



PONTIFICIA
**UNIVERSIDAD
CATÓLICA**
DEL PERÚ

FACULTAD DE LETRAS Y CIENCIAS HUMANAS
ESPECIALIDAD DE PSICOLOGÍA

**Actividad del sistema de neuronas espejo durante la percepción y
acción de movimientos de dedos**

Tesis para optar por el título de Licenciado en Psicología con mención en Psicología
Educativa que presenta el Bachiller:

Renato Paredes Venero

Asesor:
Álex Dávila

Lima, Perú

2017



Neuronas espejo durante movimiento de dedos

Agradecimientos

En este apartado quiero agradecer a todas las personas que contribuyeron directa e indirectamente en la realización de este trabajo. En especial, al profesor Álex Dávila, mi asesor de tesis y mentor profesional desde el año 2014 en el que comenzamos a idear esta investigación. Le agradezco por el cuidado y aprecio de la disciplina y el rigor en mi formación como investigador y ser humano. Además, por la inspiración y libertad para pensarme más allá de las limitaciones propias y las impuestas por el contexto y, sobre todo, le agradezco por la confianza incondicional en que como equipo de trabajo podemos alcanzar las metas que nos proponemos.

Seguidamente, quiero agradecer al equipo del CETAM y en especial a su director, el profesor Francisco Cuéllar, sin cuyo apoyo técnico, tecnológico e institucional la realización de este trabajo no hubiese sido posible. Particularmente, quiero mencionar a su asistente, Christihan Laurel, cuya contribución fue decisiva para la implementación del paradigma experimental desarrollado en esta tesis. Adicionalmente, agradezco el apoyo económico brindado por la DGI a través del programa PAIN 2015 que fue el inicio de este trabajo y en el que colaboré con Erick Carranza para introducirme a la tecnología EEG.

Finalmente, quiero agradecer a mis padres, Rony Paredes y Elena Venero, por su presencia constante, contención y cuidado incondicional durante mi vida. Agradezco a Dios por la bendición de poder contar con ellos para guiarme en mi camino hacia convertirme en la persona amorosa que he decidido ser. Por último, agradezco a todos los amigos y compañeros con los que compartí y aprendí durante mi vida universitaria, dentro y fuera del campus.

Resumen

La comprensión de los mecanismos neuronales involucrados en la percepción y acción de movimientos puede contribuir a la formación de músicos y cirujanos. En ese marco, la presente investigación tuvo como objetivo determinar la actividad del sistema de neuronas espejo durante la observación y ejecución de movimientos de dedos. Para ello, se registró la actividad cerebral de seis participantes (tres hombres y tres mujeres) con edades entre 21 y 26 años con un equipo BIOPAC durante tres condiciones experimentales: observación, ejecución y control. La tarea consistió en observar o ejecutar el movimiento de tocar las puntas de los dedos con la punta del dedo pulgar secuencialmente a una frecuencia de 2Hz. Por otra parte, la condición de control consistió en observar una almohada en posición estática. Después de descartar artefactos, se calculó la desincronización relacionada a eventos (DRE) en cada condición experimental y en cuatro bandas de frecuencia. Pruebas de Wilcoxon mostraron que la condición ejecución (Mdn = -41.70) tuvo valores de DRE más pronunciados que la condición de control (Mdn = -8.6) ($Z = -3.58$) ($r = -.73$). Asimismo, indicaron que no hubo diferencias entre la condición de observación (Mdn = -30.95) y las condiciones de ejecución ($Z = 2.04$) ($r = .42$) y control ($Z = -2.22$) ($r = -.45$). Los resultados aportan evidencia favorable pero no concluyente respecto al rol del sistema de neuronas espejo en la vinculación de la percepción y acción de movimientos de dedos. Mejoras metodológicas son necesarias para generalizar los hallazgos y evaluar sus potenciales aplicaciones en la educación.

Palabras clave: Sistema de neuronas espejo, electroencefalografía, movimiento de dedos, percepción y acción

