

Burbujas financieras y crisis económicas. Una aproximación desde la neurociencia

P.E. Bermejo

Resumen

La neuroeconomía es una nueva disciplina que tiene como objetivo estudiar los diferentes procesos cerebrales implicados en la toma de decisiones, sobre todo económicas, que ha adquirido un enorme avance en los últimos años. El objetivo de este artículo es realizar una revisión de la bibliografía sobre los diferentes mecanismos cerebrales implicados en la toma de decisiones económicas a lo largo de los ciclos económicos y bursátiles. La toma de decisiones económicas se basa en el equilibrio entre el sistema de recompensa cerebral y el de aversión a la pérdida, el cual puede verse alterado por determinadas estructuras que se activan en fases determinadas del ciclo como la amígdala, la ínsula, la corteza prefrontal medial, las cortezas cinguladas anterior y posterior y el área tegmental ventral. El desarrollo de las modernas técnicas de neuroimagen y la necesidad creada para explicar las diferencias entre la economía teórica y la real, acrecentada por la coyuntura económica actual, auguran un importante desarrollo de la neuroeconomía en el futuro. Los neurólogos deberíamos definir nuestro papel en esta nueva disciplina, dada la posición de privilegio de nuestra especialidad.

Palabras clave: Amígdala. Área prefrontal medial. Ciclo económico. Corteza orbitofrontal. Ínsula. Neuroeconomía. Sistema de recompensa cerebral.

Abstract

Neuroeconomics is a new discipline that studies the different brain processes involved in decision making, particularly related to economical decisions, that has experienced a huge advance in recent years. The aim of this paper is to carry out a review of the literature on the different cerebral mechanisms involved in financial decision making throughout stock and economic cycles. The decision making process is based on the balance between brain reward and loss-aversion systems, which may be altered by different cerebral structures that will be activated in the different stages of the economical cycle, such as the amygdale, the insula, the medial prefrontal cortex, the anterior and posterior cingulated cortex, and the ventral segmental area. The development of new neuroimaging techniques and the recently created need for explaining the differences between theoretical and real economics, increased by the current economic situation, augur an important development of neuroeconomics in the near future. As neurologists, we should define our role in this interdisciplinary science, given the privileged position of our specialty. (Kranion. 2012;9:11-6)

Corresponding autor: Pedro Emilio Bermejo, pedro.bermejo.v@gmail.com

Key words: Amygdale. Medial prefrontal cortex. Economic cycle. Orbitofrontal cortex. Insula. Neuroeconomics. Reward system.

INTRODUCCIÓN

En los últimos años hemos visto cómo la neurociencia ocupa un papel cada vez más importante en la explicación de fenómenos comunes y cómo tiende a combinarse con otras disciplinas. Todo esto ha surgido desde que en la década de 1990 se celebrara con éxito la llamada «década del cerebro», que dejaba claro el papel del sistema nervioso central en la regulación de todas las funciones del organismo y de las distintas actividades humanas. De este modo, hemos asistido a la aparición de nuevas disciplinas como la neuropsicología, la neuroética, el neuromarketing, la neuroetología, la neurofilosofía, la neuroteología, la neuropedagogía, la neuroestética o incluso la neuromagia, con las consiguientes críticas al abuso de la palabra *neuro*¹. Desde esta nueva perspectiva, no es de extrañar que la neuroeconomía, como nueva disciplina encargada de estudiar la toma de decisiones, haya surgido en los últimos años, tratando de aplicar los conocimientos sobre el funcionamiento del cerebro humano a la economía, sobre todo en lo referente a cómo se toman las decisiones financieras, aunque sin olvidar que estamos ante otra de las caras de la neurociencia.

