

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/330411692>

Bases neurales de la aversión a las pérdidas en contextos económicos: revisión sistemática según las directrices PRISMA

Article in *Revista de Neurología* · January 2019

CITATIONS

12

READS

40,983

2 authors:



Francisco Molins

University of Valencia

32 PUBLICATIONS 86 CITATIONS

SEE PROFILE



Miguel Angel Serrano

University of Valencia

130 PUBLICATIONS 1,490 CITATIONS

SEE PROFILE

Bases neurales de la aversión a las pérdidas en contextos económicos: revisión sistemática según las directrices PRISMA

Francisco Molins, Miguel A. Serrano

Introducción. La teoría prospectiva de Kahneman y Tversky se ha convertido en el modelo principal para el estudio de la toma de decisiones. Uno de sus pilares, el sesgo de aversión a las pérdidas (mayor sensibilidad a las pérdidas que a las ganancias), se ha evidenciado desde el punto de vista conductual.

Objetivo. Analizar las evidencias aportadas desde la neuroeconomía y comprobar si son consistentes con la existencia de un mecanismo neural de aversión a las pérdidas.

Pacientes y métodos. Se ha llevado a cabo una revisión sistemática siguiendo las directrices PRISMA de los estudios empíricos encontrados en PubMed y ScienceDirect, incluyendo un total de 18 estudios.

Resultados y conclusiones. Los resultados señalan consistentemente la implicación en este sesgo de dos sistemas neurales opuestos: uno apetitivo, que involucra al estriado y a las regiones frontales, y uno aversivo, que involucra a la amígdala y a la ínsula, que interactúan entre ellos a la hora de tomar una decisión en diferentes apuestas monetarias y muestran una mayor sensibilidad hacia las pérdidas. Si bien todavía no está claro su funcionamiento, lo que sí parece evidente es que la consistente implicación de estas estructuras constituye un apoyo a la teoría prospectiva y al enfoque de racionalidad limitada.

Palabras clave. Aversión a las pérdidas. Neurociencia. Neuroeconomía. Psicología económica. Revisión sistemática. Teoría prospectiva. Toma de decisiones.

Departamento de Psicobiología.
Universitat de València. Valencia,
España.

Correspondencia:

Dr. Miguel Ángel Serrano Rosa.
Departamento de Psicobiología.
Universitat de València. Avda. Blasco
Ibáñez, 21. E-46010 Valencia.

E-mail:

m.angel.serrano@uv.es

Aceptado tras revisión externa:

22.10.18.

Cómo citar este artículo:

Molins F, Serrano MA. Bases neurales de la aversión a las pérdidas en contextos económicos: revisión sistemática según las directrices PRISMA. Rev Neurol 2019; 68: 47-58.

© 2019 Revista de Neurología

Introducción

La psicología económica es la vertiente psicológica encargada del estudio del comportamiento y la toma de decisiones en contextos económicos [1]; junto con su homóloga entre las ciencias económicas, la economía conductual, ambas surgen de la necesidad de enriquecer el modelo económico estándar que, aún hoy, asume y guía la economía pese a sus limitaciones [2].

El modelo normativo de comportamiento económico de la economía clásica es el *homo economicus*, también conocido recientemente como *econ* [3]. El *homo economicus* es una abstracción que asume que los agentes económicos son racionales, egoístas, tienen bien definidas sus preferencias, creencias y expectativas y, por ende, son capaces de tomar decisiones óptimas [3]. En palabras de Thaler [3], esto implicaría 'habilidades cognitivas infinitas [...] e infinita fuerza de voluntad, ya que eligen lo que es mejor y no lo que es momentáneamente tentador'. Este modelo podría servir de utilidad si se toma exclusivamente como normativo; sin embargo, el problema surge cuando se confunde e implementa también como descriptivo [3,4], asumiendo la idealización –casi caricaturización [5]– de que las

personas somos esa suerte de decisor perfecto y, además, tomándose como base para justificar el buen funcionamiento del mercado y la economía en general. Esto ha conducido a múltiples problemas a lo largo de la historia en forma de crisis económicas o burbujas financieras que cuestionan las bases de la economía convencional [6,7].

Ante las carencias del *homo economicus*, y coincidiendo con el desarrollo de las ciencias cognitivas, aparece la psicología económica que aporta alternativas útiles en la explicación del comportamiento económico [8]. La contribución de Herbert Simon [9] fue clave en la constitución del panorama actual. El autor criticó la capacidad ilimitada de procesamiento de la información atribuida a los *econs* con su concepto '*bounded rationality*' [2], del cual surgirían los dos enfoques actualmente imperantes en materia de toma de decisiones, según si se traduce por 'racionalidad acotada' o 'racionalidad limitada' [10].

Por un lado, la racionalidad acotada, o ecológica, cuyo principal representante era el propio Simon, y ahora Gigerenzer, plantea un modelo de toma de decisiones que mantiene la racionalidad, pero dependiente del contexto, y asume que nuestra capacidad de procesamiento tiene limitaciones y no podemos manejar toda la información existente, con-

dicionada, a su vez, por el entorno; no obstante, contamos con atajos mentales (heurísticos) que constituirían un rasgo adaptativo y que, si bien no nos permiten llegar necesariamente a la decisión óptima, sí nos ayudan a tomar la decisión más satisfactoria [4,10]. Sin embargo, el enfoque que más impacto ha alcanzado en la actualidad es el de la racionalidad limitada, con Kahneman y Tversky, quienes, con su teoría prospectiva [11], sentaron las bases de un modelo puramente descriptivo de toma de decisiones en condiciones de incertidumbre que ‘pasaría a ser el centro de los estudios empíricos’ [8] y se convertiría en el más exitoso [12]. Este enfoque asume también las limitaciones cognitivas y el uso de heurísticos; en cambio, el enfoque considera que los heurísticos pueden incurrir en sesgos cognitivos que nos hacen cometer errores –y comportamientos irracionales–, desviándonos de la norma que supone el *homo economicus* [13]. Estos errores, además, serían sistemáticos y podrían estudiarse para prevenirlos y mejorar la toma de decisiones [11].

Como vemos, ambos enfoques comparten aspectos (por ejemplo, limitaciones cognitivas), pero entran en conflicto en otros (por ejemplo, racionalidad frente a irracionalidad); por ello, es importante avanzar en su estudio y comprobar cuál explica mejor el comportamiento económico real y nos permite hacer mejores predicciones en la economía. A este propósito, sirve de especial ayuda la neuroeconomía [14], disciplina que, gracias al desarrollo de las técnicas neurofisiológicas y de neuroimagen que permiten estudiar el funcionamiento del cerebro *in vivo*, contribuye en la búsqueda de los posibles correlatos neurobiológicos que sustentan las teorías planteadas por la psicología cognitiva [6,7]. Debido a la amplitud y complejidad que suponen dichas teorías, ésta debe ser una tarea con vistas a futuro, comenzando por analizar elementos concretos de ellas y no las teorías en su totalidad.

En este sentido, teniendo en cuenta el impacto de la teoría prospectiva de Kahneman y Tversky [11], que sigue vigente e incluso valió un premio Nobel en 2017 a Richard Thaler, cuyos planteamientos sobre la contabilidad mental [15] derivan también de ella, hemos decidido enfocar el trabajo sobre esta teoría y, más concretamente, sobre uno de sus pilares: el sesgo de aversión a las pérdidas [11].

La teoría prospectiva se basa en dos fundamentos. El primero señala que, al decidir entre las distintas opciones de elección, en adelante, prospectos, dependemos de un marco de referencia y no tanto del valor absoluto de los prospectos [16], algo que vulnera completamente la concepción económica de racionalidad. El segundo fundamento de la

teoría, y sobre el cual se sostiene el primero, es el ya mencionado sesgo de aversión a las pérdidas.