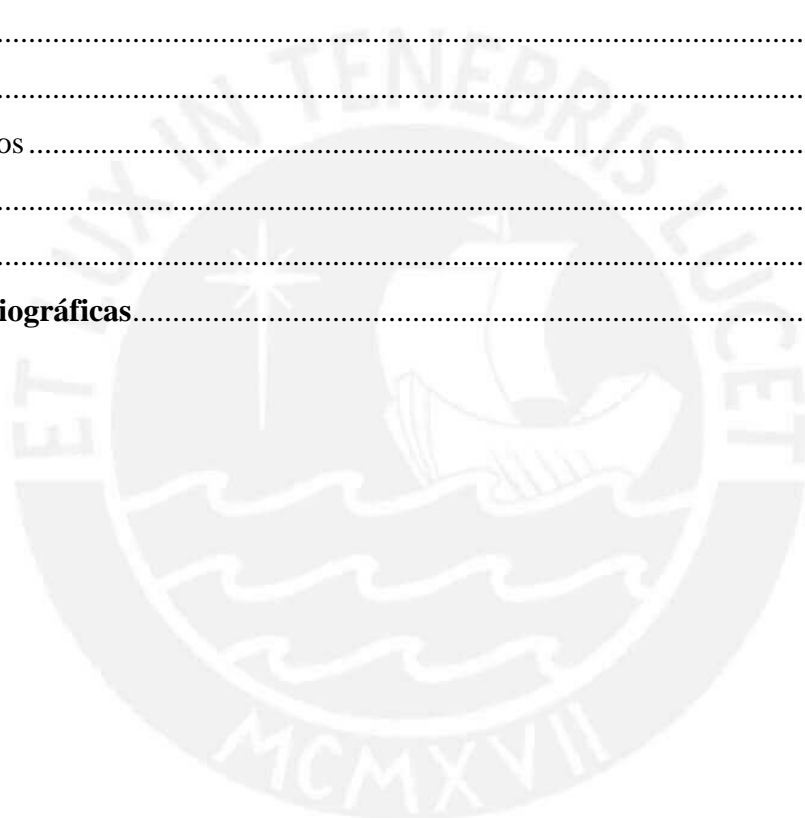
Abstract

Understanding the neural mechanisms involved in perception and action of movements can contribute to the training of musicians and surgeons. In this context, the present study was aimed to determine the activity of the mirror neuron system during observation and execution of sequential finger movements. To do this, the brain activity of six participants (three males and three females) was recorded with a BIOPAC MP100 in three experimental conditions: observation, execution and control. The experimental task was to observe or execute the movement of touching the fingertips with the tip of the thumb sequentially at a frequency of 2 Hz. Similarly, the control condition was to observe a pillow in a static position. After discarding artifacts, the event-related desynchronization (ERD) was computed in each of the three experimental conditions and in four frequency bands. Wilcoxon tests showed that the execution condition ERD values (Mdn = -41.70) were more pronounced than the control condition ones (Mdn = -8.6) ($Z = -3.58$) ($r = -.73$). They also indicated that the observation condition did not have different ERD values than the execution ($Z = 2.04$) ($r = .42$) and the control conditions ($Z = -2.22$) ($r = -.45$). These results provide supportive but not conclusive evidence regarding the role of the human mirror neuron system in linking perception and action of finger movements. Methodological improvements are required to generalize these findings and assess their potential applications in education.

Keywords: Mirror neuron system, electroencephalography, finger movement, action and perception coupling

Tabla de contenido

Agradecimientos	1
Resumen	2
Introducción	4
Método	12
Participantes.....	12
Medición	13
Procedimiento	13
Análisis de datos	15
Resultados	17
Discusión	20
Referencias bibliográficas	26



Neuronas espejo durante movimiento de dedos

En los últimos años han surgido iniciativas interdisciplinarias que están permitiendo el avance en el conocimiento de disciplinas tradicionalmente distintas entre sí y que están modificando la manera en cómo se concibe la educación superior. Tal es el caso de las que se interesan por el estudio del cuerpo, y específicamente del movimiento, lo cual ha generado como resultado la interacción entre especialistas provenientes de la psicología, ciencias cognitivas, neurociencia, robótica, educación artística y artes escénicas (Bläsing, Putke & Shack, 2010). En ese contexto, ha surgido el interés por crear propuestas educativas que consideren el funcionamiento cerebral para la formación de especialistas que requieren destreza motriz tales como cirujanos y músicos (McCaskie, Kenny & Deshmukh, 2011).

Para que propuestas educativas de este tipo puedan ser implementadas en el futuro, es necesario primero ahondar en las contribuciones que puede tener la psicología en el estudio científico del movimiento. Dichas contribuciones se enmarcan principalmente dentro de una corriente de las ciencias cognitivas que busca reconocer el rol que tiene el cuerpo para dar forma a la mente. Esta se denomina ‘embodied cognition’ y sus defensores sostienen la idea de que la mente debe ser entendida en el contexto de su relación con el cuerpo físico que interactúa con el mundo (Wilson, 2002). Este planteamiento busca trascender la visión clásica de las ciencias cognitivas en la cual se concibe a las operaciones mentales como desapegadas de los funcionamientos del cuerpo, siendo el cuerpo un mero dispositivo de salida y entrada que responde a los comandos generados por los símbolos abstractos de la mente (Goldman & Vignemont, 2009).

En ese sentido, desde la óptica de la ‘embodied cognition’, la cognición humana en lugar de caracterizarse por ser centralizada, abstracta y agudamente distinta de las vías de entrada y salida del cuerpo, habría de tener profundas raíces en el procesamiento sensoriomotriz (Wilson, 2002). Ahora bien, cabe indicar que dentro de esta vertiente existen diferentes posturas, con lo

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

cual hay autores que dan un énfasis especial a la importancia de la acción para la cognición y los roles que juegan los estados corporales en la misma, así como otros se centran en la importancia de la situación ('grounding') durante la cognición y no únicamente en los estados corporales (Barsalou, 2008; Borghi & Cimatti, 2010). Sin embargo, a grandes rasgos puede plantearse que la mayoría de las posturas coincide en que las habilidades cognitivas superiores son alcanzadas en gran medida o completamente a través de la recreación de los procesos usados inicialmente para el procesamiento de entrada sensorial o para la ejecución de acciones (Caramazza, Anzellotti, Strnad, Lingnau, 2014).

Una consecuencia de esta vertiente es un renovado interés en el estudio de los procesos cognitivos relacionados al movimiento. Específicamente, se han retomado dentro del debate científico los planteamientos de autores clásicos como Thomas Laycock, Herman Lotze y William James en relación a la actividad mental que precede a la ejecución de movimientos, la denominada 'ideo-motor theory', los cuales fueron dejados de lado con el auge del conductismo y la posterior revolución cognitiva (Koch, Keller & Prinz, 2004; Stock & Stock, 2004). Específicamente, se ha retomado la idea de que una acción determinada está representada en términos de sus consecuencias perceptuales (James, 1980), con lo cual se sugiere la existencia de una convergencia o superposición en la mente humana entre los procesos de percepción y acción (Cross & Elizarova, 2014).

