

Marcin Jaracz, Alina Borkowska

Zakład Neuropsychologii Klinicznej Uniwersytetu Mikołaja Kopernika w Toruniu,
Collegium Medicum w Bydgoszczy

Podejmowanie decyzji w świetle badań neurobiologicznych i teorii psychologicznych

Decision making in context of neurobiological research and psychological theories

Abstract

The aim of this paper is to review literature, concerning neurobiological background of decision processes, in context of psychological theories. Most significant economical and behavioral theories of decision making were described. Furthermore, up to date research, concerning influence of prefrontal cortex and it's interconnections on decision processes was presented. Neurobiological studies influence knowledge concerning decision processes, given their significance in understanding real behavior in decision making situations.

Psychiatry 2010; 7, 2: 68–74

key words: *decision making, prefrontal cortex, cingulate cortex, neurobiology*

Wstęp

Podejmowanie decyzji jest umiejętnością istotną z adaptacyjnego punktu widzenia. Do dokonywania trafnych wyborów konieczna jest zdolność integrowania informacji sensorycznych, osobistych motywacji oraz wiedzy dotyczącej potencjalnych konsekwencji, wynikających z poszczególnych opcji działania [1]. W literaturze psychologicznej podejmowanie decyzji ujmowane jest jako proces, w którym istotne znaczenie mają aspekty: poznawczy, emocjonalny i motywacyjny [2].

Proces decyzyjny składa się z fazy przeddecyzyjnej, w której ma miejsce zdefiniowanie problemu oraz zebranie informacji na temat dostępnych opcji; fazy drugiej, w której poprzez stopniowe wyodrębnianie

preferowanej opcji, zostaje podjęta właściwa decyzja oraz fazy postdecyzyjnej, w której decydent przeprowadza ewaluację dokonanego wyboru [3]. Badanie procesów decyzyjnych jest obszarem nauki integrującym wiedzę psychologiczną, neurobiologiczną, a także ekonomiczną.

Celem niniejszej pracy jest dokonanie przeglądu badań nad neurobiologicznym podłożem procesów decyzyjnych w świetle najważniejszych psychologicznych teorii podejmowania decyzji.

Teoretyczne ujęcia podejmowania decyzji

Pierwsze teoretyczne ujęcie podejmowania decyzji pochodzi z 1944 roku i jest określane jako klasyczna teoria decyzji [4], która zakłada istnienie doskonale racjonalnego decydenta, znającego możliwe opcje działania i wiedzącego, z jakim prawdopodobieństwem wystąpią możliwe konsekwencje wyboru poszczególnych opcji. Kierując się zasadą maksymalizacji użyteczności, decydent wybiera działanie, które, z najwyższym prawdopodobieństwem

Adres do korespondencji:

mgr psych. Marcin Jaracz
Zakład Neuropsychologii Klinicznej CM UMK
ul. M. Skłodowskiej-Curie 9,
85-094 Bydgoszcz
e-mail: marcinjaracz@gmail.com

