

Discriminabilidad, recompensa y emociones en la toma de decisiones

David Herrera & Jorge Cerda

Procesos Básicos en Conducta Animal y Humana. Instituto de Neurociencias, Universidad de Guadalajara. Francisco de Quevedo 180. Col. Arcos Vallarta. C.P. 44130. Guadalajara, Jalisco, México.

Mario Treviño

Plasticidad Cortical y Aprendizaje Perceptual. Instituto de Neurociencias, Universidad de Guadalajara. Francisco de Quevedo 180. Col. Arcos Vallarta. C.P. 44130. Guadalajara, Jalisco, México.

Correspondencia: Dr. Mario Treviño. Instituto de Neurociencias, Universidad de Guadalajara, Francisco de Quevedo 180, Col. Arcos Vallarta, Guadalajara, Jal. MÉXICO. CP 44130. Correo electrónico: mariomtv@hotmail.com

Agradecimientos: Agradecemos al Dr. Rodrigo J. de Marco y a Diana Núñez por sugerencias y contribuciones al manuscrito. A los Dres. Esmeralda Matute Villaseñor y Héctor Martínez por su apoyo constante. D.H. y J.C. recibieron becas de posgrado aportadas por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). M.T. fue apoyado por el programa de repatriación de CONACYT.

Resumen

Las decisiones involucran la formulación de un plan motor basado en: i) la integración de la información sensorial disponible, ii) la expectativa de recompensa y iii) los estados emocionales asociados. En el presente documento desarrollamos la idea de que el proceso de detección/discriminación de estímulos está basado en una acumulación de información sensorial que contiene señal + ruido. En este proceso, la discriminabilidad de los estímulos determina la velocidad de integración sensorial, el tiempo de reacción y la cantidad de respuestas correctas. Discutimos además ciertas evidencias que indican que las cortezas parietal y prefrontal participan en estimar la magnitud y probabilidad de recompensa, esto con el objetivo de minimizar la relación costo/beneficio para la decisión a tomar. Asimismo, los gradientes en la recompensa están asociados con variaciones en los estados emocionales que sirven como señales predictivas y moduladoras de la elección. Así, las elecciones están

basadas en la discriminación de estímulos, en la historia de recompensas y en la integración de los estados emocionales que suceden antes y después de cada decisión tomada.

Palabras clave: Discriminación, decisión, recompensa, emociones, evidencia, corteza prefrontal ventomedial, corteza lateral intraparietal.

Discriminability, reward and emotions in decision-making

Abstract

Decisions involve formulating a motor plan based on: sensory integration of available information, ii) reward-expectancy and iii) the associated emotional states. In this document, we address the idea that detection/discrimination of stimuli is based on an accumulation of sensory information which contains signal + noise. In this process, the discriminability between stimuli determines the speed of sensory integration, the reaction time and the amount of correct responses. We also discuss how the parietal and prefrontal cortices estimate reward's magnitude and probability, aiming to minimize the cost/benefit relationship for the choice to be made. Moreover, reward gradients are associated with variations in the emotional states which serve as predictive and modulatory signals of the decision process. Thus, choices are based on stimuli discrimination, on

reward history and on the integration of emotional states which occur before and after each choice made.

Keywords: Discrimination, decision-making, reward, emotions, evidence, ventomedial prefrontal cortex, intraparietal lateral cortex.

Introducción

La toma de una decisión implica un proceso cerebral a través del cual los organismos seleccionan una alternativa entre varias posibles en busca de una consecuencia favorable. Consiste en la formulación de un plan de acción motor basado en la información sensorial disponible y en su representación neuronal, misma que se asocia con resultados específicos (Shadlen & Kiani, 2013).

Resulta claro que los organismos sólo pueden percibir algunos componentes de su entorno y, por ende, actúan de acuerdo a información sensorial parcial que ocurre en cantidad y calidad variable (Treviño, et al., 2011). Para poder tomar decisiones, primero los organismos deben identificar la presencia del estímulo (problema de detección), luego usar la representación cortical de sus características físicas para diferenciarlo de las de otros estímulos presentes (problema de discriminación) y, finalmente, con base en esta información, comandar una acción motora cuyo propósito es el de elegir la alternativa más favorable (la toma de decisión). Las predicciones

(correctas) sobre una acción dada consisten en cotejar la información discriminativa contra el registro de la historia de recompensa (o castigo) que el sujeto ha obtenido anteriormente en situaciones similares (Dayan & Daw, 2008).