La neuroeconomía surge de la necesidad de explicar la ineficiencia del mercado y las incongruencias de las teorías económicas clásicas que explican la economía como una ciencia exacta, racional y explicable mediante las matemáticas y con un riguroso equilibrio entre la oferta y la demanda. Las numerosas burbujas financieras y crisis económicas que han existido y que se han olvidado, la crisis actual y las que están por llegar ponen en entredicho la eficiencia del mercado y ponen de manifiesto las enormes diferencias entre la economía real y las reglas teóricas que utilizamos para estudiarla². El origen de la neuroeconomía tiene su precedente en una corriente de pensamiento de la década de 1990, durante la década del cerebro, denominada economía del comportamiento, que consideraba que nuestras decisiones económicas eran más emocionales y menos racionales de lo que inicialmente se pensaba, si bien, a partir de la llegada de las modernas técnicas de neuroimagen, sobre todo de la resonancia magnética funcional, y de la consecución del Premio Nobel de Economía de 2002 por el psicólogo Daniel Kahneman, se instauró el término *neuroeconomía* y el desarrollo propiamente dicho de esta especialidad^{3,4}. Por otro lado, el creciente interés de la sociedad en esta disciplina, el desarrollo de técnicas de estudio cerebral cada vez más potentes, la reciente creación de agrupaciones (Asociación Española de Neuroeconomía [ASOCENE], Association for Neuropsychoeconomics o Society for Neuroeconomics), el incremento de centros de investigación que incluyen este tipo de investigaciones y la coyuntura económica actual auguran un importante futuro de esta disciplina en los años venideros.

El objetivo de este artículo es revisar, según los últimos avances en neuroeconomía y el conocimiento de las estructuras cerebrales implicadas en la toma de decisiones económicas⁵, el papel que la neurociencia juega en las burbujas bursátiles y las crisis económicas.

CICLOS ECONÓMICOS

La crisis económica actual nos parece algo único, de la que no hay precedentes y que será la única crisis que viviremos, pero no podemos estar más lejos de la realidad.

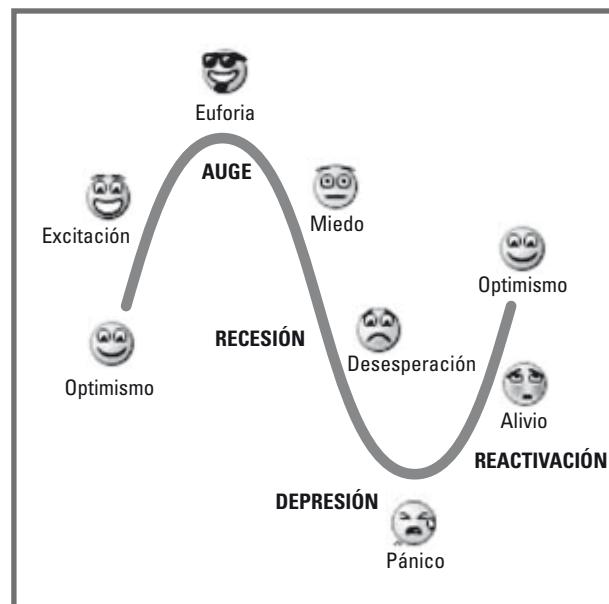


FIGURA 1. Fases de los ciclos económicos y estado psicológico de los inversores.

La economía es cíclica, con períodos de auge y de depresión, en los que se alternan períodos de boyante actividad económica que dan lugar a burbujas financieras y momentos de depresión con crisis económicas y pánicos bursátiles. Desde el siglo XIX, los economistas se impresionaban por las caídas que se producían cada varios años y de forma cíclica en la economía. En 1916, Juglar⁶ demostró que las crisis no eran fenómenos aislados, sino parte de una fluctuación cíclica de la actividad comercial bursátil e industrial, y que los períodos de prosperidad y crisis se seguían unos a otros. Cada ciclo económico consta de varias fases, cada una de ellas ligada a un determinado estado psicológico de los inversores (Fig. 1) y a la activación de determinadas estructuras cerebrales.

Auge

Supone el punto más elevado del ciclo económico y coincide con una serie de rigideces en el mercado, como la subida de tipos de interés, que bloquean el crecimiento de la economía. Esta se encuentra en el punto más alto y empiezan a producirse señales de cambio de ciclo, ya que la bolsa está cara. Desde el punto de vista psicológico, se vive un momento de euforia que hace que se ignoren las malas noticias y que no se perciba la creación de la burbuja.