La aversión a las pérdidas hace referencia a una mayor sensibilidad ante las potenciales pérdidas (de 2-2,5 veces más [17]) respecto a las potenciales ganancias de igual magnitud [16,18]. Es decir, ante una apuesta, sería necesaria una posible ganancia de al menos 100 euros, frente a una posible pérdida de 50 euros, para asumir el riesgo y no rechazarla [12]. De igual forma que no será proporcional el placer experimentado al ganar 50 euros frente al displacer que producirá su pérdida, asociado a una mayor respuesta autónoma [19,20].

No conviene confundir aversión a las pérdidas con aversión al riesgo. La aversión al riesgo se referiría al rechazo a asumir riesgos, y éste, a su vez, depende de la aversión a las pérdidas [16]. Así, ante un marco de referencia que implica ganancias seguras, Kahneman y Tversky [11] demostraron que las personas son más conservadoras y no asumen riesgos; por otro lado, ante un marco de referencia negativo que supone afrontar una pérdida, debido a la aversión a ésta, se asumen más riesgos con el objetivo de evitarla [11].

La aversión a las pérdidas suele estudiarse con frecuencia utilizando diferentes tareas que impliquen tomar decisiones económicas. Las hay muy variadas, pero una de las más utilizadas es la *50/50 mixed gamble task* [12], donde se plantea a los participantes si aceptan o rechazan distintas apuestas que tienen un 50% de probabilidades de ganarse o perderse, lo que plantea una toma de decisiones bajo incertidumbre. Las cuantías económicas que pueden ganarse/perderse van cambiando en cada ensayo y generan distintos escenarios más o menos favorables. Algunos presentan altas ganancias frente a pequeñas pérdidas (contexto de ganancias), otros presentan altas pérdidas frente a pequeñas ganancias (contexto de pérdidas), y en otros, las ganancias y pérdidas están equilibradas, que son los que más incertidumbre generarían. Basándose en las respuestas que los participantes vayan dando a las distintas apuestas, se estimaría la conducta de aversión a las pérdidas mediante el cálculo del coeficiente λ utilizando, por lo general, la siguiente fórmula: $\lambda = -\beta_{\text{pérdida}}/\beta_{\text{ganancia}}$, donde ambos valores β se obtendrían gracias a una regresión logística [21].

La aversión a las pérdidas ha mostrado efectos en el ámbito de las finanzas [22], la administración [23] y la política [24], pero también en ámbitos alejados de la economía, como en la respuesta ante posibles estímulos nocivos (por ejemplo, caras agresivas u olores [20,25]), e incluso acompañando a diferentes trastornos, como el depresivo mayor [26] o

el consumo de sustancias [27]; esto abriría la posibilidad de que se tratara de un mecanismo más general que afecta también a otros contextos, cuyo estudio y comprensión podría ayudar a entender mejor la naturaleza humana.

Así, nuestro objetivo es analizar de forma sistemática las evidencias empíricas disponibles acerca de las regiones cerebrales y su funcionamiento implicadas en el sesgo cognitivo de aversión a las pérdidas, tratando de comprobar si existe consistencia suficiente para afirmar que dicho fenómeno tiene una base neural, suponiendo una prueba a favor de la teoría prospectiva y el enfoque de racionalidad limitada. Todo ello con la intención de arrojar luz al panorama actual sobre el comportamiento y la toma de decisiones económica, y de contribuir al mejor funcionamiento de la economía.

Pacientes y métodos

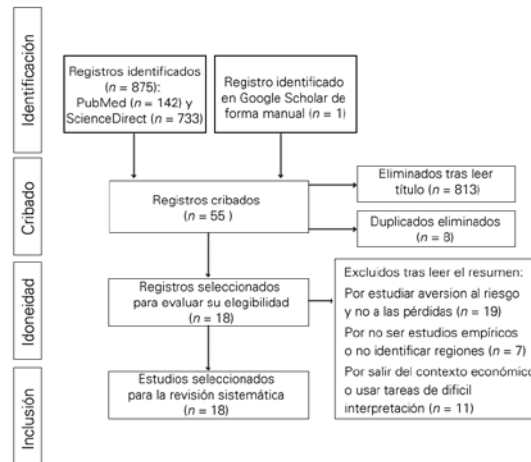
En este trabajo se ha llevado a cabo una revisión sistemática de la literatura científica publicada en materia de neuroeconomía y en relación con el sesgo de aversión a las pérdidas, enmarcado en la teoría prospectiva de Kahneman y Tversky [11]. Para su elaboración, se han seguido las directrices de la declaración PRISMA [28,29] para la correcta realización de revisiones sistemáticas (Figura). A continuación, se detallará el proceso de elaboración en sus distintas fases.

Búsqueda inicial

Las primeras búsquedas se realizaron en marzo de 2018 combinando los términos '*neuroeconomics*' y '*loss aversion*' en las bases de datos PubMed, ScienceDirect y Scopus. Posteriormente, se amplió con una combinación, usando los operadores booleanos AND y OR según conviniera, de los términos 'FMRI', 'TAC', 'EEG', 'MEG', 'PET', 'SPECT', 'VBM', '*neural basis*', '*brain*', '*brain mapping*', '*brain lesions*', '*loss aversion*', '*losses aversion*' y '*neural loss aversion*'. Estas búsquedas arrojaron una cantidad considerable de resultados, bastantes de ellos repetidos o poco útiles para la revisión, pero nos dieron una visión global de la amplitud de la temática y permitieron comprobar que, en torno a ella, sólo se había realizado previamente una revisión no sistemática [30].

Debido a que los resultados arrojados por Scopus fueron los más escasos y no parecían aportar ningún estudio que no estuviera incluido en las otras dos bases de datos, se decidió su eliminación de la búsqueda sistemática.

Figura. Diagrama de flujo PRISMA en cuatro niveles [28].



Búsqueda sistemática

La búsqueda sistemática se realizó nuevamente en marzo de 2018, en PubMed y ScienceDirect, acotando los resultados a las publicaciones realizadas desde 2008 (inclusive) hasta la actualidad.

La combinación de términos que arrojó mejores resultados en ambos buscadores fue la siguiente: ((*losses aversion* OR *loss aversion*) OR *neural loss aversion*) AND (((((((((((*neuroeconomics* OR *FMRI*) OR *TAC*) OR *EEG*) OR *MEG*) OR *PET*) OR *SPECT*) OR *VBM*) OR *neural basis*) OR *brain*) OR *brain mapping*) OR *brain lesions*)).

Concretamente, se obtuvieron 141 resultados en PubMed y 733 en ScienceDirect. Antes de proceder a la selección de artículos, se definieron los criterios de inclusión y exclusión.

Criterios de inclusión

- Tratarse de investigaciones empíricas y no de revisiones, estudios de caso único, libros o manuales.
- Que utilicen técnicas de neuroimagen o neurofisiológicas para detectar regiones cerebrales implicadas y su funcionamiento.
- Que hablen del sesgo de aversión a las pérdidas, entendido dentro del marco de la teoría prospectiva.
- Que se estudie el sesgo en un contexto económico.
- Que utilicen para medir el sesgo una tarea del tipo *50/50 mixed gamble task* o similar, pero no otras muy distintas que puedan dificultar la síntesis e interpretación de los resultados.

- Que se hayan publicado entre 2008 y 2018, ambos inclusive.

Criterios de exclusión

- Se excluyen los estudios que se refieran a la aversión al riesgo y no a la aversión a las pérdidas.
- Los realizados con muestras no humanas.
- Los que utilizan otro tipo medidas biológicas periféricas (por ejemplo, actividad electrodérmica) e incluso centrales (por ejemplo, cantidad de neurotransmisores).
- Los que estudien la aversión a las pérdidas en otros contextos no económicos o entendida desde otro enfoque no relacionado con la teoría prospectiva.

Según estos criterios, y sólo con la lectura del título, se consideraron adecuados 54 artículos (tras eliminar ocho duplicados entre las dos bases de datos). Se procedió a leer el resumen y, a partir de esta lectura, se descartaron 37, principalmente por centrarse en la aversión al riesgo más que a las pérdidas ($n = 19$), por no tratarse de estudios empíricos o no estudiar las regiones cerebrales implicadas en la aversión a las pérdidas ($n = 7$) y por salirse del contexto económico para la toma de decisiones o utilizar una metodología muy alejada de las clásicas *mixed gamble tasks*, lo que dificultaría la interpretación y síntesis de los resultados ($n = 11$).