Una forma de medir el impacto que tienen la discriminabilidad y la recompensa en la toma de decisiones es variar sistemáticamente una de estas propiedades mientras que la otra se mantiene constante (Shadlen & Kiani, 2013; Bogacz, Brown, Moehlis, Holmes & Cohen, 2006; Treviño, Oviedo, Jendritza, Li & Kohry De Marco, 2013). Al usar registros electrofisiológicos de la actividad de disparo de neuronas corticales en diversos modelos animales, se han descrito varios correlatos de los procesos cerebrales asociados a tareas de discriminabilidad variable pero con probabilidad y magnitud de recompensa fijas (Shadlen & Kiani, 2013; Smith & Ratcliff, 2004). En cambio, al variar la recompensa se ha reportado la formación de sesgos en la elección en favor de la alternativa con la mayor magnitud (o probabilidad de ocurrencia; Shadlen & Kiani, 2013). De este tipo de estudios con recompensa variable, se ha encontrado que la corteza prefrontal ventromedial (CPFVM) participa en el control del estado cognitivo-emocional del sujeto, mismo que influye en la toma de decisiones (Bechara, 2005; Bechara, Damasio, Damasio & Lee, 1999).

A continuación desarrollamos la idea de que la toma de decisiones depende de procesos separables (física y temporalmente) que involucran: i) la detección de estímulos sensoriales y su correcta discriminación, ii) la predictibilidad sobre las características de la recompensa y iii) la integración de los estados emocionales que acontecen antes y después de la elección. Discutimos algunas evidencias experimentales que indican una clara relación entre los cambios en las propiedades físicas de los estímulos discriminativos, su representación neuronal y las variaciones en la conducta asociadas. También comentamos el papel que tiene la corteza prefrontal en la integración de los estados emocionales y su impacto en la toma de decisiones.

La detección y discriminación sensorial son prerequisites para la toma de decisiones

Diversos estudios clásicos de psicofísica han explorado la relación entre los estímulos externos y su percepción. Por ejemplo, se ha cuantificado el impacto que tiene la modificación sistemática de propiedades físicas de los estímulos sensoriales (*v.gr.* intensidad) con el reporte sobre su detección. De aquí se ha propuesto que existe un umbral absoluto de detección sensorial, definido como la intensidad mínima que un estímulo requiere para que sea

percibido; es decir, sólo aquellos estímulos con una intensidad superior a su umbral de detección pueden ser detectados. Asimismo, se ha incorporado el uso de herramientas matemáticas probabilísticas derivadas de la teoría de detección de señales (TDS) para describir el proceso de detección sensorial. La TDS asume que toda señal es transmitida con cierta cantidad de ruido, por lo que la probabilidad de detección es el resultado de la comparación entre dos distribuciones de probabilidad, una para la señal y otra para el ruido. Dependiendo del nivel de solapamiento entre estas dos distribuciones, se pueden generar 4 'salidas' posibles: verdaderos positivos (reporte correcto de detección cuando el estímulo existe), falsos positivos (reporte incorrecto de detección cuando el estímulo no existe), verdaderos negativos (reporte correcto cuando el estímulo no existe) y falsos negativos (reporte incorrecto cuando el estímulo no existe). Queda claro que en un sistema carente de ruido no existen los falsos positivos ni los negativos. Sin embargo, en un escenario realista, sabemos bien que los sujetos pueden tomar decisiones con disparidades entre el reporte de la detección (o no-detección) y la presencia (o ausencia) de estímulos. Esto se debe a que las señales sensoriales y su representación neuronal contienen ruido, entre otros factores.

Durante el proceso de detección, las fuentes de ruido pueden ser externas o

internas, y consisten de una mezcla de señales no relevantes para la tarea, ya sea de la misma modalidad sensorial o de una diferente (Deco, Rolls & Romo, 2009). Indiscutiblemente, la adición de fuentes de ruido dota a la TDS de mayor poder predictivo sobre la actividad neuronal (y su variabilidad) y la ejecución motriz antes, durante y después de la aparición del estímulo sensorial.

Evidencias provenientes de estudios con tareas de elección forzada dicotómica, en donde los organismos deben elegir entre dos estímulos con propiedades físicas diferentes, indican que la probabilidad de tomar una decisión correcta es proporcional a la diferencia de intensidades entre estímulos a discriminar (Erlich, Bialek & Brody, 2011; Kepecs, Uchida, Zariwala & Mainen, 2008; Treviño et al., 2013). Dicha probabilidad puede ser representada gráficamente por una curva sigmoidea que describe los cambios graduales y continuos en función de las intensidades crecientes del estímulo.