Recesión

Constituye la fase descendente del ciclo y viene acompañada de una caída en la inversión, el empleo y la producción. Si una recesión es particularmente rápida e intensa, se denomina crisis. Desde el punto de vista psicológico, se producen una serie de acontecimientos que impiden que se perciba lo que está ocurriendo. Se activan los mecanismos de defensa (negación, culpar a otros, búsqueda de soluciones

desesperadas...), que utilizamos para aceptar las malas noticias y que empleamos de forma errónea para tomar nuestras decisiones económicas. Por último, se llega a la depresión y a la posterior aceptación del estado real de la economía. Estos mecanismos de defensa, que nos pueden proteger frente a situaciones como afrontar una enfermedad terminal o la pérdida de un ser querido, pueden provocar grandes catástrofes económicas.

Depresión

Supone el punto más bajo del ciclo económico y se caracteriza por un nivel alto de desempleo y una baja demanda por parte de los consumidores. Aparece el pánico, se ha aceptado la realidad de la crisis y la gente no quiere saber nada del mercado de valores, que suele constituir en este momento una gran oportunidad^{7,8}.

Reactivación o recuperación

Constituye la nueva fase ascendente del ciclo. En la primera fase se recuerda la última crisis y existen muy pocas operaciones en el mercado bursátil, del que no se quiere saber nada, mientras que en la segunda fase la bolsa sube con fuerza, se vuelve a hablar de ella en los medios de comunicación, vuelve el optimismo y se prepara el terreno para la siguiente burbuja y *crack* bursátil.

Cada una de estas fases del ciclo económico se asocian a la activación y predominio de ciertas estructuras cerebrales que sesgan nuestra toma de decisiones y que se comentarán a continuación.

MESETA DEL MERCADO BURSÁTIL. EFFECTO MANADA Y TENDENCIA A LA PREDICCIÓN

La fase de meseta o de auge constituye el punto más alto del ciclo económico y es cuando empiezan a producirse señales de cambio de ciclo. Existen determinadas estructuras cerebrales que alteran la percepción de esta realidad haciendo que se ignoren las malas noticias, dificultando la percepción de la burbuja. En este punto continúan activadas todas las estructuras cerebrales que hacen que imitemos a los demás y sigamos «comprando» cuando, en realidad, deberíamos cambiar de estrategia. Esta tendencia a seguir a los demás recibe el nombre de «efecto manada» y su objetivo es buscar la seguridad aumentando el número de individuos⁹. Las estructuras cerebrales que facilitan el efecto manada, así como la tendencia a la predicción, otro factor que impide que nos percatemos del cambio de tendencia, se resumen a continuación.

Neuronas espejo

Las neuronas espejo se activan cuando un animal observa una determinada actividad en otro individuo, generalmente de su propia especie, así como cuando desarrolla una determinada actividad que está observando en otro. Se han identificado en varias especies animales, sobre todo en los primates y también en el ser humano. Estas neuronas se han hallado en el lóbulo frontal (en concreto, en la circunvolución frontal inferior) y en la región inferior del lóbulo parietal.

Estas neuronas están activas cuando los monos realizan alguna tarea y cuando observan esa misma tarea realizada por otro. Investigaciones desarrolladas con resonancia magnética cerebral, estimulación magnética transcraneal y electroencefalografía han encontrado evidencias de un sistema similar en el cerebro humano¹⁰. Se supone que estas neuronas desempeñan un papel importante dentro de las capacidades cognitivas ligadas al aprendizaje y la vida social^{11,12}. También parecen estar relacionadas con la empatía, la imitación y las conductas sociales^{13,14}.

Serotonina y comportamientos sociales

La serotonina parece estar implicada en la adquisición de numerosos comportamientos sociales. Este neurotransmisor procede del triptófano, aminoácido procedente de la dieta, y cuando este se elimina, los niveles de serotonina en el cerebro bajan. En los sujetos con dietas pobres en triptófano se ha comprobado un comportamiento más antisocial y un aumento de los intereses personales frente a los intereses del grupo^{12,15,16}. Se produce un descenso de la activación de la circunvolución cingular anterior y de la corteza orbitofrontal, lo que implica que las personas con niveles de serotonina bajos resultan menos influenciadas por el efecto manada.

Además, la serotonina se ha relacionado con la impulsividad, la toma de decisiones grupales no razonadas y la evitación de toda conducta en contra de los demás¹⁷. Por ello, este neurotransmisor parece jugar un claro papel en el hecho de que tomemos decisiones equivocadas en el momento más alto del ciclo económico.