stwem, zagwarantuje największy zysk. Człowiek nie podejmuje jednak decyzji na podstawie absolutnych wartości zysku i prawdopodobieństwa, dlatego późniejsza modyfikacja tej teorii uwzględnia występowanie czynnika subiektywnej użyteczności. Te ujęcia podejmowania decyzji zakładają, że racjonalny decydent dąży do maksymalizacji zysków, posiada pełną wiedzę dotyczącą wszystkich opcji działania i oblicza prawdopodobieństwo wystąpienia jego możliwych konsekwencji [5]. Obecnie uważa się, że założenia te mają charakter preskryptywny i nie opisują rzeczywistych zachowań człowieka w sytuacji podejmowania decyzji [6]. W 1956 roku Simon sformułował koncepcję ograniczonej racjonalności (*bounded rationality*), która konstatuje obecny sposób rozumienia ludzkich procesów decyzyjnych. W myśl tej koncepcji podejmowanie decyzji służy adaptacji do otoczenia. Człowiek posiada ograniczoną wiedzę o środowisku, w którym żyje, i ograniczone możliwości przetwarzania informacji. Przy podejmowaniu decyzji preferuje rozwiązania satysfakcjonujące z punktu widzenia przetrwania, a nie gwarantujące maksymalny zysk i dąży do uproszczenia strategii poznawczych zaangażowanych w ten proces. Zrozumienie ludzkich procesów decyzyjnych wymaga zatem poznania możliwości i ograniczeń umysłu oraz właściwości otoczenia, w którym są one podejmowane [7]. Już w 1943 roku Brunswik stwierdził, że dynamicznie zmieniające się otoczenie i ograniczenia ludzkiej percepcji sprawiają, że procesy decyzyjne człowieka przebiegają często w warunkach niepewności, to znaczy takich, w których nieznanne jest prawdopodobieństwo wystąpienia poszczególnych stanów otoczenia [8]. Odmienną sytuacją jest podejmowanie decyzji w warunkach ryzyka, w których decydent posiada te informacje [9]. Teoretyczne ujęcie procesu decyzyjnego przy uwzględnieniu zmiennych psychologicznych zostało przedstawione w teorii perspektywy (*prospect theory*), opracowanej w 1979 roku przez Kahnemana i Tversky'ego. Według jej autorów, podejmowanie decyzji jest w dużej mierze uwarunkowane przez tak zwany „efekt obramowania” (*framing effect*), czyli sposób umysłowej reprezentacji problemu decyzyjnego [10]. Ponadto, autorzy opisali wiele heurystyk, z których człowiek korzysta przy dokonywaniu oceny sytuacji decyzyjnej. Umożliwiają one przekształcenie złożonych zadań oceny prawdopodobieństwa wystąpienia poszczególnych zdarzeń czy wartości różnych opcji wyboru w proste operacje intelektualne [11]. Opisane koncepcje ekonomiczne i behawioralne zostały w ostatnich latach wzbo-

gacane o dane z badań neurobiologicznych. Dzięki badaniom pacjentów z uszkodzeniami mózgu oraz zastosowaniu nowoczesnych technik neuroobrazowania możliwe jest poznanie udziału poszczególnych struktur mózgu w procesie podejmowania decyzji. Niniejsza praca ma na celu dokonanie przeglądu piśmiennictwa dotyczącego neurobiologicznego podłoża procesów decyzyjnych.

Neurobiologia procesów decyzyjnych

Podejmowanie decyzji jest procesem, w którego przebieg zaangażowanych jest wiele procesów niższego rzędu związanych z funkcjonowaniem wielu obszarów mózgu [12]. Główną rolę w tych procesach oraz ich koordynacji przypisuje się jednak korze przedczołowej [13]. W badaniach neuropsychologicznych i neuroobrazowych wykazano, że możliwe jest wyodrębnienie poszczególnych obszarów kory przedczołowej ze względu na ich funkcjonalne znaczenie dla podejmowania decyzji. Do tych obszarów zalicza się korę okołoczołową (OFC, *orbitofrontal cortex*) [14], grzbietowo-boczną korę przedczołową (DLPFC, *dorsolateral prefrontal cortex*) [15] oraz przednią korę zakrętu obręczy (ACC, *anterior cingulate cortex*) [16].

Kora okołoczołowa

Badania związku między OFC, a podejmowaniem decyzji zostały zapoczątkowane przez obserwację funkcjonowania pacjentów z uszkodzeniem tego obszaru mózgu. Jednym z najczęściej przytaczanych w literaturze jest opis pacjenta E.V.R., dokonany przez Eslinger i Damasio [17]. Pacjent E.V.R. był księgowym, u którego w następstwie uszkodzenia OFC, wystąpiły trudności w podejmowaniu decyzji w codziennych sytuacjach oraz adaptacji do otoczenia, pomimo zachowanego wysokiego poziomu wiedzy deklaratywnej i umiejętności rozwiązywania problemów.

Do obserwacji sposobu podejmowania decyzji u większych grup pacjentów, opracowano test *Iowa Gambling Task*, będący symulacją codziennych decyzji finansowych [18]. W badaniach wykazano, że pacjenci z uszkodzeniem OFC wykonują zadanie, przywiązując wagę przede wszystkim do wysokich natychmiastowych zysków, związanych z wysokimi kosztami i nie są w stanie przyjąć długoterminowej perspektywy w rozwiązywaniu testu [19]. Na podstawie przeprowadzonego badania, autorzy opracowali tak zwaną hipotezę markera somatycznego, która zakłada, że OFC dzięki swoim połączeniom z jądrami migdałowatymi i hipokampem, odpowiada za wytworzenie reakcji emocjonalnej, związanej

z opcjami, pomiędzy którymi decydent dokonuje wyboru [20].