Finalmente, 17 artículos cumplieron los criterios de inclusión y se seleccionaron para llevar a cabo la revisión sistemática. Todos ellos señalaban regiones cerebrales implicadas en la aversión a las pérdidas, entendida bajo el marco de la teoría prospectiva [11] y dentro de un contexto económico, generalmente estudiado mediante alguna variante de las tareas monetarias *mixed gamble* o similares, excepto un estudio que utilizaba el *balloon analogue risk task*, pero que decidimos incluir porque sus planteamientos iban en la misma línea del resto y sus resultados eran comparables con las demás pruebas.

En la mayoría se utiliza la resonancia magnética funcional (RMf) ($n = 12$); en otros ($n = 3$) se emplea la electroencefalografía; uno utiliza la resonancia magnética para obtener el volumen de sustancia gris mediante la técnica VBO (*voxel-based objects*), y sólo en uno se realiza un estudio de lesiones neurológicas comparando con sujetos control sanos que, si bien no utiliza como base las técnicas neurofisiológicas o de neuroimagen, sí las utiliza en el diagnóstico de la lesión, y se especifican de forma clara las regiones implicadas y su posible relación con la aversión a las pérdidas, por lo que decidimos incluirlo.

Búsqueda manual

Tras haber seleccionado los 17 estudios, y tras su lectura en profundidad, basándonos en sus referencias, se incluyó un nuevo artículo, del año 2007, que no entraba en el rango establecido (2008 hasta el presente), pero decidimos incluirlo por considerarlo básico tras comprobar que era citado en la práctica totalidad del resto de estudios por haber establecido una metodología clara que replicar y haber hallado resultados de especial relevancia.

Por último, se utilizó Google Scholar con distintas combinaciones de los términos de búsqueda mencionados al principio para comprobar si podía haber quedado fuera algún artículo que debiera ser incluido, y volvió a revisarse Scopus. Estas búsquedas no revelaron nuevos estudios que tuvieran cabida. Así pues, finalmente, se incluyeron 18 artículos empíricos en la revisión sistemática, publicados entre 2008 y 2018 (salvo uno en 2007), todos ellos en lengua inglesa (Figura).

Resultados

Una síntesis de los resultados de los estudios seleccionados puede consultarse en la tabla. El análisis que se llevará a continuación, sin embargo, sigue el orden que hemos considerado más pertinente para facilitar la comprensión e integración de los resultados. La mayoría parece señalar que, en el sesgo de aversión a las pérdidas, estarían implicadas estructuras como el estriado, diferentes regiones frontales, la amígdala o la ínsula.

Tom et al [12] sentaron las bases de la tarea más replicada en la mayoría de los estudios subsiguientes para medir aversión a las pérdidas: *50/50 mixed gamble task*, llevada a cabo mientras se realizaba un escáner por RMf a 16 participantes sanos (nueve mujeres y siete hombres). Observaron que parece existir un circuito bidireccional que procesa tanto posibles ganancias como posibles pérdidas. Dentro de este circuito, se señala el papel central del estriado dorsal y ventral, así como de la corteza prefrontal ventromedial, que se activan ante posibles ganancias y se desactivan –respecto al nivel basal– ante potenciales pérdidas. Además, esta bidireccionalidad no parece ser equitativa, pues la desactivación sería mayor ante las posibles pérdidas que la activación que se daría ante una posible ganancia proporcional; este fenómeno representaría, según los autores, la aversión neural a las pérdidas y mostraría diferencias individuales que correlacionarían con la conducta de aversión a las pérdidas.

Canessa et al [31], utilizando la misma tarea con 56 participantes sanos (29 mujeres y 27 hombres), encontraron resultados consistentes a los anteriores, y señalaron también el papel de una red meso-corticolímbica bidireccional que involucra al estriado ventral y a la corteza frontomedial posterior en la línea ya mencionada: se activan ante posibles ganancias y se desactivan –en mayor medida– en las pérdidas. Pero, además, localizan un circuito con un patrón de actividad inverso que incluye a la ínsula posterior derecha y al opérculo parietal, con mayor actividad ante posibles pérdidas que desactivación ante ganancias. Por último, señalan también un mecanismo neural específico en la anticipación de pérdidas que correlaciona con la aversión a las pérdidas conductual y que involucra la activación de la amígdala derecha y el putamen.

La implicación del estriado también fue analizada por Chib et al [32] mediante una tarea motora donde siete mujeres y once hombres sanos podían recibir diferentes cantidades de incentivo a cambio de su participación. Al principio, como cabía esperar según estudios previos, a más ganancias, más actividad se observaba en el estriado, pero al llegar a un máximo en los incentivos (100 dólares), esta región se desactivaba y correlacionaba con un menor rendimiento en la tarea y una mayor aversión a las pérdidas conductual observada a partir de la participación de los sujetos en una tarea *50/50 mixed gamble*.

Por otra parte, Fukunaga et al [33], utilizando la *balloon analogue risk task* con ocho mujeres y ocho hombres, señalaron la mayor actividad de la ínsula anterior y la corteza cingulada anterior cuando los participantes decidían dejar de inflar ante la alta probabilidad de explosión, resultado consistente con la aversión a las pérdidas conductual. También se observaba el efecto inverso –continuar inflando– ante la desactivación de estas regiones, acompañado de más actividad en la corteza prefrontal ventromedial, consistente, según indican los autores, con la mayor búsqueda de recompensa. Además, mediante la técnica de morfometría basada en vóxel aplicada a 37 mujeres y cuatro hombres, Markett et al [34] hallaron una correlación negativa entre la aversión a las pérdidas en *50/50 mixed gamble* y el volumen de sustancia gris en la ínsula posterior bilateral, lo que indica que las diferencias estructurales en esta región podrían sesgar el procesamiento de las pérdidas, respondiendo más ante ellas.

Ante la relativa consistencia de las regiones implicadas en la aversión neural a las pérdidas, Canessa et al [18] se han planteado la posibilidad de que exista un patrón específico de actividad neural estable que no se trate únicamente de una respuesta

ante un estímulo dado, y que puede quizás predecir el nivel de aversión a las pérdidas conductual. Midiendo la actividad cerebral en reposo de 25 mujeres y 32 hombres, encuentran, en línea con su hipótesis, que el patrón observado en el estriado ventral izquierdo y la ínsula posterior derecha correlaciona con la aversión a las pérdidas conductual en la clásica tarea de apuestas.

Por otro lado, De Martino et al [35] indagaron más sobre el papel de la amígdala, comparando las respuestas en la *50/50 mixed gamble task* de 12 sujetos sanos con las de dos participantes con lesiones bilaterales y simétricas en la amígdala. Los resultados mostraron que, aunque no se manifiestan diferencias en la aversión al riesgo, los pacientes lesionados no presentaban aversión a las pérdidas, lo que demuestra, según los autores, que esta región es un componente clave en dicha respuesta.

Complementariamente, Gelskov et al [36], llevando a cabo una tarea similar con 16 varones sanos, pero usando además RMf, comprobaron que la amígdala se activaba, como era de esperar, ante potenciales pérdidas, pero también ante potenciales ganancias elevadas; y que lo hacía en mayor proporción a medida que el participante mostraba más aversión a las pérdidas conductual y cuando la *ratio* ganancia-pérdida en la *mixed gamble* –la diferencia entre la posible ganancia y la posible pérdida– estaba más lejos de λ , el límite de decisión individual donde la probabilidad de aceptar o rechazar la apuesta es del 50-50%, es decir, cuando la situación implica una posible ganancia o pérdida muy clara. Además, durante la tarea, también mostraron activación otras regiones, como el lóbulo parietal inferior, el giro temporal superior y el giro angular, habitualmente asociadas con tareas de cálculo.