Corteza insular anterior

Existen diversos estudios con resonancia magnética funcional que indican que la corteza insular anterior está relacionada con la empatía, la compasión y la adquisición de los comportamientos sociales. Se ha sugerido que la corteza insular anterior juega un importante papel en las emociones sociales y la toma de decisiones en circunstancias sociales complejas y con un marcado componente emocional, como la crisis económica actual¹⁸⁻²⁰.

Amígdala cerebral

La amígdala se ha relacionado con la toma de decisiones sociales^{21,22}. Cuando un individuo tiene una visión independiente y diferente de la de su grupo, se produce una intensa activación de la amígdala, lo que podría suponer una carga emocional negativa cuando se difiere de la ideología de la manada. Además, la amígdala parece ser necesaria para adquirir nuevas emociones (emociones anterógradas), pero no para recuperar los atributos emocionales antiguos (memoria retrógrada), de un modo similar a como el hipocampo actúa sobre la memoria²³.

Tendencia a la predicción

Nuestro cerebro tiende constantemente a establecer predicciones, lo cual está relacionado con la dopamina y con el sistema de recompensa cerebral. El ejemplo clásico de esta tendencia de predicción lo constituyen los perros de

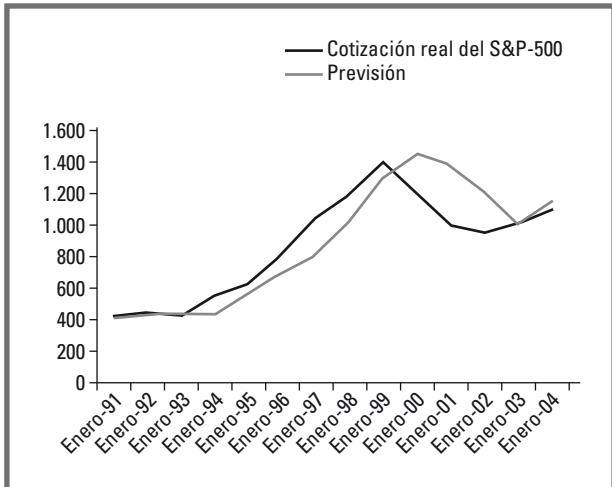


FIGURA 2. Cotización real del índice *Standard & Poor's 500* (S&P-500) y su previsión durante los años 1991-2004.

Pavlov²⁴. Tras realizar una determinada acción por la que hemos obtenido un beneficio económico, o no, se activará nuestro sistema dopamínérigo de recompensa, que, por un lado, potenciará el aprendizaje y, por otro, reforzará los patrones de conducta que nos han llevado a las circunstancias por las que hemos obtenido el beneficio²⁵. Estos patrones de conducta creados durante la fase alcista del ciclo impedirán ver el cambio de tendencia que se produce durante la fase de meseta o de auge. Si en el año 2007 nos hubiesen preguntado sobre qué se esperaba del precio de los pisos en España, la gran mayoría también hubiese optado por decir que iban a subir. Si nos fijamos bien, lo único que teníamos para realizar esta afirmación era el crecimiento ininterrumpido del precio de los inmuebles en los últimos años. Los analistas de mercados bursátiles también se basan en el presente para predecir el futuro y, de hecho, está demostrado que los cambios en las previsiones de los analistas de mercados bursátiles se producen después de los cambios de tendencia (Fig. 2). En relación con esta tendencia a la predicción, también es un hecho que las acciones más recomendadas son aquellas que mejor se han comportado en el último año.

RECESIÓN DEL CICLO ECONÓMICO. SOBRERREACCIÓN A LAS NOTICIAS E ILUSIÓN DE CONTROL

Durante las fases de recesión, la actividad económica disminuye de forma muy notable, con un descenso de la producción, el comercio y la actividad de la banca, entre otros. Una vez se han superado los sesgos cerebrales que hacen que sigamos comprando e invirtiendo en los momentos de auge, la bolsa comienza a caer, momento en que los inversores no aceptan que están empezando a perder, debido a un exceso de confianza y una ilusión de control acrecentada por los importantes beneficios conseguidos durante los momentos de la burbuja. En las siguientes fases, la bolsa cae de forma brusca, aparecen el miedo, el pánico y la histeria, en lugar del análisis racional, las noticias se interpretan con sobrerreacciones en las ventas y la ceguera

colectiva impide ver que ya ha pasado el momento de vender. Las estructuras cerebrales implicadas en estos sesgos cerebrales que se activan durante las fases de recesión se resumen a continuación.