Zdolność OFC do przypisywania poszczególnym opcjom wartości emocjonalnej wynika z jej funkcji integrowania informacji, płynących z licznych połączeń mózgowych. Obszar ten posiada połączenia ze strukturami odpowiedzialnymi za percepcję zmysłową, między innymi korą węchową, smakową, wzrokową i somatosensoryczną oraz ciałem prążkowym, należącym do mózgowego układu nagrody. Dzięki temu bierze on udział w spostrzeganiu i wytwarzaniu reakcji na tak zwane pierwotne wzmocnienia, to znaczy bodźce posiadające pierwotnie nagradzającą wartość, ukierunkowując zachowania decyzyjne na zaspokojenie potrzeb, z którymi są one związane [21]. Uszkodzenie OFC u małp powoduje, że przestają faworyzować najlepsze dla siebie rodzaje pokarmu i preferują je na równi z obiektami bez wartości odżywczych [22, 23]. Wyniki dotychczasowych badań wskazują też na udział OFC w generowaniu reakcji na bodźce bardziej abstrakcyjne, na przykład finansowe. Plassmann i wsp. [24] wykazali, że ten obszar mózgu jest odpowiedzialny za przypisywanie wartości pieniężnej poszczególnym obiektom, a jego aktywność wzrasta, kiedy zostaje podjęta decyzja o zapłaceniu za sprzedawany produkt. Jak wynika z badań neuroobrazowych, różne obszary OFC ulegają aktywacji w odpowiedzi na zyski i straty pieniężne [25]. Elliott i wsp. [26] wykazali, że OFC wraz ze swoimi połączeniami w układzie nagrody jest aktywna szczególnie silnie, kiedy decydent ma do czynienia z wysokimi nagrodami i karami pieniężnymi, mającymi dodatkowo tendencję rosnącą. Zdaniem autorów, pozwala to na szybkie rozpoznanie i podtrzymanie zachowań, gwarantujących zysk i wygaszenie zachowań, powodujących straty finansowe. Ta część kory jest także odpowiedzialna za spostrzeganie wartości poszczególnych bodźców. Grabenhorst i Rolls [27] przeprowadzili badanie neuroobrazowe, w którym wykazali, że aktywacja neuronów w OFC w reakcji na bodziec o wartości nagradzającej zmienia się w sposób umożliwiający decydentowi określenie własnej preferencji dla bodźca na skali ciągłej. Ponadto, każdy z bodźców prezentowanych w trakcie eksperymentu, prowadził do zmian w aktywacji innej grupy neuronów, co umożliwia decydentowi odseparowanie opcji, spośród których dokonuje wyboru. W badaniach neuroobrazowych wykazano, że wartość poszczególnych opcji decyzyjnych jest reprezentowana w OFC zależnie od kontekstu i ma charakter względny. Pierwszym z wymienianych czynników kontekstualnych jest subiek-

tywna użyteczność bodźca. W badaniach Rolls'a i wsp. [28] przeprowadzonych na małpach dowiedziono, że aktywacja neuronów kory przedczołowej w odpowiedzi na pojawienie się bodźca smakowego jest szczególnie silna, gdy małpy są głodne, i spada po zaspokojeniu głodu. Drugim czynnikiem jest zmiana czasu. W badaniu przeprowadzonym na szczurach aktywacja neuronów OFC była znacznie słabsza w oczekiwaniu na bodziec mający pojawić się w pewnym odstępie czasowym, w porównaniu z natychmiastowym wzmocnieniem [29]. Obserwacja ta jest analogiczna z występującą u ludzi tendencją do obniżania subiektywnie spostrzeganej wartości bodźców odległych czasowo [30].

Ważną dla procesu podejmowania decyzji funkcją OFC jest adaptacja do dynamicznie zmieniających się właściwości środowiska, poprzez monitorowanie skutków podejmowanych decyzji przez dłuższy czas i wygaszanie reakcji na bodźce, które utraciły wartość nagradzającą [13]. W badaniach neuroobrazowych obserwuje się szczególnie silną aktywację tego obszaru mózgu w trakcie podejmowania decyzji w warunkach niepewności [31]. Rolls i wsp. wykazali, że pacjenci z uszkodzeniami OFC popełniali więcej błędów w zadaniu typu "go/no-go", w którym występują zmiany kryterium nagradzania reakcji, w porównaniu ze zdrowymi osobami. Poziom wykonania tego testu korelował z obniżonym poziomem adaptacji społecznej u badanych osób [32].