En ese sentido, el renovado interés por el estudio de los procesos psicológicos relacionados al movimiento se agrupa actualmente dentro del campo conocido como cognición motora (Smith, Kosslyn & Barsalou, 2007). Dicho campo se construye precisamente sobre la base de la interacción entre los procesos psicológicos de percepción y acción, y está permitiendo profundizar en la comprensión de los procesos mentales implicados en la planificación, preparación y producción de las acciones propias, así como en la anticipación, predicción e

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

interpretación de las acciones de otros. De acuerdo a esta visión, los procesos de percepción y acción estarían entrelazados y serían interdependientes, en tanto que la percepción provee guía y retroalimentación para los movimientos que son ejecutados, y serían los movimientos mismos los que permiten la percepción.

Ligado a ello, cabe indicar que el estudio de la cognición motora se ha visto enriquecido debido al desarrollo del campo interdisciplinario denominado neurociencia cognitiva. Este se ocupa del estudio de las bases biológicas de la cognición humana en condiciones normales mediante el empleo de técnicas propias de las ciencias del cerebro en armonía con metodologías de las ciencias cognitivas (Gazzaniga, 1984). En este marco, desde la mitad del siglo veinte se han venido realizando estudios comportamentales y neurofisiológicos que permitieron corroborar que los procesos de percepción y acción se encuentran relacionados a nivel neuronal (Cross, Acquah & Ramsey, 2014).

De esta forma, se ha encontrado que la región parietal de la corteza cerebral sería el centro de convergencia de la percepción y la acción (Andersen et al., 2004). Asimismo, se ha planteado que la relación entre ambos procesos a nivel neuronal respondería a una codificación común o representación mental compartida de los movimientos percibidos y la producción de acciones (Haggard, 2005). En ese sentido, estos hallazgos le darían un sustento biológico a la denominada teoría de codificación común de la percepción y acción (Prinz, 1997).

En la misma línea, un descubrimiento que ha permitido ahondar en el estudio de las bases neuronales del entrelazamiento entre la percepción y la acción ha sido el de las denominadas neuronas espejo (Rizzolatti, Fadiga, Gallese & Fogassi, 1996; Rizzolatti, Fogassi & Gallese, 2001). Dichas neuronas conforman un mecanismo que codifica un comportamiento motriz específico que es activado por la observación de comportamientos motores similares al que codificaron, con lo cual la acción observada produce una activación motriz en el cerebro del

Neuronas espejo durante movimiento de dedos observador tal como si este estuviese programando su ejecución (Rizzolatti, Cattaneo, Fabbri-Destro & Rozzi, 2014). Si bien la presencia de estas neuronas en humanos y sus implicancias funcionales es un tema controvertido que se encuentra actualmente en debate (Caramazza et. al, 2014; Hickok, 2009), hay un número creciente de estudios realizados con técnicas tales como Electroencefalografía (EEG), Magnetoencefalografía (MEG), Estimulación Magnética Transcraneal (EMT) y Resonancia Magnética Funcional (IRMf), que permiten sustentar la existencia de un sistema de neuronas espejo en humanos (Kemmerer, 2014).

A saber, dicho sistema jugaría un rol fundamental en la comprensión de las acciones e intenciones de otros a través de un proceso de simulación motriz durante la observación de movimientos o acciones (Rizzolatti & Sinigaglia, 2010; Rizzolatti et. al, 2014). Este estaría compuesto por un circuito formado por el lóbulo parietal inferior, la corteza premotora ventral y la parte caudal del giro frontal inferior. Estas áreas, sumadas a la corteza premotora dorsal y el lóbulo parietal superior, comprenderían la red nuclear o clásica del sistema de neuronas espejo humano (Molenberghs, Cunnington & Mattingley, 2012). Además, se ha planteado que existen áreas que presentan un funcionamiento especular fuera de la red nuclear o clásica, y se activarán junto a la red nuclear en función de la modalidad de la tarea que está siendo realizada. Dichas áreas son la corteza auditiva primaria (área de Brodmann 41) y el área de Wernicke (área de Brodmann 22), ligadas al procesamiento auditivo; la corteza somatosensorial primaria y secundaria y la parte dorsal y ventral del giro postcentral (áreas de Brodmann 5 y 2), vinculadas al procesamiento somatosensorial; y el lóbulo de la ínsula, el núcleo amigdalino y el giro cingulado, implicados en el procesamiento de emociones.

Ahora bien, cabe indicar que las conclusiones extraídas en relación al funcionamiento y localización de las neuronas espejo en humanos se han basado principalmente en estudios realizados dentro del paradigma experimental 'grasping' (Rizzolatti et. al, 2014). Este consiste en

Neuronas espejo durante movimiento de dedos registrar la actividad cerebral de los sujetos experimentales durante la observación, simulación y/o ejecución de una mano realizando movimientos orientados a un objetivo, en este caso el tomar un objeto, y la comparación de las misma con situaciones de control (Grèzes & Decety, 2001; Rizzolatti & Craighero, 2004; Rizzolatti & Sinigaglia, 2010). Por ello, en los últimos años se han venido realizando estudios que buscan lograr aproximaciones más ecológicas que permitan profundizar en la comprensión del funcionamiento de las neuronas espejo en situaciones más cercanas a la vida cotidiana (Cross et. al, 2014).

Dentro de estas investigaciones, podemos mencionar aquellas que emplean la percepción y/o ejecución de movimientos de dedos para profundizar en el estudio de las bases neuronales que entrelazan la percepción y la acción (Andres et. al, 1999; Berends, Wolkorte, Ijzerman & van Putten, 2013; Calmels et. al, 2006; Calmels, Hars, Holmes, Jarry & Stam, 2008; Cochin, Barthelemy, Roux & Martineau, 1999; Jackson, Meltzoff & Decety, 2006) A saber, estos estudios tienen la particularidad de permitir estudiar el movimiento ‘puro’ (no dirigido a un objeto), el cual puede ser examinado en diferentes niveles de complejidad. De esta manera, dentro de este paradigma pueden crearse situaciones experimentales que comprendan tareas de movimientos secuenciales de dedos semejantes a las realizadas por profesionales tales como cirujanos y músicos.