Exceso de confianza e ilusión de control

Existen numerosos estudios que ponen de manifiesto un exceso de confianza propio de los seres humanos. Uno de los más característicos es el realizado en Seattle en que se preguntó a un grupo de conductores sobre sus capacidades al volante²⁶. Casi todos la clasificaron de «buena» o «muy buena», a pesar de ser una muestra de sujetos obtenida de un hospital y que todos ellos estaban ingresados por haber sufrido un accidente de tráfico. Además, el 68% de los incluidos en el estudio eran responsables de sus accidentes, el 58% tenían multas de tráfico y el 44%, antecedentes penales. Estos resultados se han comprobado con otros estudios²⁷. Se ha sugerido que este exceso de confianza e ilusión de control se deben al modo en el que nuestro cerebro interpreta las relaciones entre causa y efecto²⁸. Según esta teoría, la percepción de un evento como algo causado por nosotros procede de la comparación entre lo que se anticipa y lo que se consigue a través de una acción. Si la representación de un efecto que sigue a una acción es visualizada antes de dicha acción, el efecto se percibe como causado por nuestras acciones, mientras que si no se obtiene el efecto deseado (no se visualiza) con una determinada acción, se atribuye más a una causa externa que a uno mismo²⁹.

La estructura cerebral más relacionada con este exceso de confianza e ilusión de control es la corteza prefrontal medial, región donde llegan las aferencias dopamínérgicas del sistema de recompensa e intensamente implicada en la toma de decisiones^{30,31}. Su activación envía la señal de que determinada acción está en la dirección correcta hacia la consecución de los objetivos y potencia los medios con los que esa determinada acción se ha producido. Si estamos en una fase de recesión, tenderemos a seguir realizando las mismas acciones que en la época de auge y no responderemos de modo adecuado al cambio del ciclo. Cuando los inversores han conseguido buenos resultados durante un tiempo, se vuelven confiados y se crea una falsa ilusión de control. Su sistema dopamínérigo ha dado lugar a una serie de cambios estructurales y a la concentración de neurotransmisores que promueven los comportamientos que anteriormente llevaron al éxito (y con ello a la activación de los circuitos de recompensa cerebral)³², y hace que les cueste más responder a los cambios de ciclo con resultados desastrosos³³.

Únicamente cuando estos comportamientos ya no dan lugar a una recompensa de un modo repetido se produce una liberación de noradrenalina en la corteza prefrontal medial, lo cual estimula los comportamientos que llevan a una búsqueda de nuevas oportunidades³⁴.

Sobrerreacción a las noticias

La fase de recesión va acompañada de descensos generalizados en numerosos indicadores económicos, casi todos ellos provocando sorpresas negativas en los inversores y respuestas rápidas, bruscas e irrationales. La capacidad para sorprenderse está presente únicamente en los humanos

y en los grandes simios, y se debe a la presencia de unas neuronas llamadas fusiformes que se localizan en la corteza cingulada anterior y, en menor medida, en el área premotora suplementaria, la vía visual ventral, la corteza orbitofrontal inferior derecha y la corteza cingulada posterior. Estas células se encargan de codificar el sentimiento de sorpresa cuando un evento se produce de modo inesperado^{35,36}, actuando a gran velocidad. La velocidad de respuesta de este sistema se basa en que no busca una respuesta idónea, sino simplemente la supervivencia. Teóricamente, en los momentos iniciales del *Homo sapiens* era más importante reconocer antes los posibles errores que los éxitos, ya que un pequeño error podía suponer el hecho de no sobrevivir^{37,38}. Esto, en el ámbito de la bolsa, se traduciría en respuestas bruscas de compra o venta ante sorpresas positivas o negativas.

Existen, sin embargo, diferencias entre las respuestas a las sorpresas positivas y las negativas. En estas últimas las neuronas fusiformes se activan mucho más en número y en intensidad que cuando las sorpresas son positivas. Esto parece estar relacionado con el hecho de que la bolsa baje más rápido en las fases bajistas del ciclo que lo que sube en las fases alcistas. Esta asimetría tiene una importante aplicación en nuestras inversiones debido a que nuestro cerebro está más predispuesto a reaccionar de una forma más rápida e irracional ante una noticia negativa que ante una positiva³⁹⁻⁴¹.