Grzbietowo-boczna kora przedczołowa

Do funkcji DLPFC, istotnych dla podejmowania decyzji, zalicza się wytworzenie intelektualnej reprezentacji sytuacji i problemu decyzyjnego oraz wykorzystanie tych informacji do poznawczej kontroli podejmowanych decyzji [13].

Ta część kory umożliwia zachowanie w pamięci krótkotrwałej informacji dotyczących stanu otoczenia, w którym znajduje się decydent i dokonywanie na nich operacji [12]. Jest to zdolność mająca duże znaczenie dla podejmowania decyzji. Procesy decyzyjne człowieka przebiegają w dynamicznie zmieniającym się środowisku, dlatego istotna jest umiejętność wytworzenia umysłowej reprezentacji jego stanu i intelektualna adaptacja do generowanej przez nie niepewności [33]. Grzbietowo-boczna kora przedczołowa jest tradycyjnie kojarzona z procesami pamięci operacyjnej [34]. Umożliwia to decydentowi utrzymywanie "on-line" informacji dotyczących hierarchii celów, statusu opcji, spośród których się wybiera oraz informacji afektywnej, istotnej dla dokonania oceny opcji [13]. Neurony DLPFC biorą też udział w ucze-

niu się zasad podejmowania trafnych decyzji i generalizowaniu tej wiedzy w stosunku do nowych sytuacji na podstawie doświadczenia [35].

Dzięki połączeniom z OFC i jądrem ogoniastym, będącym częścią mózgowego układu nagrody oraz obszarami mózgu odpowiedzialnymi za percepcję wzrokowo-przestrzenną, DLPFC przetwarza jednocześnie informacje o właściwościach środowiska oraz o nagradzającej wartości pochodzących z niego bodźców [36]. Dzięki temu, decydent jest w stanie zintegrować informacje o fizycznych i abstrakcyjnych cechach poszczególnych opcji decyzyjnych oraz ich znaczeniu motywacyjnym [37]. Ta część mózgu jest też odpowiedzialna za różnicowanie i kategoryzację nowo spostrzeganych bodźców. Umiejętność ta odgrywa istotną rolę przy dokonywaniu wyborów pomiędzy opcjami o podobnych właściwościach i subiektywnej użyteczności [13]. Goel i Dolan [38] w badaniu neuroobrazowym zaobserwowali aktywację neuronów prawej części DLPFC w trakcie wykonywania zadania, podczas którego osoby badane kategoryzowały fikcyjne zwierzęta na podstawie samodzielnie opracowanych reguł klasyfikacji. Freedman i wsp. [39] wykazali w badaniu przeprowadzonym na małpach, że różne grupy neuronów tego obszaru mózgu ulegają aktywacji selektywnie, w zależności od kategorii, do której należą prezentowany bodziec. Pan i wsp. [40] dowiedli, że DLPFC odpowiada za przypisywanie nowym bodźcom nagradzającej wartości na podstawie kategorii, do której należą. Obszar ten umożliwia też kategoryzację bodźców ze względu na ich znaczenie motywacyjne, przetwarzając informacje dotyczące rodzaju nagrody, jej wielkości oraz dostępności.

Kolejną funkcją DLPFC o istotnym znaczeniu dla podejmowania decyzji jest planowanie i poznawcza kontrola zachowania, polegająca na jego adaptacji do obecnie obowiązujących reguł oraz dotychczasowych i przyszłych konsekwencji. Proces ten jest w dużej mierze uwarunkowany przez połączenia tego obszaru mózgu z OFC i korą ruchową. W badaniu Sakagami i Niki, przeprowadzonym z użyciem testu „go/no-go”, na małpach wykazano, że neurony tego obszaru odpowiadają za wybór reakcji adekwatnej do prezentowanego bodźca poprzez antycypację nagradzającej wartości bodźca i zaplanowanie odpowiadającej jej reakcji [41, 42]. Ponadto DLPFC moduluje aktywność OFC, modyfikując nagradzającą wartość bodźca w zależności od sytuacji. Funkcja ta jest niezbędna dla poznawczego kontrolowania podejmowanych decyzji [43], a także odgrywa ważną rolę w modyfikowaniu zachowania na podstawie efektów dotychczasowych decyzji. Seo i wsp. [44] zaobserwowali aktywność neuronów tego obsza-

ru mózgu u małp w zadaniu, którego poprawne wykonanie wymagało dostosowania własnej strategii decyzyjnej do decyzji podejmowanych przez komputer, opierając się na obserwacji dotychczasowego rozkładu nagradzanych reakcji.