En esta línea de investigación cabe destacar la utilización de la electroencefalografía para el estudio de los correlatos neuronales que tiene la percepción y acción de movimientos secuenciales de dedos (Calmels et. al, 2006; Calmels, Hars, Holmes, Jarry & Stam, 2008). Esta técnica propia de las neurociencias cognitivas permite lograr una resolución temporal alta en el registro de la actividad de la corteza cerebral, aunque en detrimento de la resolución espacial (Pereyra, 2011). Así, por ejemplo, en un primer estudio Calmels et. al (2006) utilizaron la desincronización relacionada a eventos (DRE) de los ritmos mu para registrar la actividad del

Neuronas espejo durante movimiento de dedos
sistema de neuronas espejo durante la observación y ejecución de movimientos secuenciales de dedos sincronizados con un metrónomo, y encontraron que ambas tareas modulan la DRE en las bandas alfa y beta en todos los electrodos posicionados en la superficie del cuero cabelludo.

Los ritmos μ son una oscilación electroencefalográfica con frecuencias dominantes en las bandas 8-13 Hz (Alfa) y 15-25 Hz (Beta), caracterizada por presentarse en periodos breves (de 0.5 a 2s) en la corteza sensoriomotriz (Pineda, 2005), y que puede ser usada como marcador electrofisiológico del mecanismo espejo en humanos (Rizzolatti et al., 2014). De manera más específica, se ha propuesto que la supresión de las ondas μ ocurridas durante la observación de acciones puede ser usadas como una medida selectiva de la actividad del sistema de neuronas espejo en humanos (Arnstein, Cui, Keysers, Mauritis & Gazzola, 2011; Cannon et al., 2014; Cochin et. al, 1999; Meirovitch, Harris, Dayan, Arieli & Flash, 2015; Oberman, McCleery, Ramachandran & Pineda, 2007). Para esclarecer este planteamiento, es necesario presentar un concepto propio de los métodos en neurociencias cognitivas: la desincronización relacionada a eventos. Además, conviene explicar con más detalle la relación funcional de dicha actividad neuronal con el mecanismo neuronal en cuestión.

La desincronización relacionada a eventos ('Event-related Desynchronization') o DRE puede definirse como una disminución en la potencia de una banda de frecuencia específica en la actividad EEG registrada, la cual indicaría el decrecimiento de la sincronía de la población neuronal subyacente (Pfurtscheller & da Silva, 1999). Dicho concepto, relacionado a los potenciales relacionados a eventos (PRE), se caracteriza por reflejar cambios en la actividad de las interacciones locales entre neuronas principales e interneuronas que controlan los componentes de frecuencia de la actividad EEG registrada. Además, funcionalmente los ERD se asocian a un incremento en la excitabilidad de las neuronas corticales durante el procesamiento

Neuronas espejo durante movimiento de dedos sensorial, cognitivo y motriz, con lo cual se les vincula a las funciones cerebrales relacionadas al movimiento (Meirovitch et al., 2015).

En cuanto al sistema de neuronas espejo, la DRE de los ritmos mu aparentemente reflejan la traducción de ‘mirar’ y/o ‘oír’ en ‘hacer’, para lo cual requieren de la activación de múltiples generadores de ondas alfa provenientes de dominios independientes como la visión, audición y los dominios somatosensoriales, los cuales son agrupados y vinculados cuando se encuentran comprometidos en la traducción de la percepción en la acción (Pineda, 2005). En ese sentido, se ha encontrado un decrecimiento de la potencia mu durante la ejecución, imaginación y la observación de un movimiento. Además, dichos ritmos también están modulados por las acciones orientadas a objetos, con lo cual puede plantearse que la dinámica de los ritmos mu refleja la actividad del sistema de neuronas espejo (Pineda, 2005; Rizzolatti, et al., 2014), concretamente cuando esta ocurre en la parte ventral del giro postcentral, el lóbulo parietal inferior y la corteza premotora dorsal (Arnstein et al., 2011).

Ahora bien, en base a lo reseñado conviene resaltar que dentro de los estudios que utilizan los movimientos secuenciales de dedos para estudiar las bases neuronales de la percepción y la acción mediante electroencefalografía, se han utilizado dos medidas distintas para registrar la actividad del sistema de neuronas espejo. Al respecto, cabe mencionar que esto no permite que las conclusiones extraídas en dichos estudios puedan ser tomadas como equivalentes para interpretar la actividad del mencionado sistema en las situaciones experimentales estudiadas (Hars, Hars, Stam & Calmels, 2011). De esta manera, se hace necesario incorporar en un nuevo estudio las mejoras metodológicas propuestas por Calmels et. al (2008) y medir la actividad del sistema de neuronas espejo mediante la DRE tal como se utilizó en un estudio previo (Calmels et. al, 2006), dado que esta es la medida electroencefalográfica aceptada como indicador de la actividad del sistema de neuronas espejo (Rizzolatti et. al, 2014).

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

Por todo lo anterior, la presente investigación tiene como objetivo determinar la actividad del sistema de neuronas espejo durante la observación y ejecución de movimientos secuenciales de dedos. De esta forma, se espera encontrar que existirá actividad del sistema de neuronas espejo durante la observación y ejecución de dichos movimientos, y que esta será más pronunciada durante la ejecución de los mismos. Asimismo, se espera encontrar que tanto durante la observación y ejecución de movimientos el mencionado sistema presentará mayor actividad en comparación a una condición de control experimental.



