasks. *Psychophysiology, 44*, 905-912.
- Haruno, M., Kuroda, T., Doya, K., Toyama, K., Kimura, M., Samejima, K., Imamizu, H. & Kawato M. (2004). A neural correlate of reward-based behavioral learning in caudate nucleus: a functional magnetic resonance imaging study of a stochastic decision task. *Journal of Neuroscience, 24*(7), 1660-1665.
- Haber, S.N., & Knutson, B. (2010). The reward circuit: linking primate anatomy and human imaging. *Neuropsychopharmacology* 35(1), 4-26.
- Hayden, B.Y., Pearson, J.M. & Platt M.L. (2009). Fictive reward signals in the anterior cingulate cortex. *Science, 324* (5929), 948-950.
- Hayden, B.Y., Heilbronner, S.R., Pearson, J.M. & Platt, M.L. (2011). Surprise signals in anterior cingulate cortex: neuronal encoding of unsigned reward prediction errors driving adjustment in behavior. *Journal of Neuroscience. 31*(11), 4178-4187.

- Hewig J., Trippe R., Hecht H., Coles M.G.H., Holroyd C.B., & Miltner W.H.R. (2007). Decision-making in Blackjack: An electrophysiological analysis. *Cerebral Cortex*, *17*, 865-877.
- Holroyd, C.B., & Coles, M.G.H. (2002). The neural basis of human error processing: Reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. *Psychological Review*, *109*, 679-709.
- Holroyd, C., Nieuwenhuis, S., Yeung, N. & Cohen, J. (2003). Errors in reward prediction are reflected in the event-related brain potential. *Neuroreport* *14*(18), 2481-2484.
- Holroyd, C.B., Larsen, J., & Cohen, J.D. (2004). Context dependence of the event-related brain potential associated with reward and punishment. *Psychophysiology*, *41*, 245-253.
- Holroyd, C.B., Yeung, N., Coles, M.G.H. & Cohen, J.D. (2005). A mechanism for error detection in speeded response time tasks. *Journal of Experimental Psychology*, *134*(2), 163-191.
- Holroyd, C.B., Hajcak, G., & Larsen, J. (2006). The good, the bad and the neutral: Electrophysiological responses to feedback stimuli. *Cognitive Brain Research*, *110*(5), 93-101.
- Holroyd, C.B., & Krigolson O.E. (2007) Reward prediction error signals associated with a modified time estimation task. *Psychophysiology*, *44*, 913-917.
- Holroyd, C.B., Pakzad-Vaezi, K.L., & Krigolson, O.E. (2008). The feedback correct-related positivity: sensitivity of the event-related brain potential to unexpected positive feedback. *Psychophysiology*, *45*, 688-697.
- Holroyd, C.B., Krigolson, O.E., Baker, R., Lee, S., & Gibson, J. (2009). When is an error not a prediction error? An electrophysiological investigation. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, *9*(1), 59-70.
- Holroyd, C.B., Krigolson, O.E., & Lee, S. (2011). Reward positivity elicited by predictive cues. *Neuroreport*. *22*(5), 249-252.
- Iskii S., Yoshida W. & Yoshimoto J. (2002). Control of Exploitation-exploration Meta-parameter in Reinforcement Learning. *Neural Networks*, *15*(4-6), 665-687.
- Jones, C.L., Minati, L., Harrison, N.A., Ward, J. & Critchley, H.D. (2011) Under Pressure: Response Urgency Modulates Striatal and Insula Activity during Decision-Making under Risk. *PLoS One*. Epub 6 de junio.
- Kaelbling, L.P., Littman, M.L. & Moore, A.W. (1996). Reinforcement learning: a survey. *Journal Artificial Intelligent Research*, *4*, 237-285.
- Kahneman, D. & Tversky, A. (1979). Prospect theory: an analysis of decision under risk. *Econometrica*, *47*(2), 263-291
- Knutson, B., Westdorp, A., Kaiser, E., & Hommer, D. (2000). fMRI visualization of brain activity during a monetary incentive delay task. *NeuroImage*, *12*(1), 20-27.
- Knutson, B., Fong, G.W., Adams, C.M., Varner, J.L. & Hommer D. (2001). Dissociation of reward anticipation and outcome with event-related fMRI. *NeuroReport*, *12*, 3683-3687
- Krebs, J.R., Kacelnik, A. & Taylor, P. (1978). Tests of optimal sampling by foraging great tits. *Nature*, *275*, 27-31.
- Kunz, M., Chen, J.L., Lautenbacher, S., Vachon-Preseau, E. y Rainville, P. (2011). Cerebral regulation of facial expressions of pain. *Journal of Neuroscience*, *31*(24), 8730-8738
- Laming, D.R.J. (1979). Choice reaction performance following an error. *Acta Psychologica*, *43*, 199-224.
- Liu, X., Powell, D.K., Wang, H., Gold, B.T., Corbly, C.R. & Joseph, J.E. (2007) Functional dissociation in frontal and striatal areas for processing of positive and negative reward information. *Journal of Neuroscience*. *27*(17), 4587-4597.
- Luck, S.J. (2005). *An Introduction to the Event-Related Potential Technique*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Mansouri, F.A., Tanaka, K., & Buckley, M.J. (2009). Conflict-induced behavioural adjustment: a clue to the executive functions of the prefrontal cortex. *Natural Review Neuroscience*, *10*(2), 141-152.
- McClure, S.M., Daw, N.D. & Montague, P.R. (2003). A computational substrate for incentive salience. *Trends in Neuroscience*. *26*(8), 423-428.
- McGaugh, J.L. (2005). Emotional arousal and enhanced amygdala activity: new evidence for the old perseveration-consolidation hypothesis. *Learning and Memory*, *12*(2), 77-79
- Merlo, A. & Schotter, A. (1999). A surprise-quiz view of learning in economic experiments. *Games and Economic Behavior*, *28*(1), 25-54.