Przednia kora zakrętu obręczy

Ludzkie procesy decyzyjne charakteryzuje ograniczona dostępność wiedzy dotyczącej wartości i konsekwencji wyboru poszczególnych opcji. Sytuacja ta generuje konflikt poznawczy i wynikającą z niego trudność określenia preferowanej opcji [6]. Kora zakrętu obręczy odgrywa szczególną rolę w podejmowaniu decyzji w warunkach niepewności. W przeprowadzonych na początku lat 90. XX wieku badaniach Pardo i wsp. [45] wykazano aktywację tego obszaru mózgu w trakcie wykonywania klasycznej wersji testu Stroopa. Oznacza to, że ACC jest odpowiedzialna za monitorowanie i rozwiązywanie konfliktu poznawczego w sytuacji, w której konieczne jest dokonanie wyboru pomiędzy reakcjami na dwa konkurujące bodźce. Obserwację tę potwierdzili Botvinick i wsp. [46] przy użyciu testu umożliwiającego również ocenę nasilenia konfliktu poznawczego. Poziom aktywacji ACC był wprost proporcjonalny do intensywności doświadczanego konfliktu. Carter i wsp. [47] zaobserwowali ponadto wzrost aktywności ACC w sytuacjach, w których konflikt poznawczy był generowany przez wykonanie błędnej reakcji w teście. Autorzy sugerują, że dzięki temu człowiek jest w stanie monitorować na bieżąco poprawność swojego działania. Na bezpośredni związek tej umiejętności z podejmowaniem decyzji wskazują Rushworth i wsp. [48], przytaczając badania, w których zaobserwowano wzrost aktywacji ACC w sytuacji konfliktu poznawczego, wywołanego przez błędną ocenę wartości opcji decyzyjnych. W kontekście funkcji ACC, termin „opcja decyzyjna” jest ściślej związany z podejmowanym działaniem niż wartością bodźca. W badaniu, które przeprowadzili Cohen i Ranganath [49], dowiedziono, że aktywność tego obszaru mózgu była najsilniejsza, kiedy po wykryciu błędu w ocenie opcji decyzyjnej następowała zmiana w wyborze działań. Poza przewidywaniem potencjalnej wartości wybieranych działań, ACC dokonuje też oceny ich kosztów i opłacalności [50]. Walton i wsp. [51] przeprowadzili badanie, w którym szczury dokonywały wyboru pomiędzy łatwo dostępną niską nagrodą i wysoką nagrodą, w której zdobycie należało włożyć więcej wysiłku. Wszystkie szczury wybierały wysoką nagrodę, jednak po uszkodzeniu ACC skłaniały się ku łatwiej dostępnej, niskiej nagrodzie. Wskazuje to na rolę ACC w podejmowaniu decyzji z uwzględnieniem

dalszej perspektywy czasowej. Udział ACC w obniżeniu niepewności decyzyjnej wykazali też Yoshida i Ishii [52] w badaniu neuroobrazowym, podczas którego osoby badane miały za zadanie eksplorować wirtualny labirynt w poszukiwaniu wyjścia. Badacze zaobserwowali aktywację ACC w trakcie aktywnej eksploracji labiryntu oraz spadek aktywności, kiedy osoby badane były informowane o prawidłowej drodze. Wzrost aktywności następował również, gdy uczestnicy eksperymentu dokonywali korekty przekonania o własnym położeniu w labiryncie na podstawie udzielanych im wskazówek. Wyniki tego badania wskazują na udział ACC w inicjowaniu zachowań eksploracyjnych, mających na celu ustalenie, jaka decyzja będzie najtrafniejsza w danym otoczeniu [48]. Obszar ten ulega aktywacji również w trakcie obserwacji i zbierania informacji o zachowaniu innych ludzi, co wskazuje na istotny udział ACC w podejmowaniu decyzji w sytuacjach wymiany społecznej [53]. Ponadto ACC jest obszarem o istotnym znaczeniu dla fazy postdecyzyjnej. Critchley i wsp. zaobserwowali związek aktywacji ACC z pobudzeniem wywołanym antycypacją negatywnych konsekwencji podjętej decyzji oraz ze stopniem niepewności dotyczącej tych konsekwencji. Zdaniem autorów oznacza to, że ACC jest odpowiedzialna za integrację poznawczego aspektu niepewności z pobudzeniem autonomicznym, towarzyszącym negatywnym konsekwencjom dokonywanych wyborów, co ma znaczenie dla korygowania podejmowanych decyzji [54].