Método

Participantes

Seis participantes (3 hombres y 3 mujeres) con edades entre 21 y 26 años ($M = 23.1$, $DE = 1.9$) fueron seleccionados para el estudio. Estos reportaron presentar visión normal o corregida y no contar con antecedentes de desórdenes psiquiátricos o neurológicos. Para determinar la dominancia manual de los participantes se utilizó una traducción directa ('forward') del inventario de Edimburgo (Oldfield, 1971). Se estimó la validez de contenido de la traducción de los ítems e instrucciones por medio de criterio de jueces, para lo cual se utilizó el coeficiente V de Aiken (1980).

Dicho indicador arrojó que las instrucciones y once de los doce ítems de la prueba superaron el punto de corte de 0.8 ($p < 0.05$), con lo cual el coeficiente de validez calculado obtiene significancia estadística (Aiken, 1985). Por ello, se excluyó el ítem número nueve de la traducción realizada a la prueba al momento de aplicarla a los participantes. De esta manera, todos los participantes presentaron dominancia manual derecha registrando un coeficiente de lateralidad (C.L.) positivo ($M = 0.6$).

Adicionalmente, se les brindó consentimiento informado de manera escrita y no se les informó respecto al propósito del estudio. Cabe mencionar que el protocolo de consentimiento informado se ajustó a lo propuesto por el Comité de Ética para la Investigación con Seres Humanos y Animales de la PUCP (CEISHA). Una vez finalizada la sesión experimental, se dio una breve devolución a los participantes respecto a los propósitos del estudio y las técnicas experimentales utilizadas. Además, se considera realizar una reunión de devolución de resultados grupales a quienes contribuyeron en la investigación.

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

Medición

Las señales electroencefalográficas fueron registradas por medio del sistema BIOPAC MP 100 (Biopac Systems) conectado a un amplificador EEG100C y a un CAP100C que permitió adquirir señales de electrodos posicionados de acuerdo al Sistema Internacional 10-20 (Jasper, 1958). Dicho instrumento fue configurado para emplear una tasa de muestreo de 2000 Hz y aplicar filtros en línea de pasa baja y alta en las frecuencias 100Hz y 0.005 Hz respectivamente.

De esta manera, la actividad eléctrica del cerebro fue recogida con el mencionado sistema colocando un electrodo en la posición Cz. Asimismo, dos electrodos ubicados en la posición Fz y Fpz fueron utilizados como referencia y tierra respectivamente. Este posicionamiento de electrodos fue escogido para optimizar la adquisición de señales provenientes de la corteza motora (Choi, Lee, Wang & Hong, 2006). Además, antes de iniciar la experimentación se registró que la impedancia estuviese por debajo de $5k\Omega$ entre cada par de electrodos de acuerdo a lo sugerido por los estándares de la técnica (Teplan, 2002).

Procedimiento

El experimento fue llevado a cabo en una sala con persianas y luz blanca provista por el CETAM de la PUCP en horarios que oscilaron entre las 9:00 y las 18:00. Los participantes fueron examinados en tres condiciones experimentales: observación, ejecución y control. En las condiciones observación y ejecución, se le solicitó al participante que observe o ejecute una secuencia de movimientos de dedos. Los movimientos consistieron en tocar la punta de los dedos índice, medio, anular y meñique con la punta del dedo pulgar de manera secuencial a una frecuencia de 2Hz, la cual fue controlada por medio de un metrónomo digital. La duración de la tarea fue de 4 segundos y constó de 8 toques de dedos.

Por otra parte, en la condición de control se le solicitó al participante que observe un video de una almohada azul en posición estática, el cual contó con una duración de 4 segundos.

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

Las tres condiciones experimentales contaron con una pantalla gris de preparación previa al movimiento con una duración de 4 segundos y una pantalla gris de relajación posterior al movimiento con una duración de 6 segundos (véase figura 1). En el caso de la condición ejecución, se presentó una pantalla gris después de la pantalla de preparación y se colocó una almohada azul frente al participante, dándole la indicación de apoyar su mano derecha sobre ella para realizar los movimientos. Además, se reprodujo el sonido del metrónomo digital a la frecuencia de 2Hz durante la presentación de la pantalla gris.



Figura 1. Ensayo experimental. Se presentó la pantalla de preparación durante 4 segundos, el video o pantalla gris durante 4 segundos y la pantalla de relajación durante 6 segundos.

De esta forma, cada ensayo experimental tuvo una duración de 14 segundos y fue repetido 40 veces en cada una de las condiciones. Esto fue realizado con el fin de obtener suficiente información para promediar las señales registradas y poder calcular la desincronización relacionada a eventos (Pfurtscheller & da Silva, 1999). La sesión experimental fue controlada con un computador por medio del software Psychopy2 (Peirce, 2007) y se realizó en tres bloques correspondientes a cada condición experimental con un intervalo de 5 minutos entre cada bloque.

La secuencia de los bloques (observación, ejecución y control) fue permutada de manera tal que se generaron seis secuencias diferentes y se asignó a cada una de ellas a un participante distinto. Además, para evitar efectos de aprendizaje los participantes fueron entrenados por el experimentador en la ejecución del movimiento antes de iniciar la sesión experimental. Para ello,

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

se consideró que el participante estaba entrenado en el movimiento después de ejecutarlo cinco veces consecutivas sin cometer errores. Adicionalmente, se les solicitó mantener la mirada fija en la cruz de fijación ubicada al centro del monitor durante las tres fases y mantener una postura fija durante cada bloque del experimento con el fin de reducir los artefactos generados por movimientos oculares y musculares.