Recientemente, varios estudios sobre la toma de decisiones en distintas modalidades sensoriales han comparado la actividad de neuronas en regiones sensoriales, motoras y de asociación con la respuesta motriz que el sujeto produce (Atiani, Elhilali, David, Fritz & Shamma, 2009; Martinez, Perez, Mirasso & Manjarrez, 2007; Shadlen & Kiani, 2013). Se ha descrito que la

actividad de algunas neuronas somato-sensoriales cambia de manera proporcional a las intensidades de tamaño, movimiento y textura de los estímulos táctiles (Deco et al., 2009). Otras observaciones similares en la corteza auditiva indican que la respuesta neuronal depende del volumen y la frecuencia de los estímulos auditivos (Atiani et al., 2009), mientras que en la corteza visual la respuesta neuronal depende de la luminosidad y de la orientación de los contornos de los estímulos visuales (Bonin, Histed, Yurgenson & Reid, 2011; Treviño et al., 2013). Es decir, la actividad de las neuronas de la corteza sensorial primaria representa, en mayor o menor grado, las características perceptuales de los estímulos sensoriales.

Algunas de las neuronas localizadas en regiones sensoriales también son reactivas a los cambios vinculados con la elección del sujeto, lo que sugiere que pueden codificar componentes adicionales relacionados con el proceso de decisión (*v.gr.* recompensa, estados emocionales, etc.). Por ejemplo, en tareas de discriminación visual que involucran una mezcla de puntos con movimiento pseudo-aleatorio y con diferente grado de movimiento coherente (a menor número de puntos con movimiento coherente, mayor dificultad para discriminar la dirección del movimiento), se ha encontrado que la actividad de la región temporal medial (TM) del macaco está íntimamente

relacionada: i) con el análisis del movimiento de los estímulos (Maunsell & van Essen, 1983), ii) con la dificultad de la tarea al producir tasas más altas de disparo ante estímulos de mayor discriminabilidad (Shadlen & Kiani, 2013) y iii) con la salida motriz, debido a que la tasa de respuesta de estas neuronas tiene preferencia por la elección del organismo (Shadlen & Kiani, 2013). De manera interesante, la actividad de las neuronas localizadas en la corteza intraparietal lateral (IPL) predice la elección que realizará el organismo, independientemente de si la respuesta es correcta o no (Shadlen & Kiani, 2013). De forma similar, registros en la región frontal de orientación (FOF) de la rata indican que sus neuronas disparan con mayor frecuencia en tareas de discriminación más complicadas (Kepecs et al., 2008). No sólo eso, se ha reportado que existe un aumento de su actividad inmediatamente después de que se eligió su lado preferido (*i.e.* el contralateral), lo que sugiere que estas neuronas participan en la preparación y planeación de la elección (Erlich et al., 2011). Tenemos entonces que el disparo de las neuronas localizadas en TM representa el proceso de discriminación, mientras que la actividad de las neuronas localizadas en IPL en el macaco y FOF en la rata codifica componentes posteriores de evaluación que preceden a la toma de decisiones. Además de tener un efecto claro sobre la frecuencia de disparo neuronal, la dificultad en la discriminación de

estímulos influye profundamente en el tiempo de reacción. El tiempo de reacción es el intervalo de tiempo que acontece desde que aparecen los estímulos sensoriales hasta que se emite la respuesta motriz (Bogacz et al., 2006; Atiani et al., 2009; Zariwala, Kepecs, Uchida, Hirokawa & Mainen, 2013). De esto se deriva que existe una relación específica entre la velocidad promedio con la que se emite la elección y la probabilidad de que la respuesta sea correcta. La cantidad de respuestas correctas aumenta conforme se incrementa el periodo de exposición al estímulo, lo que sugiere que la información discriminativa se acumula durante el periodo de adquisición de evidencia sensorial (Shadlen & Kiani, 2013).