Podsumowanie

Niniejsza praca miała na celu dokonanie przeglądu badań dotyczących neurobiologicznego podłoża procesów decyzyjnych w świetle psychologicznych ujęć podejmowania decyzji. Szczególny nacisk położono

na rolę kory przedczołowej, jako obszaru integrującego procesy zaangażowane w podejmowanie decyzji. Kora okołoczołowa odpowiada za tworzenie emocjonalnych i motywacyjnych asocjacji z poszczególnymi opcjami decyzyjnymi. Dzięki temu decydent jest w stanie określić własne preferencje, przy uwzględnieniu aktualnych potrzeb. Ponadto OFC odpowiada za reagowanie na zmiany układu bodźców nagradzających w otoczeniu, co zwiększa plastyczność zachowań decyzyjnych i umożliwia szybszą adaptację do środowiska.

Z kolei DLPFC, tradycyjnie kojarzona z procesami pamięci operacyjnej i funkcji wykonawczych, pełni istotną funkcję w tworzeniu poznawczej reprezentacji środowiska i problemu decyzyjnego. Ta informacja jest wykorzystywana do poznawczej kontroli zachowania, adaptacji podejmowanych decyzji do obowiązujących reguł oraz planowania przyszłych wyborów. Przednia kora zakrętu obręczy jest odpowiedzialna za adaptację do sytuacji, w których występuje konflikt poznawczy, wywołany przez duże podobieństwo opcji decyzyjnych lub błąd w ocenie ich wartości. Bierze też udział w ocenie opłacalności podejmowanych działań, przy uwzględnieniu długoterminowej perspektywy. Ponadto ACC odgrywa istotną rolę w generowaniu reakcji emocjonalnej, wywołanej przez podjęcie błędnej decyzji, co jest istotne z punktu widzenia zmiany dezadaptacyjnych zachowań.

Badania nad neurobiologicznym podłożem procesów decyzyjnych pozwalają na pełniejsze zrozumienie postulowanej przez Simona ograniczonej racjonalności człowieka. Umożliwiają też lepsze poznanie przebiegu procesów decyzyjnych i ich adaptacyjnego znaczenia.

Streszczenie

Celem pracy jest dokonanie przeglądu piśmiennictwa dotyczącego neurobiologicznego podłoża procesów decyzyjnych w świetle teorii psychologicznych. Omówiono najważniejsze ekonomiczne i behawioralne teorie podejmowania decyzji. Przedstawiono także wyniki przeprowadzonych dotychczas badań, dotyczących udziału kory przedczołowej i jej połączeń w przebiegu procesów decyzyjnych. Badania neurobiologiczne mają istotne znaczenie dla poznania przebiegu procesów decyzyjnych, ponieważ umożliwiają lepsze zrozumienie rzeczywistych zachowań człowieka w sytuacji podejmowania decyzji. *Psychiatria 2010; 7, 2: 68–74*

słowa kluczowe: podejmowanie decyzji, kora przedczołowa, kora zakrętu obręczy, neurobiologia