Análisis de datos

Los datos recogidos fueron procesados con el software libre EEGLAB (v. 13.5.4b), el cual es un aplicativo del programa informático Matlab que permite realizar análisis de datos de EEG (Delorme & Makeig, 2004). En primer lugar, se segmentaron los datos de EEG recogidos en cada uno de los bloques en 40 ensayos de 14 segundos de duración, los cuales corresponden a las fases de preparación, movimiento (observación o ejecución) y relajación. Posteriormente, se descartaron los ensayos que contenían artefactos utilizando el método de la probabilidad. De esta manera, eliminó aquellos ensayos que presentaban valores de voltaje por encima o por debajo de tres desviaciones estándar sobre la media.

Para calcular la Desincronización relacionada a eventos (DRE) durante la fase movimiento, se utilizó el aplicativo de EEGLAB denominado CRB analysis (Goljahani, Bisiacchi & Sparacino, 2014) el cual permite estimar dicha medida de acuerdo al procedimiento propuesto por Pfurtscheller & Lopes da Silva (1999). De esta forma, se realizó el cálculo tomando como línea base el primer segundo de la fase de preparación y se pidió al software que arroje los valores de DRE correspondientes a la fase de movimiento (entre el segundo 4 y 8 de cada ensayo) en las bandas de frecuencia 7-10Hz, 10-13Hz, 13-20Hz y 20-30Hz (véase figura 2). Los límites de las bandas de frecuencia fueron los mismos que se emplearon en el estudio de Calmels et. al (2006).

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

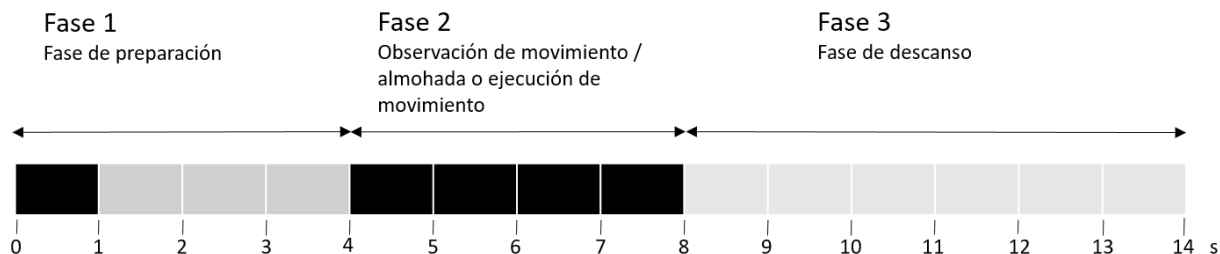


Figura 2. Diagrama de cada ensayo para ser analizado independientemente de la condición experimental.

Las secciones sombreadas fueron utilizadas para el análisis EEG. El primer segundo de la fase 1 fue tomado como periodo de referencia para el cálculo de la DRE en la fase 2.

En consecuencia, por cada participante se contó con 12 valores de DRE distribuidos en tres condiciones experimentales y cuatro bandas de frecuencia. Para analizar los datos, se optó por emplear contrastes no paramétricos dado que algunos autores reportan que son las pruebas más apropiadas para el tratamiento de los datos de EEG (Maris & Oostenveld, 2007) y, de manera más específica, se ha sugerido que son las más adecuadas para comparar valores de DRE (Graumann & Pfurtscheller, 2006). Las comparaciones estadísticas y gráficas fueron realizadas con los softwares R versión 3.2.3 y Windows Microsoft Excel 2010.

Resultados

Tres pruebas no paramétricas fueron empleadas para contrastar cada par de condiciones usando valores alfa de .02 para cada prueba, los cuales fueron corregidos por el método de Bonferroni (Shaffer, 1995). Tres pruebas de rangos con signo de Wilcoxon mostraron que la condición ejecución (Mdn = -41.70) tuvo valores de DRE más pronunciados que la condición de control (Mdn = -8.6) ($Z = -3.58$) ($r = -.73$). Asimismo, indicaron que la condición observación (Mdn = -30.95) no presentó diferencias significativas con la condición ejecución ($Z = 2.04$) ($r = .42$) ni con la condición control ($Z = -2.22$) ($r = -.45$). Los contrastes reportados pueden apreciarse gráficamente en la figura 3.

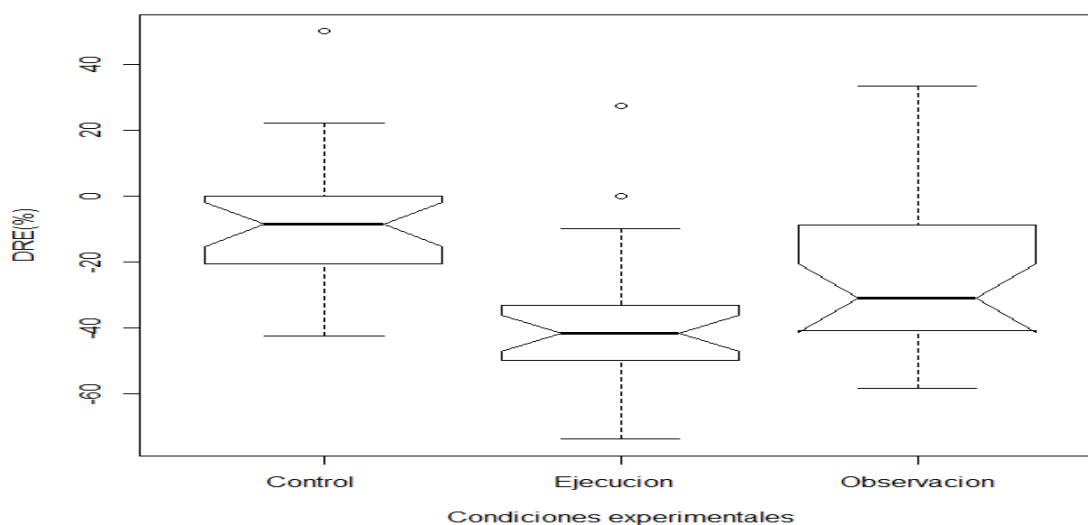


Figura 3. Diagrama de cajas con muescas para la comparación entre condiciones experimentales.