En experimentos que involucran decisiones simples, se ha encontrado que la respuesta cortical es influenciada por factores adicionales ajenos al estímulo discriminativo y su recompensa asociada. Estudios en la corteza visual primaria de ratones en libre movimiento, muestran que al menos la mitad de la población de las neuronas registradas reflejan una combinación de procesamiento visual y de velocidad de la carrera (Saleem, Ayaz, Jeffery, Harris & Carandini, 2013; Niell & Stryker, 2010; Keller, Bonhoeffer & Hubener, 2012). De manera similar, se ha encontrado que existe un incremento en la tasa de disparo de 'células simples' de la corteza visual primaria de macacos cuando éstos le

prestan atención a los estímulos visuales (McAdams & Reid, 2005). Asimismo, se ha encontrado que la plasticidad en algunas de estas neuronas predice los cambios en la capacidad del organismo para discriminar estímulos sensoriales (*v.gr.* aprendizaje perceptual (Gilbert, Li & Piech, 2009; Treviño et al., 2013). Por ejemplo, las neuronas de la corteza auditiva primaria responden con potenciales de acción ante un amplio rango de tonos. Conforme avanza el entrenamiento discriminativo, la respuesta de estas neuronas se vuelve progresivamente más específica, en paralelo con un aumento en la cantidad de aciertos en las decisiones discriminativas (Atiani et al., 2009). Nuestra interpretación de estos resultados experimentales es que la actividad de los circuitos neuronales que participan en la detección/discriminación de los estímulos sensoriales, necesarios para la toma de decisiones, es continuamente influenciada por variables internas del organismo que no dependen directamente de los estímulos sensoriales.

Empleando conceptos de la TDS, se ha propuesto recientemente que durante la exposición a una estímulo sensorial que contiene señal + ruido, la representación cerebral de la evidencia sensorial se acumula a través del tiempo hasta que se cruza un supuesto umbral de discriminación. Éste umbral determina la cantidad mínima de

evidencia necesaria para producir la respuesta ante el estímulo (Bogacz et al., 2006; Shadlen & Kiani, 2013). Se postula, además, que la integración de la información discriminativa constituye una estrategia eficaz de procesamiento sensorial puesto que permite que conforme avance el tiempo, la relación señal/ruido se incremente mientras que la contribución relativa del ruido decrece (Smith y Ratcliff, 2004). Cabe recalcar que debido a la presencia del ruido, la cantidad de tiempo que se requiere para que el acumulador de evidencia cruce su umbral no es fija. Esta variabilidad en la función de los integradores sensoriales nos hace recordar las diferencias que existen en los tiempos de reacción para pruebas con estímulos idénticos (Smith & Ratcliff, 2004).

Para describir matemáticamente el proceso de acumulación sensorial de la variable compuesta [señal + ruido] en el tiempo, se han propuesto varios modelos que predicen tanto la tasa de disparo de las neuronas asociadas al proceso de acumulación sensorial (*v.gr.* IPL) como la dinámica de diversas propiedades discretas y continuas asociadas a la salida motriz (*v.gr.* cantidad de aciertos, tiempo de reacción; Smith & Ratcliff, 2004; Treviño et al., 2013). La mayoría de estos modelos proponen un proceso de acumulación basado en integradores independientes, uno para cada estímulo de la tarea de elección dicotómica. Cada uno de los integradores se encuentra encargado de acumular la

evidencia a favor de una de las alternativas, de forma que la decisión está dada por el integrador que primero rebase su umbral (Bogacz et al., 2006; Smith & Ratcliff, 2004). Esta 'carrera hacia el umbral' permite predecir que el aumento en la cantidad de información sensorial integrada al incrementar la exposición al estímulo produce como resultado una mayor cantidad de aciertos (Uchida & Mainen, 2003; Shadlen & Kiani, 2013). En contraparte, mayor ruido produce una disminución en la cantidad de aciertos y un aumento de la latencia.

Algunas variantes de estos modelos incluyen i) interacciones inhibitorias recíprocas a nivel de las entradas sensoriales o directamente entre los integradores (Bogacz et al., 2006), ii) la noción de integradores imperfectos que presentan fugas de información (Usher & McClelland, 2001) y iii) umbrales de discriminación variables que se ajustan dependiendo del tiempo de reacción que se impone a la tarea (Bogacz et al., 2006; Smith & Ratcliff, 2004) y de la expectativa de recompensa que presenta el organismo (Shadlen & Kiani, 2013). La localización del supuesto umbral discriminativo obedece a un principio económico que tiende a maximizar la recompensa que se obtiene por unidad de tiempo. Una idea interesante es que el cerebro ajusta internamente la cantidad de la señal discriminativa que necesita para realizar una elección, de acuerdo con las características de discriminabilidad de

los estímulos y el tiempo necesario para procesarlos (Shadlen & Kiani, 2013). Estas evidencias empíricas sugieren que las neuronas de corteza sensorial primaria están vinculadas directamente al proceso de acumulación de evidencia sensorial durante la detección. La actividad de las neuronas de MT está relacionada con la discriminación del movimiento y se modula por la discriminabilidad de los estímulos. La actividad de la IFP y la FOF depende de la discriminabilidad de los estímulos y de las expectativas de recompensa (Kepecs et al., 2008).