DEPRESIÓN. SISTEMA DE AVERSIÓN A LA PÉRDIDA

En la época de depresión bursátil la bolsa ya ha caído y está muy barata. Aunque es el momento idóneo para realizar inversiones, nadie quiere saber nada del mercado bursátil por el miedo y la histeria que se han producido. La ceguera colectiva impide ver que la bolsa está a precio de ganga y se pierden los mejores momentos de inversión.

El equilibrio entre el sistema de recompensa cerebral y el de aversión al riesgo⁴² define la mayoría de los comportamientos humanos. Cuando se percibe un beneficio potencial, el sistema de recompensa se activa, y cuando se percibe un riesgo, lo hace el de aversión. La conducta y la toma de decisiones estarán influidas por el equilibrio resultante. Durante los momentos de depresión, el sistema de aversión al riesgo estará especialmente activado, de modo que las decisiones tomadas tendrán una menor tendencia al apetito por el riesgo.

El sistema de aversión a la pérdida incluye, entre otras estructuras, la amígdala cerebral, la ínsula, el *locus cerúleo* o el hipotálamo; son numerosos los estudios que han demostrado su activación en circunstancias tan cotidianas como el mercado inmobiliario, las preferencias de los consumidores o la elección del puesto de trabajo⁴³⁻⁴⁷.

La decisión de realizar o no una inversión financiera dependerá del equilibrio resultante entre ambos sistemas. Cuando una propuesta viene presentada como una posible ganancia, el cerebro activa el sistema de recompensa; y cuando viene presentada como una potencial pérdida, se activa el de aversión a la misma. La forma en que dicha inversión venga presentada nos activará el sistema de recompensa o el de aversión a la pérdida. Mediante resonancia magnética cerebral se han determinado cuáles son las áreas cerebrales que se activan al tomar decisiones económicas en contextos económicos positivos o negativos. En caso de

existir una coyuntura económica positiva, se activan estructuras relacionadas con el sistema de recompensa cerebral, mientras que cuando el contexto es negativo lo hacen la ínsula y la amígdala, relacionadas con el sistema de aversión a la pérdida⁴⁷. Estos resultados sugieren que en las épocas de mayor depresión o recesión las estructuras cerebrales implicadas en el sistema de aversión a la pérdida se activarán más que las de recompensa cerebral, lo que contribuirá al bloqueo de las inversiones.

FASE ALCISTA DEL CICLO. REACTIVACIÓN

Después de una fase de estancamiento económico y de depresión, la bolsa y la actividad económica comienzan a subir tímidamente. Los inversores, por lo general, no quieren saber nada de las inversiones, ya que recuerdan que perdieron mucho dinero en el último *crack*, y esto se traduce en pocas operaciones. En un segundo momento, la bolsa empieza a subir con más fuerza, los medios de comunicación se hacen gran eco y quienes ganan en operaciones bursátiles no dudan en explicar sus estrategias en los medios. El deseo de ganar dinero rápido y la envidia provocan que la gente entre en bolsa en medio de la euforia y aumenten considerablemente las inversiones, allanándose el terreno para la próxima burbuja.

Los mecanismos cerebrales que se activan en la fase alcista son los mismos que en las bajistas, pero en sentido contrario. En la primera parte, las operaciones son muy escasas, porque predominan las estructuras cerebrales de aversión a la pérdida y se tiende a predecir comportamientos bursátiles más negativos de la realidad. En la segunda parte de esta nueva fase alcista, vuelven a activarse los mecanismos propios del efecto manada (neuronas en espejo, amígdala cerebral, etc.).

CONCLUSIONES

El enorme desarrollo que ha experimentado la neurociencia en los últimos años y el importante avance en las nuevas técnicas de imagen cerebral nos han permitido ahondar en las estructuras cerebrales que se encargan de tomar las decisiones económicas, dando lugar a una nueva disciplina denominada neuroeconomía.