Piśmiennictwo

1. Bayer H. Focus on decision making. *Nature neuroscience* 2008; 11: 387.
2. Svenson O. Values, affect, and processes in human decision making: a differentiation and consolidation theory perspective. W: Schneider S.L., Chanteau J. (red.). *Emerging perspectives on judgment and decision research*. Cambridge University Press, Cambridge 2003; 287–326.
3. Nęcka E., Orzechowski J., Szymura B. (red.). *Psychologia poznawcza*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa 2008.
4. von Neumann J., Morgenstern O. *Theory of Games and Economic Behavior*. Princeton University Press, Princeton NJ 1944.
5. Hastie R., Dawes R.M. *Rational choice in an uncertain world*. Sage Publications, Thousand Oaks 2001.
6. Gigerenzer G. Fast and frugal heuristics. The tools of bounded rationality. W: Koehler D.J., Harvey N. (red.). *Blackwell Handbook of Judgment and Decision Making*. Wiley-Blackwell, Oxford 2004; 62–89.
7. Simon H.A. Rational choice and the structure of the environment. *Psychological Review* 1956; 63: 129–138.
8. Brunswik E. Organismic achievement and environmental probability. *Psychological Review* 1943; 50: 255–272.
9. Brand M., Labudda K., Markowitsch H.J. Neuropsychological correlates of decision-making in ambiguous and risky situations. *Neural Networks* 2006; 1266–1276.
10. Tversky A., Kahnemann D. Prospect theory: An analysis of decisions under risk. *Econometrica* 1979; 47: 313–327.
11. Tversky A., Kahneman D. Judgment under uncertainty: Heuristics and biases. *Science* 1974; 185: 1124–1131.
12. Lee D., Rushworth M.F., Walton M.E., Watanabe M., Sakagami M. Functional specialization of the primate frontal cortex during decision making. *The Journal of Neuroscience* 2007; 27: 8170–8173.
13. Krawczyk D. Contributions of the prefrontal cortex to the neural basis of human decision making. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 2002; 26: 631–664.
14. Volz K.G., von Cramon D.Y. How the orbitofrontal cortex contributes to decision making — a view from neuroscience. *Progress in brain research* 2009; 174: 61–71.
15. Lee D., Seo H. Mechanisms of reinforcement learning and decision making in the primate dorsolateral prefrontal cortex. *Annals of the New York Academy of Sciences* 2007; 1104: 108–122.
16. Rushworth M.F., Behrens T.E. Choice, uncertainty and value in prefrontal and cingulate cortex. *Nature Neuroscience* 2008; 11: 389–397.
17. Eslinger P.J., Damasio A.R. Severe disturbance of higher cognition after bilateral frontal lobe ablation: patient EVR. *Neurology* 1985; 35: 1731–1741.
18. Bechara A., Damasio A.R., Damasio H., Anderson S.W. Insensitivity to future consequences following damage to human prefrontal cortex. *Cognition* 1994; 50: 7–15.
19. Bechara A., Tranel D., Damasio, H. Characterization of the decision-making deficit of patients with ventromedial prefrontal cortex lesions. *Brain* 2000; 123: 2189–2202.
20. Damasio A. *Błąd Kartezjusza*. Rebis, Poznań 1999.
21. Rolls E.T. The functions of the orbitofrontal cortex. *Brain and Cognition* 2004; 55: 11–29.
22. Butter C.M., McDonald J.A., Snyder D.R. Orality, Preference Behavior, and Reinforcement Value of Nonfood Object in Monkeys with Orbital Frontal Lesions. *Science* 1969; 164: 1306–1307.
23. Baylis L.L., Gaffan D. Amygdalotomy and ventromedial prefrontal ablation produce similar deficits in food choice and in simple object discrimination learning for an unseen reward. *Experimental Brain Research* 1991; 86: 617–622.
24. Plassmann H., O'Doherty J., Rangel A. Orbitofrontal cortex encodes willingness to pay in everyday economic transactions. *The Journal of Neuroscience* 2007; 27: 9984–9988.
25. O'Doherty J., Kringelbach M.L., Rolls E.T., Hornak J., Andrews C. Abstract reward and punishment representations in the human orbitofrontal cortex. *Nature Neuroscience* 2001; 4: 95–102.
26. Elliott R., Friston K., Dolan R. Dissociable neural responses in human reward systems. *The Journal of Neuroscience* 2000; 20: 6159–6165.
27. Grabenhorst F., Rolls E.T. Different representations of relative and absolute subjective value in the human brain. *NeuroImage* 2009; 48: 258–268.
28. Rolls E.T., Critchley H.D., Browning A., Hernadi I. The neurophysiology of taste and olfaction in primates, and umami flavor. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1998; 855: 426–437.
29. Roesch M.R., Taylor A.R., Schoenbaum G. Encoding of time-discounted rewards in orbitofrontal cortex is independent of value representation. *Neuron* 2006; 51: 509–520.
30. Green L., Myerson J. A discounting framework for choice with delayed and probabilistic rewards. *Psychological Bulletin* 2004; 130: 769–792.
31. Hsu M., Bhatt M., Adolphs R., Tranel D., Camerer C.F. Neural systems responding to degrees of uncertainty in human decision-making. *Science* 2005; 310: 1680–1683.
32. Rolls E.T., Hornak J., Wade D., McGrath J. Emotion-related learning in patients with social and emotional changes associated with frontal lobe damage. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry* 1994; 57: 1518–1524.
33. Gigerenzer G. *Gut feelings. The intelligence of the unconscious*. Allen Lane, London 2007.
34. Goldman-Rakic P.S. Regional and cellular fractionation of working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 1996; 93: 13473–13480.
35. Wallis J.D., Miller E.K. Neuronal activity in primate dorsolateral and orbital prefrontal cortex during performance of a reward preference task. *European Journal of Neuroscience* 2003; 18: 2069–2081.
36. Kobayashi S., Kawagoe R., Takikawa Y., Koizumi M., Sakagami M., Hikosaka O. Functional differences between macaque prefrontal cortex and caudate nucleus during eye movements with and without reward. *Experimental Brain Research* 2007; 176: 341–355.
37. Sakagami M., Watanabe M. Integration of cognitive and motivational information in the primate lateral prefrontal cortex. *Annals of the New York Academy of Sciences* 2007; 1104: 89–107.
38. Goel V., Dolan R.J. Anatomical segregation of component processes in an inductive inference task. *Journal of Cognitive Neuroscience* 2000; 12: 110–119.
39. Freedman D.J., Riesenhuber M., Poggio T., Miller E.K. Categorical representation of visual stimuli in the primate prefrontal cortex. *Science* 2001; 291: 312–316.
40. Pan X., Sawa K., Tsuda I., Tsukada M., Sakagami M. Reward prediction based on stimulus categorization in primate lateral prefrontal cortex. *Nature Neuroscience* 2008; 11: 703–712.
41. Sakagami M., Niki H. Spatial selectivity of go/no-go neurons in monkey prefrontal cortex. *Experimental Brain Research* 1994; 100: 165–169.
42. Wallis J.D., Anderson K.C., Miller E.K. Single neurons in prefrontal cortex encode abstract rules. *Nature* 2001; 411: 953–956.
43. Hare T.A., Camerer C.F., Rangel A. Self-control in decision-making involves modulation of the vmPFC valuation system. *Science* 2009; 324: 646–648.
44. Seo H., Barraclough J.D., Lee D. Dynamic signals related to choices and outcomes in the dorsolateral prefrontal cortex. *Cerebral Cortex* 2007; 17: i110–i117.
45. Pardo J.V., Pardo P.J., Janer K.W., Raichle M.E. The anterior cingulate cortex mediates processing selection in the Stroop attentional conflict paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1990; 87: 256–259.
46. Botvinick M., Nystrom L., Fissell K., Carter C., Cohen J. Conflict monitoring vs. selection-for-action in anterior cingulate cortex. *Nature* 1999; 402: 179–181.
47. Carter C.S., Braver T.S., Barch D.M., Botvinick M.M., Noll D., Cohen J.D. Anterior cingulate cortex, error detection,