Charpentier et al [37] indagaron sobre el papel de las emociones durante la *50/50 mixed gamble task* y mostraron estímulos de distinta naturaleza emocional a 13 mujeres y 15 hombres sanos, justo antes de participar en la tarea. El estudio fue realizado con RMf y mostró, por un lado, que la amígdala y el estriado son más sensibles ante las pérdidas que ante las ganancias, en consonancia con la aversión a las pérdidas neural ya observada en otros estudios, y por otro, que ante la presencia de estímulos emocionales (positivos o negativos) se observa una mayor actividad en la amígdala y ésta correlaciona con una mayor conducta de aversión a las pérdidas, aunque sólo en sujetos con baja ansiedad. Sin embargo, esa misma correlación, sin tener en cuenta los niveles de ansiedad de los sujetos, también la hallaron Sokol-Hessner et al [38]. Estos autores analizaron la influencia de las emociones o,

Tabla. Características de los estudios revisados.

	Muestra	Metodología	Resultados
Tom et al [12]	16 participantes sanos (9 M y 7 H); edad: $22 \pm 2,9$ años	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA mediante regresión logística según las respuestas, BOLD en la RMf	↑ CPFVM, estriado ventral y dorsal, asociada a ganancias ↓↓↓ asociada a pérdidas; correlaciona con LA
De Martino et al [35]	Dos participantes con lesiones bilaterales y simétricas en la amígdala y 12 sujetos control (6 y 6, adaptados para asemejarse en edad, sexo y educación a los respectivos pacientes)	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA con estimación del coeficiente λ a partir de modelo de regresión según las respuestas	Con lesión en la amígdala, ↓↓↓ LA Sin diferencias en aversión al riesgo
Chib et al [32]	18 participantes sanos y diestros (7 M y 11 H) entre 19 y 35 años	Tarea <i>Loss aversion</i> : VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA con análisis paramétrico Tarea <i>Risk aversion</i> : VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> de ganancia segura VD: aversión al riesgo con análisis paramétrico Tarea motora: VI: incentivos VD: rendimiento, BOLD en la RMf	Descenso del rendimiento ante incentivos altos (100 \$) correlaciona con ↓ estriado durante la tarea
Fukunaga et al [33]	16 participantes sanos (8 M y 8 H) entre 18 y 23 años	VI: incrementos de dinero, probabilidad de explotar el globo en la <i>balloon analogue risk task</i> VD: BOLD en la RMf, aversión al riesgo en función del globo en que dejan de inflar	Si deciden parar de inflar, ↑ ACC e ínsula anterior en el momento de decidir conforme ↑ probabilidad de explosión, consistente con LA; también efecto inverso ↑ CPFVM cuando deciden inflar
Barkley-Levenson et al [39]	16 adultos sanos y diestros (9 M y 7 H); edad: $28,1 \pm 1,8$ años 19 adolescentes sanos y diestros (10 M y 9 H); edad: $15,5 \pm 1,3$ años	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA mediante regresión logística en base a respuestas, BOLD en la RMf	Sin diferencias significativas en LA entre adolescentes y adultos Sin diferencias neurales en el mecanismo de aceptación de la apuesta Diferencias en el mecanismo de rechazo: ↑ en el circuito frontoestriatal de adolescentes respecto a adultos
Canessa et al [31]	56 participantes sanos, diestros: 29 M ($24,91 \pm 3,9$ años) y 27 H ($24,78 \pm 4,44$ años)	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: BOLD en la RMf, LA mediante función psicométrica logística según las respuestas	↑ Estriado ventral izquierdo y corteza frontomedial posterior para anticipación de ganancias y ↓↓↓ para pérdidas Proceso inverso en ínsula posterior derecha y opérculo parietal ↑ de amígdala derecha y putamen en anticipación de pérdidas, correlaciona con LA
Sokol-Hessner et al [38]	40 participantes sanos (24 M y 16 H); edad: $20,2 \pm 1,7$ años	VI: condición 'atención' y condición 'regulación', dinero en juego, resultado en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA calculando coeficiente λ con modelo matemático, BOLD en la RMf	Correlación positiva entre LA y la actividad de la amígdala ante las pérdidas Correlación entre el éxito regulándose ante la apuesta y ↓ amígdala ante las posibles pérdidas Al reevaluar las apuestas, ↑ BOLD en la CPFDL, la CPFVM y el estriado
Chandrasekhar Pammi et al [41]	20 participantes: 10 sanos (4 M y 6 H), edad: $27,5 \pm 2,41$; y 10 con depresión (2 M y 8 H), edad: $31,9 \pm 7,5$	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> (versión reducida) VD: coeficiente LA (λ) computado según las respuestas, tiempo de reacción para responder, BOLD en la RMf	↑ LA y en pacientes con depresión respecto a controles ↑ aversión al riesgo en sujetos control respecto a pacientes Ambos grupos comparten la red estriado ventral derecho, CPFVM y amígdala derecha para la función del valor, pero ↑ ATV en pacientes respecto a controles para LA neural
Foti et al [42]	84 participantes (46 H y 38 M)	VI: tres probabilidades de recompensa (0, 0,5 o 1), resultado –ganancia de 20 \$ o pérdida de 10 \$– en la <i>monetary gambling task</i> escogiendo entre dos puertas VD: <i>feedback-related negativity</i> (FRN) con EEG ante el resultado al seleccionar la puerta	En resultados predecibles, ↑ delta En resultados en 50/50, ↑ delta para ganancias en el estriado y ↑ theta para pérdidas en la ACC

Tabla. Características de los estudios revisados (cont.).