La recompensa en la toma de decisiones

Como hemos mencionado, las diferentes cualidades físicas de los estímulos discriminativos influyen en la cantidad de respuestas correctas, el tiempo de reacción y la actividad neuronal durante la toma de decisiones. Sabemos además que variaciones en la magnitud y probabilidad de la recompensa influyen en la actividad neuronal y en la toma de decisiones (Zariwala et al., 2013; Shadlen & Kiani, 2013). Esto indica que la elección de un organismo depende de un análisis contextual en el que por un lado se comparan las representaciones neuronales de los estímulos discriminativos mientras que, por otro lado, se comparan las diferentes magnitudes de recompensa que se presentan y del nivel de certeza (o de

incertidumbre) de cada una de ellas (Shadlen & Kiani, 2013).

En tareas en las cuales las alternativas son diferencialmente reforzadas, se forma un sesgo en la tasa de elecciones a favor de la opción que presenta mayor recompensa. Una vez formado dicho sesgo, el registro de la tasa de disparo de las neuronas de la región IPL muestra un incremento en su actividad proporcional al grado de confianza en la decisión (*v.gr.* probabilidad de obtener la recompensa esperada) y a la expectativa de obtener una recompensa de mayor magnitud (*v.gr.* mayor cantidad de jugo) (Shadlen & Kiani, 2013). Esto indica que las neuronas de IPL no sólo codifican información sobre la dificultad discriminativa, sino que también representan la magnitud-probabilidad de la recompensa para una decisión dada.

La actividad de los ganglios basales también se encuentra relacionada con la representación de la magnitud en la recompensa (Samejima, Ueda, Doya & Kimura, 2005). El incremento en la tasa de disparo de dos terceras partes de las neuronas del estriado predice la cantidad de reforzador esperado. De manera interesante, el resto de las neuronas aumenta su respuesta en los ensayos con menor recompensa lo que quizá se deba a interacciones de circuito que involucren interneuronas inhibitoras. De manera similar, las neuronas del núcleo caudado han mostrado que su actividad representa

tanto la cantidad de reforzador esperado, como la respuesta que emitirá el sujeto (Takikawa, Kawagoe & Hikosaka, 2002; Lauwereyns, Watanabe, Coe & Hikosaka, 2002). La actividad de estas neuronas vinculada a la magnitud en la recompensa indica que aún en estructuras subcorticales se puede llevar a cabo una evaluación temprana de las expectativas de recompensa necesarias para la toma de decisión. Las neuronas de las áreas homólogas FOF en ratas (Kepecs et al., 2008) y la corteza orbitofrontal en primates (Roesch & Olson, 2004) son sensibles tanto a la dificultad en la discriminación de estímulos como a la probabilidad de un reforzador (Erlich et al., 2011). Ellas podrían ser precursoras de la elección pues codifican, de manera combinada, una comparación entre las características de los estímulos discriminativos y las expectativas de recompensa asociadas.

Otra forma que se ha utilizado para reforzar diferencialmente las consecuencias de conductas específicas ha sido la inclusión de un estímulo aversivo tras ejecutar una elección errónea. Este procedimiento ha mostrado que la cantidad de tiempo que el organismo invierte en percibir los estímulos sensoriales aumenta conforme se fortalece la consecuencia negativa ante el error (Zariwala et al., 2013). Nosotros entendemos al tiempo de exposición al estímulo sensorial en esta tarea, que el sujeto controla de manera autónoma, como un indicador

indirecto del grado de motivación que el organismo tiene para realizar elecciones ventajosas.

En síntesis, conductualmente se ha observado que la disponibilidad de recompensas de diferentes magnitudes forma un sesgo en la elección en favor de la alternativa que representa mayor recompensa con mayor probabilidad. Los circuitos neuronales involucrados en la predicción de recompensa incluyen la corteza IPL, los ganglios basales y la corteza prefrontal, entre otros.

La integración cognitivo-emocional en la toma de decisiones

Al igual que como sucede en los modelos animales que hemos abordado, la toma de decisiones en humanos, depende de las variaciones en la discriminabilidad del estímulo y de la magnitud de la recompensa. Derivado de estudios de neuropsicología cognitiva, sabemos además que la CPFVM asigna una valencia a los estados emocionales, lo que resulta fundamental para la toma de decisiones (Bechara, 2005). Se han descrito al menos 3 dimensiones en las que podrían intervenir las emociones durante la toma de decisiones: el estado cognitivo-afectivo que precede a la decisión, los cambios emocionales-fisiológicos al tomar la decisión y las tendencias a producir determinados

comportamientos basados en la historia de recompensa. Así, las emociones modulan el valor de la recompensa y esto repercute en la toma de decisiones futuras, con una mayor influencia en situaciones de incertidumbre cuando, por ejemplo, se varía la probabilidad de la recompensa o cuando las consecuencias de la elección son poco predecibles.