- and the online monitoring of performance. *Science* 1998; 280: 747–749.
48. Rushworth M.F., Behrens T.E., Rudebeck P.H., Walton M.E. Contrasting roles for cingulate and orbitofrontal cortex in decisions and social behaviour. *Trends in Cognitive Sciences* 2007; 11: 168–176.
 49. Cohen M.X., Ranganath C. Reinforcement learning signals predict future decisions. *The Journal of Neuroscience* 2007; 27: 371–378.
 50. Walton M.E., Rudebeck P.H., Bannerman D.M., Rushworth M.F. Calculating the cost of acting in frontal cortex. *Annals of the New York Academy of Science* 2007; 1104: 340–356.
 51. Walton M.E., Bannerman D.M., Rushworth M.F. The role of rat medial frontal cortex in effort-based decision making. *The Journal of Neuroscience* 2002; 22: 10996–11003.
 52. Yoshida W., Ishii S. Resolution of uncertainty in prefrontal cortex. *Neuron* 2006; 50: 781–789.
 53. Rilling J., Gutman D., Zeh T., Pagnoni G., Berns G., Kilts C. A neural basis for social cooperation. *Neuron* 2002; 35: 395–405.
 54. Critchley H.D., Tang J., Glaser D., Butterworth B., Dolan R.J. Anterior cingulate activity during error and autonomic response. *NeuroImage* 2005; 26: 885–895.