	Muestra	Metodología	Resultados
Gelskov et al [36]	16 H sanos y diestros entre 26 y 32 años	VI: magnitud de la <i>ratio</i> ganancias-pérdidas en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: BOLD en la RMf, LA con el límite de decisión individual (λ) donde la probabilidad de aceptar-rechazar la apuesta es 50-50%	↑ amígdala tanto en potenciales pérdidas como ganancias elevadas; ↑↑↑ cuanto más LA muestra el sujeto y cuando la <i>ratio</i> del <i>mixed gamble</i> está más lejos de λ ↑ lóbulo parietal inferior, giro temporal superior y giro angular durante la tarea
Charpentier et al [37]	28 participantes sanos (13 M y 15 H) entre 19 y 47 años	VI: tipo de estímulo emocional, dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA con estimación paramétrica según las respuestas, aversión al riesgo con análisis paramétrico, BOLD en la RMf, ansiedad rasgo con <i>State-trait anxiety inventory</i> , depresión con BDI	La amígdala y el estriado ventral rastrean más fuerte las pérdidas que las ganancias, y ↑↑↑ amígdala con la emoción (positiva o negativa) ↑ LA ante estímulos acompañados de emoción sólo en sujetos con baja ansiedad, correlaciona con ↑ conectividad entre la amígdala y el estriado
Markett et al [34]	41 participantes sanos (37 M y 4 H); edad: 22,14 ± 3,46 años: 36 diestros, 3 ambidiestros y 2 zurdos	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA calculando el coeficiente λ con modelo de regresión binaria logística, volumen de sustancia gris con VBM en la RM	Correlación negativa entre LA y la sustancia gris en la ínsula posterior bilateral
Canessa et al [18]	57 participantes sanos (25 M y 32 H); edad: 23,8 ± 1,8 años, diestros	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: BOLD en la RMf (en reposo y en tarea), LA con función psicométrica logística según las respuestas	Correlación significativa entre el patrón de actividad en el estriado ventral izquierdo y la ínsula posterior derecha durante el reposo y LA
Chandrasekhar Pammi et al [44]	15 participantes sanos y diestros (10 M y 5 H), entre 18 y 30 años	VI: dinero en juego, aleatoriedad-contingencia de los resultados en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: coeficiente LA mediante análisis paramétrico, BOLD en la RMf, tiempo de respuesta	↑ LA en situación de contingencia ante pérdidas económicas Red neural LA que involucra al estriado bilateral, la amígdala y CC dorsal anterior tanto en situación de contingencia como aleatoria ↑ CPFV, corteza somatosensorial primaria y corteza occipital superior ante pérdidas contingentes respecto aleatorias
Engelmann et al [26]	19 pacientes con DM sin medicar (9 M y 10 H) y 23 participantes sanos (9 M y 16 H) entre 18 y 60 años	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA calculando el coeficiente λ con modelo de regresión según las respuestas, BOLD en la RMf	No hay diferencia en LA entre pacientes con DM y sujetos sanos Alterado el circuito ínsula anterior, CPFVM y estriado en pacientes con DM, codificando sólo las pérdidas
Genauck et al [27]	H, diestros; 19 jugadores patológicos (32,9 ± 10 años), 15 con dependencia al alcohol (45,4 ± 10,2 años) y 17 controles sanos (38,8 ± 11,5 años)	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA mediante análisis paramétrico, BOLD en la RMf	↓ LA en jugadores patológicos y en dependencia al alcohol respecto a controles sanos En dependencia al alcohol, ante pérdidas, ↑ CPFDL y CPFVL respecto controles sanos, en quienes incluso se desactivan En jugadores patológicos, ↑ conectividad funcional en circuito amígdala-regiones frontales para ganancias y ↓ conectividad para pérdidas, respecto controles sanos
Kokmotou et al [43]	29 participantes sanos (14 M y 15 H); edad: 22,5 ± 3,6 años, 4 zurdos	Tarea 1: <i>monetary gamble task</i> VI: condición certidumbre frente a incertidumbre (50/50) en la apuesta, dinero en juego VD: estimación paramétrica de LA según las respuestas Tarea 2: <i>uncertain monetary gambles</i> VI: dinero en juego, resultado de apuesta VD: <i>feedback-related negativity</i> (FRN) con EEG ante el resultado	Ante resultado de pérdida, ↑ OFC bilateral, CPFVM, PCC y corteza temporal medial derecha en individuos con mayor nivel de LA
Duke et al [21]	41 participantes sanos (23 M y 18 H); edad: 22,8 ± 4,33 años	VI: dinero en juego en 50/50 <i>mixed gambles</i> VD: LA calculando el coeficiente λ con modelo de regresión binaria logística, registro de EEG en reposo y durante la tarea	↑ regiones centrales y posteriores del hemisferio derecho (respecto al izquierdo) durante el reposo correlacionan con ↑ LA Asimetría en hombres (↑ regiones posteriores) y mujeres (↑ en regiones centrales)

↑: mayor actividad/hay más; ↓: menor actividad/hay menos; ACC: corteza cingulada anterior; ATV: área tegmental ventral; BDI: inventario de depresión de Beck; BOLD: actividad en función del nivel de oxígeno en a sangre; CC: corteza cingulada; CPFDL: corteza prefrontal dorsolateral; CPFV: corteza prefrontal ventral; CPFVL: corteza prefrontal ventrolateral; CPFVM: corteza prefrontal ventromedial; DM: depresión mayor; EEG: electroencefalograma; H: hombres; LA: aversión a las pérdidas conductual; M: mujeres; OFC: corteza orbitofrontal; PCC: corteza cingulada posterior; RMf: resonancia magnética funcional; VBM: morfometría basada en voxel; VD: variables dependientes; VI: variables independientes.

más concretamente, cómo influye la capacidad de regularlas antes de tomar una decisión en la *50/50 mixed gamble task*. Se escaneó con RMf a 24 mujeres y 16 hombres sanos mientras realizaban apuestas sin recibir indicaciones, o bajo la indicación de regular sus emociones antes de responder, y se observó que la disminución en la actividad de la amígdala correlacionaba con el éxito en dicha regulación. Además, tras autorregularse, se encontró una mayor actividad en la corteza prefrontal dorsolateral, la corteza prefrontal ventromedial y el estriado, áreas cuya activación parece relacionarse con el procesamiento de las ganancias y que podrían indicar que se ha producido una reevaluación de la apuesta, es decir, que habría pasado de considerarse como una posible pérdida a una posible ganancia.

Hasta ahora, los resultados mencionados se han hallado en población adulta sana, pero Barkley-Levenson et al [39] se preguntaron si, en población adolescente, caracterizada generalmente por una mayor impulsividad y asunción de riesgos, serían consistentes. Para intentar responder a la pregunta, compararon mediante RMf a nueve mujeres y siete hombres adultos con diez mujeres y nueve hombres adolescentes, y observaron que no existían diferencias conductuales en la aversión a las pérdidas, así como en el circuito neural implicado en la aceptación de las apuestas en la *50/50 mixed gamble task*; sin embargo, éstas sí aparecían cuando ambos grupos decidían rechazar la apuesta, teniendo los adolescentes una mayor actividad en el circuito frontoestriatal respecto a los adultos.

También, se realizaron dos estudios para comparar si existían diferencias entre población sana y pacientes con depresión, quienes presentan una visión más negativa del mundo [40]. Chandrasekhar Pammi et al [41] compararon a 10 sujetos sanos (cuatro mujeres y seis hombres) y 10 con depresión (dos mujeres y ocho hombres) mediante RMf y una versión reducida de la tarea *50/50 mixed gamble*. Encontraron que los pacientes con depresión presentaban mayor conducta de aversión a las pérdidas que los sujetos control, mientras que éstos tenían mayor aversión al riesgo que los pacientes; en ambos grupos aparecía la ya mencionada red neural para llevar a cabo la valoración de la apuesta –incluyendo el estriado ventral derecho, la corteza prefrontal ventromedial y la amígdala derecha–, pero respecto a los sujetos control, los pacientes con depresión mostraban una mayor actividad del área tegmental ventral. Sin embargo, Engelmann et al [26], utilizando un procedimiento similar con nueve mujeres y 10 hombres con depresión, y nueve mujeres y 16 hombres sanos, no encontraron diferen-

cias conductuales en aversión a las pérdidas, aunque sí señalaron que los pacientes con depresión mostraban alteraciones en el circuito neural que involucraba a la ínsula anterior, a la corteza prefrontal ventromedial y al estriado, codificando sólo las pérdidas y no las ganancias.

Recientemente, Genauck et al [27] llevaron a cabo otra comparación, esta vez entre 17 controles sanos, 19 jugadores patológicos y 15 sujetos con dependencia al alcohol, todos ellos varones. Se les aplicó la tarea *50/50 mixed gamble* y fueron escaneados con RMf. Tanto los jugadores patológicos como los dependientes al alcohol mostraron menor aversión a las pérdidas conductual que los sujetos control. En los dependientes al alcohol se observó que, ante potenciales pérdidas, se activaba más la corteza prefrontal dorsolateral y la corteza prefrontal ventrolateral, regiones que en los sujetos sanos incluso se desactivan, en la línea de anteriores estudios [12,33]. Por otro lado, los jugadores patológicos mostraron alteración de la conectividad funcional en el circuito amígdala-regiones frontales, una mayor conectividad ante posibles ganancias y menor conectividad ante posibles pérdidas respecto a los sujetos controles. Según los autores, parece que estos sujetos procesan menos las pérdidas y valoran más la posible ganancia, algo que podría encontrarse en la base de su comportamiento patológico.

Como vemos, la mayoría de los resultados señalan con relativa consistencia el papel de las regiones frontales en la aversión a las pérdidas; sin embargo, Duke et al [21] señalan la poca atención recibida por el resto de áreas cerebrales, así como la necesidad de enfatizar en su estudio y ampliar las nociones que tenemos sobre este sesgo. Así, registrando la actividad electroencefalográfica de 23 mujeres y 18 hombres, en reposo y mientras aceptaban o rechazaban apuestas en la tarea *50/50 mixed gamble*, encontraron que, lejos de lo hallado hasta ahora, la mayor actividad en reposo de las regiones centrales y posteriores del hemisferio derecho –respecto al izquierdo– correlacionaba con la aversión conductual a las pérdidas. Se observaba una asimetría entre hombres y mujeres y se enfatizaban las regiones posteriores en los hombres y las centrales en las mujeres.