Diversos estudios de resonancia magnética funcional han vinculado la activación de la amígdala, hipotálamo y CPFVM con la detección y evaluación de estados emocionales, así como durante tareas de 'memoria emocional' (Mitchell, 2011). También se ha observado que existe una activación de la CPFVM durante la toma de decisiones en contextos ambiguos (*v.gr.* alta variabilidad en la discriminabilidad o en la probabilidad de recompensa), al igual que durante la modulación intencional de la respuesta emocional (Mitchell, 2011). Este tipo de estudios sugiere que la CPFVM se encarga de la modulación de la respuesta emocional en correspondencia con las consecuencias esperadas.

Sujetos con lesiones en la CPFVM tienen dificultades para realizar elecciones ventajosas en la vida cotidiana (*v.gr.* tienden a producir malas decisiones financieras, hacer comentarios imprudentes, etc.) y en diversas pruebas clínicas como la 'Iowa Gambling Task' (IGT, por sus siglas en inglés). En el diseño original de la IGT,

el participante debe elegir una carta de uno de cuatro mazos; cada vez que elige una carta, el sujeto gana o pierde una cantidad de dinero en función de su elección. La diferencia entre elecciones consiste en la distribución de ganancias (o pérdidas), que ocurren con distinta magnitud y frecuencia, para cada uno de los mazos. El mazo más ventajoso a largo plazo es el que implica ganancias pequeñas pero frecuentes y pocas pérdidas de montos bajos, mientras que el mazo menos ventajoso es el que implica grandes ganancias esporádicas y pérdidas con alta frecuencia. Las personas sanas suelen adaptarse rápidamente a las condiciones de la prueba y elegir las alternativas con más beneficio a largo plazo, mostrando una clara sensibilidad a los gradientes de probabilidad y la magnitud de recompensa. En contraste, los sujetos con lesión en la CPFVM tienden a elegir las alternativas más riesgosas que, aunque puedan tener ciertos beneficios inmediatos, implican mayores pérdidas a largo plazo (Bechara, 2005). Estas observaciones sugieren que los sujetos con lesión en la CPFVM presentan una mayor sensibilidad a las recompensas inmediatas y una especie de "miopía" o insensibilidad hacia las consecuencias futuras, modificando substancialmente su patrón de comportamiento en la toma de decisiones (Bechara, 2005). Una posibilidad es que estas dificultades estén causadas por deficiencias en la integración de los estados emocionales (Bechara, 2005).

La hipótesis de los 'marcadores somáticos' propone un mecanismo a través del cual el estado emocional influye en la toma de decisiones del individuo. El término marcador somático proviene de 'soma' que hace referencia a los cambios corporales que son asociados con los estados emocionales, y marcador, que se refiere a la 'huella' que estas emociones dejan acerca de las elecciones que las propiciaron. Durante la toma de una decisión, el sujeto tiene una reacción emocional específica que activa el sistema nervioso autónomo. La evaluación del estado autonómico producido por la emoción, interviene en la cognición para llevar a cabo una decisión basada en las experiencias previas de recompensa en situaciones similares (Damasio, Tranel & Damasio, 1991).

En busca de evidencias experimentales que apoyen la hipótesis de los marcadores somáticos, se ha cuantificado el aumento en la sudoración de la palma de las manos (conductancia de la piel, o 'SCR' por sus siglas en inglés) como una medida indirecta de la activación emocional del sujeto y como un 'marcador somático' (Critchley, Elliott, Mathias & Dolan, 2000). A través de esta aproximación, se ha reportado que tanto en sujetos sanos como en pacientes con lesión en la CPFVM se produce un aumento de la SCR tras recibir el reforzador en una tarea de detección de baja incertidumbre. Sin embargo, más adelante, únicamente los sujetos sanos

muestran un aumento del SCR previo a la elección. Este incremento de la SCR, anticipatorio a la elección, corresponde a la elección de opciones más ventajosas (dadas por una mayor probabilidad de recompensa) pero no con la elección de las alternativas desventajosas. Por ello se postula que la SCR es útil como marcador somático para el estudio de la toma de decisiones (Bechara et al., 1999). Se han propuesto dos componentes, con diferentes cinéticas y niveles de interacción entre ellos, que podrían estar involucrados durante la integración emocional en la toma de decisiones: i) un sistema impulsivo, gobernado principalmente por la amígdala, que evalúa el placer o aversión por el resultado inmediato, en el cual la evocación afectivo-emocional influye para producir una respuesta automática y visceral, y ii) un sistema reflexivo, a partir del cual se toma una decisión después de un proceso de evaluación de los hechos pertinentes, los posibles cursos de acción y la representación de las posibles consecuencias, gobernado principalmente por la CPFVM (Bechara, 2005).