Cada una de las fases de los ciclos económicos se asocia a un determinado estado psicológico de los inversores y a la predominancia de ciertas estructuras cerebrales. Las que están especialmente involucradas en la toma de decisiones económicas a lo largo del ciclo son la amígdala, la ínsula, la corteza prefrontal medial, las cortezas cinguladas anterior y posterior, el núcleo accumbens y el área tegmental ventral.

Aunque la neuroeconomía aún está dando sus primeros pasos, se cree que puede revolucionar la comprensión de la economía real y de ciertos dilemas financieros como los momentos de euforia y pánico de los mercados. Los neurólogos deberíamos definir nuestro papel en esta nueva disciplina, dado el más que posible crecimiento que se espera que la neuroeconomía adquiera en un futuro cercano.

AGRADECIMIENTOS

A ASOCENE, por la cesión del material bibliográfico.

BIBLIOGRAFÍA

1. García-Albea JE. Usos y abusos de lo «neuro». *Rev Neurol.* 2011;52:577-80.
2. Bermejo PE, Izquierdo RJ. Cerebro rico, cerebro pobre: una introducción a la neuro-economía. Madrid: Cultiva Libros; 2011.
3. Camerer C. Behavioral economics: reunifying psychology and economics. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 1999;96:10575-7.
4. Glimcher PW, Camerer CF, Fehr E, Poldrack RA. Neuroeconomics. Decision making and the brain. Londres: Elsevier; 2009.
5. Bermejo PE, Dorado R, Zea-Sevilla MA, Sánchez Menéndez V. Neuroanatomía de las decisiones financieras. *Neurología.* 2011;26:173-81.
6. Juglar JC. A brief history of panics and their periodical occurrence in the United States. Nueva York: Cossimo Classics; 1916.
7. Huerta de Soto J. Dinero, crédito bancario y ciclos económicos. Madrid: Unión Editorial; 2009.
8. Amat O. Euforia y pánico: aprendiendo de las burbujas y otras crisis: del crack de los tulipanes a las subprime. Barcelona: Planeta; 2009.
9. Blazek V, Brůžek J, Casanova ME. Plausible mechanisms for brain structural and size changes in human evolution. *Coll Antropol.* 2011;35:949-55.
10. Molenaar P, Cunningham R, Mattingley JB. Brain regions with mirror properties: A meta-analysis of 125 human fMRI studies. *Neurosci Biobehav Rev.* 2012; 36:341-9.
11. Virkkunen M, Ebeling H, Moilanen I, et al. Total plasma L-tryptophan, free L-tryptophan and competing amino acid levels in a homicidal male adolescent with conduct disorder. *Acta Psychiatr Scand.* 2003;108:244-6.
12. Rizzolatti G, Fabbri-Destro M. The mirror system and its role in social cognition. *Curr Opin Neurobiol.* 2008;18:179-84.
13. Noordzij ML, Newman-Norlund SE, De Ruiter JP, Hagoort P, Levinson SC, Toni I. Brain mechanisms underlying human communication. *Front Hum Neurosci.* 2009;3:14.
14. Casile A, Caggiano V, Ferrari PF. The mirror neuron system: a fresh view. *Neuroscientist.* 2011;17:524-38.
15. Tiihonen J, Virkkunen M, Räsänen P, et al. Free L-tryptophan plasma levels in anti-social violent offenders. *Psychopharmacology (Berl).* 2001;157:395-400.
16. Crockett MJ, Clark L, Smillie LD, Robbins TW. The effects of acute tryptophan depletion on costly information sampling: impulsivity or aversive processing? *Psychopharmacology (Berl).* 2011. [Epub ahead of print]
17. Clark L, Roiser JP, Cools R, Rubinstein DC, Sahakian BJ, Robbins TW. Stop signal response inhibition is not modulated by tryptophan depletion or the serotonin transporter polymorphism in healthy volunteers: implications for the 5-HT theory of impulsivity. *Psychopharmacology (Berl).* 2005;182:570-8.
18. Lamm C, Singer T. The role of anterior insular cortex in social emotions. *Brain Struct Funct.* 2010;214:579-91.
19. Bar-On R, Tranel D, Denburg NL, Bechara A. Exploring the neurological substrate of emotional and social intelligence. *Brain.* 2003;126:1790-800.