De manera análoga, se realizaron seis pruebas no paramétricas para contrastar cada par de bandas de frecuencia usando valores alfa de .008 para cada prueba, los cuales fueron corregidos por el método de Bonferroni. Seis pruebas de rangos con signo de Wilcoxon mostraron que no

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

hubo diferencias significativas entre las cuatro bandas de frecuencia. Las comparaciones reportadas pueden apreciarse gráficamente en la figura 4.

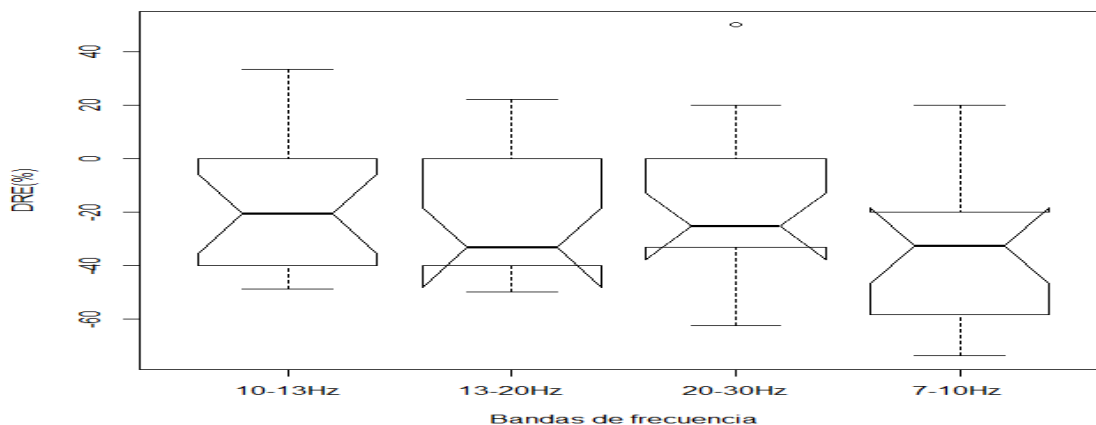


Figura 4. Diagrama de cajas con muescas para la comparación entre bandas de frecuencia.

Por último, se realizaron sesenta y seis pruebas no paramétricas para contrastar cada una de las 12 interacciones de banda de frecuencia y condición experimental usando valores alfa de .001 para cada prueba, los cuales fueron corregidos por el método de Bonferroni. Sesenta y seis pruebas de rangos con signo de Wilcoxon mostraron que no hubo diferencias significativas en cada una de las interacciones entre condiciones experimentales y bandas de frecuencia. Las comparaciones mencionadas pueden apreciarse gráficamente en la figura 5.

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

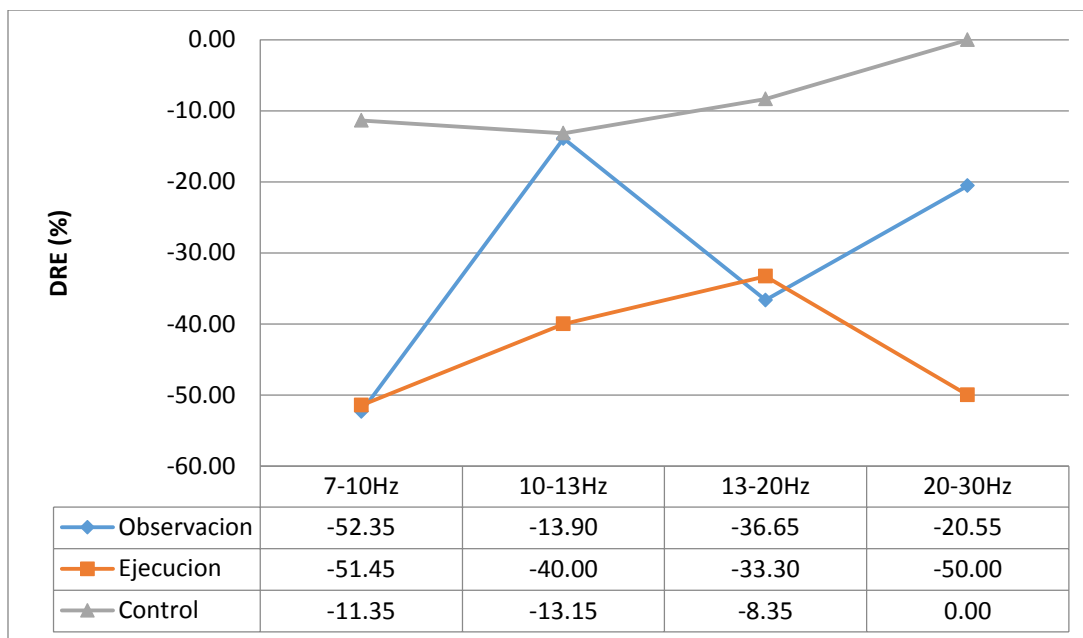


Figura 5. Diagrama de líneas para la interacción entre los factores condición y banda de frecuencia.