En resumen, se ha sugerido que la CPFVM se encuentra encargada de procesar la información contextual (*i.e.* estímulo), episódica (*i.e.* memoria) y autonómica (*i.e.* SCR) proporcionando la información necesaria para integrar las señales emocionales y cognitivas, facilitando la elección de la opción más

favorable (Bechara et al., 1999; Bechara, 2005). Las dificultades para tomar decisiones correctas de los sujetos con lesiones en la CPFVM podrían relacionarse con su incapacidad para atribuir un valor emocional apropiado para las diferentes opciones, imposibilitando la producción de las señales viscerales asociadas (marcadores somáticos) y dificultando la toma de decisiones correctas aun cuando su inteligencia general no sea afectada por la lesión.

Conclusiones

La toma de decisiones es un proceso complejo que depende de la detección/discriminación de estímulos, así como de una estimación apropiada de la magnitud, probabilidad y retardo de la recompensa asociada a estímulos similares en situaciones previas. Estudios electrofisiológicos realizados durante tareas de toma de decisión indican interacciones claras entre la actividad de las regiones sensoriales encargadas de los procesos de detección/discriminación de estímulos y a las regiones parietales 'IPL' y frontales 'FOF' encargadas de la integración de la información sensorial y de predecir la recompensa.

La conceptualización de la toma de decisiones como un proceso de acumulación de información ha permitido desarrollar modelos que predicen la actividad neuronal asociada,

la cantidad de aciertos, el tiempo de reacción y la relación que existe entre la velocidad en la elección, el número de errores y la dificultad de la tarea.

La magnitud y predictibilidad de la recompensa producen cambios en el estado emocional que interviene en el proceso de toma de decisiones del sujeto. En estudios en humanos se ha demostrado que existe una interacción entre la información que provee el entorno y los estados emocionales asociados. De esta manera, para tomar una decisión no solamente se integra información perceptual, sino que también se integra información de los estados emocionales asociados con situaciones similares previas, que sirven como señales predictivas y moduladoras del comportamiento.

Consideramos que para poder hacer un acercamiento riguroso a la toma de decisiones, uno que permita predecir y explicar el comportamiento a detalle, debemos desglosar cuidadosamente a la decisión como una cadena secuencial de procesos cerebrales que interactúan entre sí. Estos procesos están encargados de la detección/discriminación sensorial, la evaluación de la predictibilidad de la recompensa y la integración de los estados emocionales. No descartamos la posibilidad de que existan factores adicionales que participen en la toma de decisiones y que no hayamos considerado aún.

Referencias

- Atiani, S., Elhilali, M., David, S. V., Fritz, J. B., & Shamma, S. A. (2009). Task difficulty and performance induce diverse adaptive patterns in gain and shape of primary auditory cortical receptive fields. *Neuron*, *61*, 467-480.
- Bechara, A. (2005). Decision making, impulse control and loss of willpower to resist drugs: a neurocognitive perspective. *Nature Neuroscience*, *8*, 1458-1463.
- Bechara, A., Damasio, H., Damasio, A. R., & Lee, G. P. (1999). Different contributions of the human amygdala and ventromedial prefrontal cortex to decision-making. *Journal of Neuroscience*, *19*, 5473-5481.
- Bogacz, R., Brown, E., Moehlis, J., Holmes, P., & Cohen, J. D. (2006). The physics of optimal decision making: a formal analysis of models of performance in two-alternative forced-choice tasks. *Psychological Review*, *113*, 700-765.
- Bonin, V., Histed, M. H., Yurgenson, S., & Reid, R. C. (2011). Local diversity and fine-scale organization of receptive fields in mouse visual cortex. *Journal of Neuroscience*, *31*, 18506-18521.
- Critchley, H. D., Elliott, R., Mathias, C. J., & Dolan, R. J. (2000). Neural activity relating to generation and representation of galvanic skin conductance responses: a functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, *20*, 3033-3040.
- Damasio, A. R., Tranel, D., & Damasio, H. (1991). Somatic markers and the guidance of behavior: Theory and preliminary testing. In *Frontal lobe function and dysfunction* (pp. 217-229).
- Dayan, P., & Daw, N. D. (2008). Decision theory, reinforcement learning, and the brain. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *8*, 429-453.
- Deco, G., Rolls, E. T., & Romo, R. (2009). Stochastic dynamics as a principle of brain function. *Progress in Neurobiology*, *88*, 1-16.
- Erlich, J. C., Bialek, M., & Brody, C. D. (2011). A cortical substrate for memory-guided orienting in the rat. *Neuron*, *72*, 330-343.
- Gilbert, C. D., Li, W., & Piech, V. (2009). Perceptual learning and adult cortical plasticity. *Journal of Physiology*, *587*, 2743-2751.
- Keller, G. B., Bonhoeffer, T., & Hubener, M. (2012). Sensorimotor mismatch signals in primary visual cortex of the behaving mouse. *Neuron*, *74*, 809-815.
- Kepecs, A., Uchida, N., Zariwala, H. A., & Mainen, Z. F. (2008). Neural correlates, computation and behavioural impact of decision confidence. *Nature*, *455*, 227-231.