Debemos hacer hincapié en que los resultados expuestos hasta el momento, salvo los que se tomaron en reposo, se han obtenido durante el proceso de decisión de los sujetos, es decir, se trata de su actividad neural sin influencia del *feedback* que podría aportar el resultado (ganancia o pérdida) que conlleve su elección. Decimos esto porque algunos estudios han considerado otra forma de aversión a las pérdidas, concretamente, en respuesta a ese *feed-*

back positivo o negativo que supondrían los resultados obtenidos tras realizar la apuesta.

Así, Foti et al [42] utilizaron electroencefalogramas con 46 hombres y 38 mujeres para medir la *feedback-related negativity*, un potencial relacionado con eventos que es capaz de diferenciar entre resultados positivos y negativos. Los resultados podían obtenerse tras haber escogido entre dos puertas que tenían diferentes probabilidades: 0% de ganancia, 100% de ganancia o 50% de ganancia. En esta última opción, se observó una mayor actividad de ondas delta en el estriado cuando se recibía una ganancia, mientras que, ante resultados de pérdida, hubo una mayor actividad de ondas theta en la corteza cingulada anterior. En la misma línea, usando una tarea de apuestas monetarias que muestra el resultado tras la decisión que toman los participantes (14 mujeres y 15 hombres), Kokmotou et al [43] midieron su *feedback-related negativity* ante dicho resultado y observaron que, consistentemente, ante resultados de pérdida, había una mayor actividad en la corteza cingulada, aunque posterior; además, señalaron que lo mismo sucedía en la corteza orbitofrontal bilateral, la corteza prefrontal ventromedial y la corteza temporal medial derecha, especialmente cuanta más aversión conductual a las pérdidas manifestaban los sujetos. Chandrasekhar Pammi et al [44], mediante RMf, escanearon a 10 mujeres y cinco hombres sanos mientras recibían los resultados tras sus apuestas en la tarea *50/50 mixed gamble*. Aunque los resultados siempre serían los mismos, en algunas ocasiones se dijo a los sujetos que dependerían de su decisión (situación contingente) y, en otras, serían aleatorios. Los resultados arrojan nuevamente evidencia de una red neural para la aversión a las pérdidas que involucra al estriado bilateral, la amígdala y la corteza cingulada dorsal anterior, tanto en la situación contingente como en la aleatoria; sin embargo, se observó una mayor aversión a las pérdidas cuando los participantes pasaron por la condición contingente. Además, ante resultados de pérdida contingente, aparece una mayor actividad en la corteza prefrontal ventral, la corteza somatosensorial primaria y la corteza occipital superior respecto a las pérdidas en condición de aleatoriedad.

Discusión

El sesgo de aversión a las pérdidas en contextos económicos se había contrastado desde el punto de vista conductual [21]. Con esta revisión, nuestro objetivo era analizar las evidencias aportadas desde

la neuroeconomía y comprobar si son consistentes con la existencia de un mecanismo neural de aversión a las pérdidas.

En primer lugar, la mayoría de las evidencias parecen señalar o ser compatibles con la existencia de un circuito neural que involucraría dos subsistemas opuestos y en interrelación a la hora de tomar decisiones [18,31,37].

El primer sistema, apetitivo [18], abarcaría principalmente el estriado y varias regiones frontales (entre las señaladas se encuentran la corteza prefrontal ventromedial, la corteza prefrontal dorsolateral, la corteza prefrontal ventrolateral y la corteza frontomedial posterior) [12,26,27,33,38,41], y se activaría ante posibles ganancias y se desactivaría en mayor proporción –respecto al nivel basal– ante posibles pérdidas, lo que podría evidenciar la aversión neural a las pérdidas [18,31]. Además, que este sistema se active ante ganancias podría ir en la línea de Hare et al [45] y Fukunaga et al [33], que relacionan el estriado con la anticipación y búsqueda de recompensas. El segundo sistema, aversivo [18], involucraría ante todo regiones del sistema límbico, destacando el papel de la amígdala y la ínsula posterior derecha –aunque también se mencionan en algunos estudios la ínsula anterior, el opérculo parietal y la corteza cingulada anterior– [33,34-38,46]. Estas regiones se activarían proporcionalmente más ante las pérdidas de lo que se desactivan ante las ganancias, lo que evidencia de nuevo un posible mecanismo neural de aversión a las pérdidas que además, en este caso, correlacionaría con la aversión conductual a las pérdidas [31]. Que estas regiones se activen ante posibles pérdidas podría tener sentido si consideramos que, habitualmente, se han venido relacionando con la respuesta a estímulos aversivos [47,48].

De este modo, la mayor desactivación del sistema apetitivo, junto con la mayor activación del sistema aversivo ante las pérdidas potenciales –respecto a las posibles ganancias–, parecería mostrar que las estructuras implicadas en estos sistemas tienen más sensibilidad hacia las pérdidas [37]. Este mecanismo neural, que parece correlacionar con la aversión conductual a las pérdidas [12,31], podría sustentar al sesgo propuesto por Kahneman y Tversky [11].

Sin embargo, la actividad de las distintas regiones involucradas en estos circuitos es más compleja de lo que hemos mencionado. Por ejemplo, si bien el estriado parecería activarse ante las ganancias, Chib et al [32] muestran que la relación no sería siempre lineal al encontrar que, ante incentivos muy altos que dependen del rendimiento en una tarea motora, el estriado se desactiva. Los autores seña-

lan que tal vez se deba a que, llegado un punto, el incentivo sería tan alto que supondría más una presión por miedo a no conseguirlo –convirtiéndose en una posible pérdida– que una recompensa. Esto podría implicar que la actividad del estriado estuviera modulada por otras regiones que llevasen a interpretar el incentivo como posible ganancia o pérdida en función de otros aspectos, como, por ejemplo, la dificultad de conseguirlo o la comparación con anteriores cuantías, en línea con la importancia del contexto que propone la teoría prospectiva [11].

Por otro lado, relacionar la activación de la amígdala únicamente con estímulos aversivos o amenazantes sería un planteamiento reduccionista. Es cierto que las lesiones en la amígdala parecen dificultar el procesamiento de estímulos aversivos y eliminar la conducta de aversión al riesgo [35]; sin embargo, algunos estudios comprobaron que esta estructura también se activaba ante estímulos emocionalmente positivos [37], como las ganancias elevadas [36]. De hecho, como señalan Gelskov et al [36], la mayor activación de la amígdala se encontraba ante posibles ganancias o pérdidas que eran muy evidentes, lo que tal vez sirve de mecanismo heurístico que acelera la toma de decisiones, bien aceptando, bien rechazando la apuesta según el caso. Esto podría vincular la amígdala con los planteamientos de Kahneman [16] sobre el pensamiento rápido e intuitivo (sistema 1). Además, como indican Sokol-Hessner et al [38], cuando las personas ponen atención a sus emociones y se autorregulan antes de apostar, podrían modificar la actividad de la amígdala y activar más las regiones frontales y el estriado, reevaluando la apuesta y tomando mejores decisiones. Estos resultados irían en consonancia con el otro sistema de pensamiento, más lento y consciente (sistema 2), que planteaba Kahneman [16].

Quizás por esta complejidad aún no esté completamente claro cómo interactúan los sistemas apetitivo y aversivo. De Martino et al [35] proponían la posibilidad de que la amígdala, en respuesta a información amenazante (pérdidas), enviase señales al estriado y a las regiones frontales que constituirían un circuito de valoración y, finalmente, decantaría la respuesta. Otros autores, como Tom et al [12], incluso descartaban el papel de dos sistemas al no encontrar activación alguna en la amígdala o la ínsula, aunque como señalan De Martino et al [35], esto podría deberse a que en sus experimentos utilizaron pérdidas demasiado bajas como para involucrar a estas regiones. Por su parte, Canessa et al [18] aportan la hipótesis más reciente y que parece más plausible en vista de los datos actuales: tanto el estriado como la amígdala responderían activándose

se o desactivándose a diferentes intensidades ante ganancias-pérdidas y mandarían sus distintas señales a las regiones frontales, donde se realizaría un análisis de coste-beneficio [49] del que resultaría la toma de decisión.