- Milea, D., Lobel, E., Lehéricy, S., Leboucher, P., Pochon, J.B., Pierrot-Descilligny, C., & Berthoz, A. (2007). *Neuroreport*, 12, 1221-1224.
- Miltner, W.H.R., Braun, C.H., & Coles, M.G.H. (1997). Event-related brain potentials following incorrect feedback in a time-estimation task: Evidence for a “generic” neural system for error detection. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 788-798.
- Montague, P.R., Dayan, P. & Sejnowski, T.J. (1996). A framework for mesencephalic dopamine systems based on predictive Hebbian learning. *Journal of Neuroscience*, 16(5), 1936–1947.
- Mullette-Gillman, O.A., Detwiler, J.M., Winecoff, A., Dobbins I & Huettel, S.A. (2011). Infrequent, task-irrelevant monetary gains and losses engage dorsolateral and ventrolateral prefrontal cortex. *Brain Research*, 1395, 53-61 Epub 20 de abril 2011.
- Nieuwenhuis, S., Yeung, N., Holroyd, C., Schurger, A., & Cohen, J.D. (2004). Sensitivity of electrophysiological activity from medial frontal cortex to utilitarian and performance feedback. *Cerebral Cortex*, 14, 741-747.
- Potts, G.F., Martin, L.E., Burton, P. & Montague, P.R. (2006). When things are better or worse than expected: the medial frontal cortex and the allocation of processing resources. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(7), 1112-9.
- Pratt, S.C. & Sumpter, D.J.T. (2006). A tunable algorithm for collective decision-making. *National Academic of Science, USA*, 15, 906–915.
- Platt, M.L. (2002). Caudate clues to rewarding cues. *Neuron*, 33, 316-318.
- Platt M.L. & Glimcher P.W. (1999). Neural correlates of decision variable in parietal cortex. *Nature*, 400, 233-238.
- Procyk, E., Tanaka, Y.L., & Joseph, J.P. (2000). Anterior cingulate activity during routine and non-routine sequential behaviors in macaques. *Nature Neuroscience*, 3, 502–508.
- Rabbitt, P.M.A. (1966). Errors and error-correction in choice response tasks. *Journal of Experimental Psychology*, 71, 264–272.
- San Martín, R., Manes, F., Hurtado, E., Isla, P. & Ibáñez, A. (2010). Size and probability of rewards modulate the feedback error-related negativity associated with wins but not losses in a monetarily rewarded gambling task. *NeuroImage*, 51(3), 1194–1204.
- Schultz, W., Dayan, P. & Montague, P.R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science*, 275(5306), 1593–1599.
- Schultz, W. (2002). Getting formal with dopamine and reward. *Neuron*, 36(2), 241-263
- Shackman, A.J., Salomons, T.V., Slagter, H.A., Fox, A.S., Winter, J.J. & Davidson, R.J. (2011). The integration of negative affect, pain and cognitive control in the cingulate cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, 12(3), 154-167
- Shima, K., & Tanji, J. (1998). Role for cingulate motor area cells in voluntary movement selection based on reward. *Science*, 282(5392), 1335–1338.
- Sugrue, L.P., Corrado, G.S. & Newsome, W.T. (2004). Matching behavior and the representation of value in the parietal cortex. *Science*, 304(5678), 1782–1787.
- Sutton, R.S. & Barto, A.G. (1998). *Reinforcement learning: an introduction*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Trepel, C., Fox, C. & Poldrack, R. (2005). Prospect theory on the brain? Toward a cognitive neuroscience of decision under risk. *Cognitive Brain Research*, 23, 34–50.
- Usher, M., Cohen, J.D., Rajkowski, J. & Aston-Jones, G. (1999). The role of the locus coeruleus in the regulation of cognitive performance. *Science*, 283(5401), 549–554.
- Verney, S.P., Brown, G.G., Frank, L. & Paulus, M.P. (2003) Error-rate-related caudate and parietal cortex activation during decision making. *Neuroreport*. 14(7), 923-928.
- von Neumann, J. & Morgenstern, O. (1944). *Theory of Games and Economic Behavior*. New York: Wiley
- Wang, L., McCarthy, G., Song, A.W. & Labar, K.S. (2005). Amygdala activation to sad pictures during high-field (4 tesla) functional magnetic resonance imaging. *Emotion*, 5(1), 12-22.
- Watkinson, S. C., Boddy, L., Burton, K., Darrach, P. R., Eastwood, D., Fricker, M. D. & Tlalka, M. (2005). New approaches to investigating the function of mycelial networks. *Mycologist* 19(1), 11–17.
- Westendorff, S., Klaes, C., & Gail, A. (2010) The cortical timeline for deciding on reach motor goals. *Journal of Neuroscience*, 30(15), 5426-5436.

Yeung, N. & Sanfey, A. (2004). Independent coding of reward magnitude and valence in the human brain. *Journal of Neuroscience*, 24(28), 6258-6264-

Yeung, N., Holroyd, C.B., & Cohen, J.D. (2005). ERP correlates of feedback and reward processing in the

presence and absence of response choice. *Cerebral Cortex*, 15, 535-544.

Zak, P. (2004). Neuroeconomics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, 359(1451), 1737-1748.