Lauwereyns, J., Watanabe, K., Coe, B., & Hikosaka, O. (2002). A neural correlate of response bias in monkey caudate nucleus. *Nature*, *418*, 413-417.

Martinez, L., Perez, T., Mirasso, C. R., & Manjarrez, E. (2007). Stochastic resonance in the motor system: effects of noise on the monosynaptic reflex pathway of the cat spinal cord. *Journal of Neurophysiology*, *97*, 4007-4016.

Maunsell, J. H., & van Essen, D. C. (1983). Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *Journal of Neurophysiology*, *49*, 1127-1147.

McAdams, C. J., & Reid, R. C. (2005). Attention modulates the responses of simple cells in monkey primary visual cortex. *Journal of Neuroscience*, *25*, 11023-11033.

Mitchell, D. G. (2011). The nexus between decision making and emotion regulation: a review of convergent neurocognitive substrates. *Behavioral Brain Research*, *217*, 215-231.

Niell, C. M., & Stryker, M. P. (2010). Modulation of visual responses by behavioral state in mouse visual cortex. *Neuron*, *65*, 472-479.

Roesch, M. R., & Olson, C. R. (2004). Neuronal activity related to reward value

and motivation in primate frontal cortex. *Science*, *304*, 307-310.

Saleem, A. B., Ayaz, A., Jeffery, K. J., Harris, K. D., & Carandini, M. (2013). Integration of visual motion and locomotion in mouse visual cortex. *Nature Neuroscience*, *16*, 1864-1869.

Samejima, K., Ueda, Y., Doya, K., & Kimura, M. (2005). Representation of action-specific reward values in the striatum. *Science*, *310*, 1337-1340.

Shadlen, M. N., & Kiani, R. (2013). Decision making as a window on cognition. *Neuron*, *80*, 791-806.

Smith, P. L., & Ratcliff, R. (2004). Psychology and neurobiology of simple decisions. *Trends in Neuroscience*, *27*, 161-168.

Takikawa, Y., Kawagoe, R., & Hikosaka, O. (2002). Reward-dependent spatial selectivity of anticipatory activity in monkey caudate neurons. *Journal of Neurophysiology*, *87*, 508-515.

Treviño, M., Aguilar-Garnica, E., Jendritza, P., Li, S. B., Oviedo, T., Kohr, G., & De Marco, R.J. (2011). Discrimination learning with variable stimulus 'saliency'. *International Archives of Medicine*, *4*, 26.

Treviño, M., Oviedo, T., Jendritza, P., Li, S. B., Kohr, G., & De Marco, R. J. (2013). Controlled variations in stimulus similarity during learning determine

visual discrimination capacity in freely moving mice. *Scientific Reports*, 3, 1048.

Uchida, N., & Mainen, Z. F. (2003). Speed and accuracy of olfactory discrimination in the rat. *Nature Neuroscience*, 6, 1224-1229.

Usher, M., & McClelland, J. L. (2001). The time course of perceptual choice: the leaky, competing accumulator model. *Psychological Review*, 108, 550-592.

Zariwala, H. A., Kepecs, A., Uchida, N., Hirokawa, J., & Mainen, Z. F. (2013). The limits of deliberation in a perceptual decision task. *Neuron*, 78, 339-351.