Este papel de las regiones frontales podría sustentarse en los resultados de Genauck et al [27], quienes encontraban alterada la conectividad con otras áreas y su funcionamiento en jugadores patológicos y dependientes al alcohol. Ambas patologías, quizá por la incapacidad que las regiones frontales tendrían de integrar adecuadamente el resto de señales, muestran una menor aversión a las pérdidas, que a su vez podría relacionarse con su comportamiento patológico, no dejando de consumir o de jugar. Además, Barkley-Levenson et al [39], al comparar adultos con adolescentes, de quienes se presupone habitualmente una mayor impulsividad, no encontraron diferencias en la aversión conductual a las pérdidas ni en el circuito neural implicado en la aceptación de una apuesta. Sin embargo, cuando la rechazaban, los adolescentes mostraron una mayor actividad de las regiones frontoestriales. Esto podría indicar que los adolescentes tienen la tendencia a interpretar como posibles recompensas incluso las apuestas que rechazan, pero también podríamos considerarlo como un mayor esfuerzo de las regiones frontales en afán de autocontrolarse y no terminar apostando. Por tanto, estas evidencias apoyarían la hipótesis de Canessa et al [18]; sin embargo, sería necesario indagar sobre el mecanismo de interacción para aclarar su funcionamiento.

Estos mismos autores [18] han mostrado evidencias de la posibilidad de que el mecanismo neural implicado en la aversión a las pérdidas no sea una mera respuesta ante algunos estímulos, sino que constituya un patrón neural estable incluso en reposo, capaz de predecir la tendencia del individuo en la aversión a las pérdidas conductual. La posibilidad de que exista este patrón abre la puerta a planteamientos interesantes. Por ejemplo, Chandrasekhar Pammi et al [41] señalaron que en los pacientes con depresión intervendrían las mismas regiones que en las personas sanas a la hora de valorar una apuesta; sin embargo, como indican Engelmann et al [26], por algún motivo sólo codificarían las pérdidas. Si se indagase en la línea de Canessa et al [18], tal vez podría encontrarse un patrón neural estable que predijera este procesamiento sesgado, a modo de endofenotipo, que quizá podría hallarse en la base de las distorsiones cognitivas de la depresión [40].

Hasta ahora hemos mencionado la implicación de las regiones frontales, el estriado, la amígdala y la ínsula en el sesgo de aversión a las pérdidas; no

obstante, que estas estructuras parezcan las más relevantes no implica olvidar el resto del cerebro. De hecho, Duke et al [21], en la línea de Canessa et al [18], señalan que la actividad basal de las regiones centrales y posteriores del hemisferio derecho predeciría la aversión a las pérdidas durante las apuestas. Además, esta actividad sería asimétrica entre hombres y mujeres, lo que lleva a pensar que tal vez las diferencias de sexo que hasta ahora se habían encontrado en el ámbito conductual [50], pero que apenas se han señalado en la aversión neural a las pérdidas, se deban a la implicación de otras regiones cerebrales poco estudiadas.

Tras analizar los resultados, debemos aclarar que no es lo mismo medir la aversión a las pérdidas en pleno proceso de decisión que medirla como respuesta ante la obtención de un resultado negativo [33]. Por ello, sería conveniente indagar sobre esta otra concepción de aversión a las pérdidas. Tres estudios en esta línea se incluyeron en la revisión [42-44] y, como muestran los resultados, aunque seguirían apareciendo algunas regiones similares (amígdala, corteza cingulada, regiones frontales), su funcionamiento parece diferente y, además, se añaden otras, como la corteza somatosensorial primaria o la occipital, que no habían sido destacadas en la aversión durante la toma de decisiones. Esto podría plantear la duda de si se tratan de fenómenos distintos o son dos dimensiones del mismo sesgo, abriendo una futura línea de investigación. Otras líneas podrían ir orientadas a estudiar la posible implicación de la aversión a las pérdidas como endofenotipo en trastornos como la depresión, indagar sobre las posibles diferencias de sexo, sobre su relación con la aversión al riesgo o sobre si existen diferencias al estudiarla en otros contextos no económicos.

Para terminar, debemos mencionar que este trabajo no está exento de limitaciones que se podrían mejorar. En primer lugar, la especificidad de la tarea económica utilizada en casi todos los experimentos podría limitar la validez ecológica de los resultados analizados. Por otra parte, la corta vida de la neuroeconomía y el alto precio de las técnicas de neuroimagen y neurofisiológicas hacen que, aún hoy, no existan demasiados estudios, y que éstos, por lo general, contengan muestras limitadas que podrían poner en duda la fiabilidad y la validez de las conclusiones.

En conclusión, tras el esfuerzo por integrar los resultados analizados en este trabajo, parece bastante plausible afirmar que el sesgo de aversión a las pérdidas durante la toma de decisiones se vería sustentado por una base neural reflejada consistentemen-

te a lo largo de la bibliografía científica en favor de la teoría prospectiva [11]. Si bien falta claridad en cuanto a su funcionamiento e interacción, y surgen dudas acerca de si es un patrón estable [18] o una respuesta dependiente de estímulos, lo que sí parece evidente es la implicación de estructuras como el estriado, las regiones frontales, la amígdala y la ínsula como mediadoras en la aparición del sesgo.

Bibliografía

1. Quintanilla I, Bonavía T. Psicología y economía. Valencia: Universitat de València; 2005.
2. Mullainathan S, Thaler RH. Behavioral economics. *Natl Bur Econ Res* 2000; 3: 12.
3. Thaler RH. Behavioral economics: past, present and future. *Am Econ Rev* 2016; 106: 1577-600.
4. Simon HA. A behavioral model of rational choice. In Simon HA, ed. *Models of man*. London: John Wiley & Sons; 1961.
5. Morgan MS. Economic man as model man: ideal types, idealization and caricatures. *J Hist Econ Thought* 2006; 28: 1-27.
6. Bermejo PE, Dorado R, Zea-Sevilla MA, Sánchez V. Neuroanatomía de las decisiones financieras. *Neurología* 2011; 26: 173-81.
7. Bermejo PE. Burbujas financieras y crisis económicas. Una aproximación desde la neurociencia. *Kranion* 2012; 9: 11-6.
8. Pascale R, Pascale G. Toma de decisiones económicas: el aporte cognitivo en la ruta de Simon, Allais y Tversky y Kahneman. *Ciencias Psicológicas* 2007; 1: 149-70.
9. Simon HA. A behavioral model of rational choice. *Q J Econ* 1955; 69: 99-118.
10. Gigerenzer G. *Rationality for mortals. How people cope with uncertainty*. Oxford: Oxford University Press; 2008.
11. Kahneman D, Tversky A. Prospect theory: an analysis of decision under risk. *Econometrica* 1979; 47: 263-91.
12. Tom SM, Fox CR, Trepel C, Poldrack R. The neural basis of loss aversion in decision-making under risk – supporting material. *Science* 2007; 315: 515-8.
13. Hernández-Cervantes JL. *Heurísticas y racionalidad acotada. Hacia una concepción pluralista del agente racional [tesis]*. México DF: Universidad Nacional Autónoma de México; 2012.
14. Glimcher PW, Camerer CF, Fehr E, Poldrack RA. *Neuroeconomics. Decision making and the brain*. San Diego: Academic Press; 2009.
15. Thaler R. Mental accounting and consumer choice. *Marketing Science* 1985; 4: 199-214.
16. Kahneman D. Mapas de racionalidad limitada: psicología para una economía conductual. Discurso pronunciado en el acto de entrega del premio Nobel de Economía 2003. *RAE Revista Asturiana de Economía* 2003; 28: 181-225.
17. Kahneman D, Knetsch J, Thaler R. The endowment effect, loss aversion, and status quo bias: anomalies. *J Econ Perspect* 1991; 5: 193-206.
18. Canessa N, Crespi C, Baud-Bovy G, Dodich A, Falini A, Antonellis G, et al. Neural markers of loss aversion in resting-state brain activity. *Neuroimage* 2017; 146: 7-65.
19. Sokol-Hessner P, Hsu M, Curley NG, Delgado MR, Camerer CF, Phelps EA. Thinking like a trader selectively reduces individuals' loss aversion. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2009; 106: 5035-40.
20. Stancak A, Xie Y, Fallon N, Bulting P, Giesbrecht T, Thomas A, et al. Unpleasant odors increase aversion to monetary losses. *Biol Psychol* 2015; 107: 1-9.
21. Duke E, Schnuerch R, Heeren G, Reuter M, Montag C, Markett S. Cortical alpha asymmetry at central and posterior –but not anterior– sites is associated with individual differences in behavioural loss aversion. *Pers Individ Dif* 2018; 121: 206-12.
22. Haigh MS, List JA. Do professional traders exhibit myopic loss aversion? An experimental analysis. *J Finance* 2005; 60: 523-34.