20. Singer T, Critchley HD, Preuschoff K. A common role of insula in feelings, empathy and uncertainty. *Trends Cogn Sci.* 2009;13:334-40.
21. Amaral DG. The primate amygdala and the neurobiology of social behavior: implications for understanding social anxiety. *Biol Psychiatry.* 2002;51:11-7.
22. Amaral DG. The amygdala, social behavior, and danger detection. *Ann N Y Acad Sci.* 2003;1000:337-47.
23. Bechara A, Damasio H, Damasio AR. Role of the amygdala in decision-making. *Ann N Y Acad Sci.* 2003;985:356-69.
24. Pavlov IP. Conditioned reflexes: an investigation of the physiological activity of the cerebral cortex. Londres: Oxford University Press; 1927.
25. Kheirbek MA, Beeler JA, Ishikawa Y, Zhuang X. A cAMP pathway underlying reward prediction in associative learning. *J Neurosci.* 2008;28:11401-8.
26. Preston CE, Harris S. Psychology of drivers in traffic accidents. *J Appl Psychol.* 1965;49:284-8.
27. Svenson O. Are we all less risky and more skillful than our fellow drivers? *Acta Psychologica.* 1981;47:143-8.
28. Linser K, Goschke T. Unconscious modulation of the conscious experience of voluntary control. *Cognition.* 2007;104:459-75.
29. Wenke D, Fleming SM, Haggard P. Subliminal priming of actions influences sense of control over effects of action. *Cognition.* 2010;115:26-38.
30. Rolls ET, Grabenhorst F. The orbitofrontal cortex and beyond: from affect to decision-making. *Prog Neurobiol.* 2008;86:216-44.
31. Weber B, Rangel A, Wibral M, Falk A. The medial prefrontal cortex exhibits money illusion. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2009;106:5025-8.
32. Matsumoto K, Tanaka K. The role of the medial prefrontal cortex in achieving goals. *Curr Opin Neurobiol.* 2004;14:178-85.
33. Presson P, Benassi V. Illusion of control: a metaanalytic review. *J Social Behavior Personality.* 1996;3:493-510.
34. Morilak DA, Barrera G, Echevarría DJ, et al. Role of brain norepinephrine in the behavioral response to stress. *Prog Neuropsychopharmacol Biol Psychiatry.* 2005;29:1214-24.
35. Chandrasekhar PV, Capra CM, Moore S, Noussair C, Berns GS. Neurobiological regret and rejoice functions for aversive outcomes. *Neuroimage.* 2008;39:1472-84.
36. Egner T, Monti JM, Summerfield C. Expectation and surprise determine neural population responses in the ventral visual stream. *J Neurosci.* 2010;30:16601-8.
37. Allman JM, Hakeem A, Erwin JM, Nimchinsky E, Hof P. The anterior cingulate cortex. The evolution of an interface between emotion and cognition. *Ann N Y Acad Sci.* 2001;935:107-17.
38. Devinsky O, Morrell MJ, Vogt BA. Contributions of anterior cingulate cortex to behaviour. *Brain.* 1995;118:279-306.
39. Williams ZM, Bush G, Rauch SL, Cosgrove GR, Eskandar EN. Human anterior cingulate neurons and the integration of monetary reward with motor responses. *Nat Neurosci.* 2004;7:1370-5.
40. Gehring WJ, Willoughby AR. The medial frontal cortex and the rapid processing of monetary gains and losses. *Science.* 2002;295:2279-82.
41. Spencer H. Principles of Psychology. Nueva York: Appleton Press; 1880.
42. Tversky A, Kahneman D. Rational choice and the framing of decisions. *J Business.* 1986;59:251-78.
43. Odean T. Are investors reluctant to realize their losses? *J Finance.* 1998;5:1775-98.
44. Hardie BGS, Johnson EJ, Fader PS. Modeling loss aversion and reference dependence effects on brand choice. *Marketing Sci.* 1993;12:378-94.
45. Krueger AB, Summers LH. Efficiency wages and the inter-industry wage structure. *Econometrica.* 1988;56:259-93.
46. Akerlof GA, Yellen JL. The fair wage-effort hypothesis and unemployment. *Q J Economics.* 1990;105:255-83.
47. Peterson RL. The neuroscience of investing: fMRI of the reward system. *Brain Res Bull.* 2005;67:391-7.