23. Jarrow R, Zhao F. Downside loss aversion and portfolio management. *Manage Sci* 2006; 52: 558-66.
24. Berejikian JD, Early BR. Loss aversion and foreign policy resolve. *Polit Psychol* 2013; 34: 649-71.
25. Viswanathan V, Lee S, Gilman JM, Kim BW, Lee N, Chamberlain L, et al. Age-related striatal BOLD changes without changes in behavioral loss aversion. *Front Hum Neurosci* 2015; 9: 1-12.
26. Engelmann JB, Berns GS, Dunlop BW. Hyper-responsivity to losses in the anterior insula during economic choice scales with depression severity. *Psychol Med* 2017; 47: 2879-91.
27. Genauck A, Quester S, Wüstenberg T, Mörsen C, Heinz A, Romanczuk-Seiferth N. Reduced loss aversion in pathological gambling and alcohol dependence is associated with differential alterations in amygdala and prefrontal functioning. *Sci Rep* 2017; 7: 1-11.
28. Moher D, Liberati A, Tetzlaff J, Altman DG; Prisma Group. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: the PRISMA statement. *PLoS Med* 2009; 6: e1000097.
29. Urrutia G, Bonfill X. La declaración PRISMA: un paso adelante en la mejora de las publicaciones de la *Revista Española de Salud Pública*. *Rev Esp Salud Publica* 2013; 87: 99-102.
30. Rick S. Losses, gains, and brains: neuroeconomics can help to answer open questions about loss aversion. *J Consum Psychol* 2011; 21: 453-63.
31. Canessa N, Crespi C, Motterlini M, Baud-Bovy G, Chierchia G, Pantaleo G, et al. The functional and structural neural basis of individual differences in loss aversion. *J Neurosci* 2013; 33: 14307-17.
32. Chib VS, De Martino B, Shimojo S, O'Doherty JP. Neural mechanisms underlying paradoxical performance for monetary incentives are driven by loss aversion. *Neuron* 2012; 74: 582-94.
33. Fukunaga R, Browna J, Bogg T. Decision making in the Balloon Analogue Risk Task (BART): anterior cingulate cortex signals loss-aversion but not the infrequency of risky choices. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2012; 12: 479-90.
34. Markett S, Heeren G, Montag C, Weber B, Reuter M. Loss aversion is associated with bilateral insula volume. A voxel based morphometry study. *Neurosci Lett* 2016; 619: 172-6.
35. De Martino B, Camerer CF, Adolphs R. Amygdala damage eliminates monetary loss aversion. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2010; 107: 3788-92.
36. Gelskov SV, Henningsson S, Madsen KH, Siebner HR, Ramsoy TZ. Amygdala signals subjective appetitiveness and aversiveness of mixed gambles. *Cortex* 2015; 66: 81-90.
37. Charpentier CJ, De Martino B, Sim AL, Sharot T, Roiser JP. Emotion-induced loss aversion and striatal-amygdala coupling in low-anxious individuals. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2016; 11: 569-79.
38. Sokol-Hessner P, Camerer CF, Phelps EA. Emotion regulation reduces loss aversion and decreases amygdala responses to losses. *Soc Cogn Affect Neurosci* 2013; 8: 341-50.
39. Barkley-Levenson EE, Van Leijenhorst L, Galván A. Behavioral and neural correlates of loss aversion and risk avoidance in adolescents and adults. *Dev Cogn Neurosci* 2013; 3: 72-83.
40. Beck A. Depression: causes and treatment. Philadelphia: University of Pennsylvania Press; 1967.
41. Chandrasekhar Pammi VS, Pillai Geethabhavan Rajesh P, Kesavadas C, Rappai Mary P, Seema S, Radhakrishnan A, et al. Neural loss aversion differences between depression patients and healthy individuals: a functional MRI investigation. *Neuroradiol J* 2015; 28: 97-105.
42. Foti D, Weinberg A, Bernat EM, Proudfit GH. Anterior cingulate activity to monetary loss and basal ganglia activity to monetary gain uniquely contribute to the feedback negativity. *Clin Neurophysiol* 2015; 126: 1338-47.
43. Kokmotou K, Cook S, Xie Y, Wright H, Soto V, Fallon N, et al. Effects of loss aversion on neural responses to loss outcomes: an event-related potential study. *Biol Psychol* 2017; 126: 30-40.
44. Chandrasekhar Pammi VS, Ruiz S, Lee S, Noussair CN, Sitaram R. The effect of wealth shocks on loss aversion: behavior and neural correlates. *Front Neurosci* 2017; 11: 237.
45. Hare TA, Camerer CF, Knoepfle DT, Rangel A. Value computations in ventral medial prefrontal cortex during charitable decision making incorporate input from regions involved in social cognition. *J Neurosci* 2010; 30: 583-90.
46. Brooks AM, Pammi VS, Noussair C, Capra CM, Engelmann JB, Berns GS. From bad to worse: striatal coding of the relative value of painful decisions. *Front Neurosci* 2010; 4: 176.
47. Schlund MW, Siegle GJ, Ladouceur CD, Silk JS, Cataldo ME, Forbes EE, et al. Nothing to fear? Neural systems supporting avoidance behavior in healthy youths. *Neuroimage* 2010; 52: 710-9.
48. LeDoux J. Rethinking the emotional brain. *Neuron* 2012; 73: 653-76.
49. Croxson PL, Walton ME, O'Reilly JX, Behrens TE, Rushworth MF. Effort-based cost-benefit valuation and the human brain. *J Neurosci* 2009; 29: 4531-41.
50. Schmidt U, Traub S. An experimental test of loss aversion. *J Risk Uncertain* 2002; 25: 233-49.

The neural bases of loss aversion in economic contexts: a systematic review according to the PRISMA guidelines

Introduction. Kahneman and Tversky's prospect theory has become the main model for the study of decision-making. One of its cornerstones, the loss aversion bias (greater sensitivity to losses than to gains), has been demonstrated from the behavioural perspective.

Aims. To analyse the evidence from neuroeconomics and check whether it is consistent with the existence of a neural mechanism of loss aversion.

Patients and methods. A systematic review was performed, following the PRISMA guidelines, of the empirical studies found in PubMed and ScienceDirect, a total of 18 studies being included altogether.

Results and conclusions. The results consistently point to the implication of two opposing neural systems in this bias: one appetitive, involving the striatum and the frontal regions, and one aversive, involving the amygdala and the insula, which interact with each other when it comes to making a decision about different monetary bets and display a higher sensitivity towards losses. Although their functioning is not yet clear, what does seem evident is that the consistent involvement of these structures lends support to prospect theory and the limited rationality approach.

Key words. Decision-making. Economic psychology. Loss aversion. Neuroeconomics. Neuroscience. Prospect theory. Systematic review.