Discusión

Las comparaciones estadísticas entre condiciones experimentales muestran que hubo diferencias en la desincronización relacionada a eventos (DRE) durante la ejecución de movimientos secuenciales de dedos y la condición de control experimental. Al ser la DRE de las bandas de frecuencia alfa y beta la medida de la actividad del sistema de neuronas espejo (Pineda, 2005; Rizzolatti et al, 2014), estos resultados podrían indicar que el sistema en cuestión se activó en mayor medida en la condición ejecución en comparación a la condición de control, lo cual concuerda con un estudio previo (Calmels et. al, 2008) y una de las hipótesis planteadas en este estudio.

Asimismo, se encontró que los valores de DRE en la condición ejecución no fueron significativamente distintos a los registrados en la condición observación. Esto entra en contradicción con una de las hipótesis planteadas y con estudios previos donde se halló que los valores de DRE son menos pronunciados durante la observación de movimientos (Calmels et. al, 2006). Adicionalmente, se encontró también que los valores de DRE no fueron significativamente distintos entre las condiciones observación y control.

De acuerdo a un estudio previo y a las hipótesis planteadas, lo esperado era que durante la condición de control experimental se registrase una actividad menor del sistema de neuronas espejo en comparación a las condiciones ejecución y observación (Calmels et. al, 2008), lo cual en este estudio se cumplió únicamente cuando se le comparó con la condición de ejecución de movimientos. Al respecto, cabe mencionarse que los tamaños del efecto son medianos ($r > .3$) en dichas comparaciones, por lo cual podría ocurrir que hay una diferencia que no está siendo capturada por los contrastes estadísticos empleados. De manera más específica, puede mencionarse que la corrección Bonferroni utilizada en este estudio se caracteriza por ser conservadora y ,por esta razón, algunos autores sugieren utilizar alternativas más sensibles a

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

captar las diferencias cuando se realizan comparaciones múltiples en los estudios de EEG (Maris & Oostenveld, 2007; Kilner & Friston, 2010).

Por otra parte, conviene resaltar que en el mencionado estudio la actividad del sistema de neuronas espejo fue registrada con una medida distinta a la DRE, lo cual podría explicar por qué en este trabajo se obtuvo resultados diferentes. En efecto, la comparación de cambios de poder locales (los cuales registra la DRE) con la sincronización interregional global (la cual se utilizó en el estudio citado) no es directa, en tanto que ambos son indicadores de fenómenos diferentes que ocurren simultáneamente y muestran patrones espacio temporales distintos (Hars et. al, 2011).

Asimismo, puede que el equipo de EEG utilizado en la presente investigación (BIOPAC MP100) no haya permitido determinar con precisión las diferencias entre las condiciones observación y control, así como en las condiciones observación y ejecución. En efecto, actualmente existen versiones más recientes del sistema (BIOPAC MP150/160) que han mejorado el desempeño para mediciones neurofisiológicas en términos de tasa de muestreo que presenta la versión MP100. Además, el hardware utilizado en el presente estudio permitió únicamente la medición de actividad EEG en un solo electrodo, lo cual difiere del procedimiento empleado en estudios previos (Calmels et. al, 2006; Calmels et. al, 2008) en los cuales se emplearon 19 electrodos para recoger la actividad del sistema de neuronas espejo en las distintas áreas del cuero cabelludo delimitadas por el sistema internacional 10-20 (Jasper, 1958).

En cuanto a los resultados hallados en relación a las bandas de frecuencia y su interacción con las condiciones experimentales, puede señalarse que (además de las limitaciones de sensibilidad de las pruebas estadísticas empleadas) es posible que haya interferido un efecto no controlado de las diferencias individuales en el funcionamiento de las bandas de frecuencia alfa, el cual habría contribuido a que no se registren diferencias estadísticamente significativas

Neuronas espejo durante movimiento de dedos
entrando en contradicción con estudios previos (Calmels et. al, 2006; Calmels et. al, 2008). Si bien la separación en cuatro bandas de frecuencias fijas que se empleó en este estudio es una práctica común dentro del paradigma (Calmels et. al, 2006; Cochin et. al, 1999), desde hace algunos años se ha venido afirmando que los límites de las bandas de frecuencia no serían fijos sino variables de persona a persona y que la delimitación comúnmente utilizada estaría introduciendo sesgos en las investigaciones electroencefalográficas realizadas hasta la fecha (Haegens, Cousijn, Wallis & Harrison & Nobre, 2014).

A partir de los resultados obtenidos puede concluirse de manera preliminar que en el experimento realizado hubo una actividad más pronunciada del sistema de neuronas espejo durante la ejecución de movimientos en comparación a una condición de control, y que esta no sería significativamente distinta a la activación ocurrida durante la observación de movimientos. Esto aportaría evidencia favorable respecto a la vinculación entre la percepción y la acción que proporcionaría el mencionado mecanismo neuronal (Kemmerer, 2014) y, de manera más específica, en el caso de los movimientos ‘puros’ no dirigidos a un objetivo (Jackson et. al, 2006). Asimismo, dentro del debate relacionado a las explicaciones funcionales del sistema de neuronas espejo, la ausencia de diferencias significativas entre la observación y ejecución de movimientos reportada en este estudio brindaría evidencia favorable al modelo del emparejamiento directo (‘direct matching’) propuesto para dicho mecanismo neuronal (Michael, 2011). Sin embargo, el hecho de que no se encontraran diferencias estadísticamente significativas entre las condiciones de observación y control no hace posible afirmar de manera concluyente que el sistema de neuronas espejo humano funcionó como un vínculo entre la percepción y acción de movimientos.

Como limitaciones al presente trabajo, puede señalarse que es posible que la tarea de la condición de control no haya representado una verdadera situación de reposo. En efecto, ha sido

Neuronas espejo durante movimiento de dedos reportado que cuando un individuo no está activamente comprometido con un comportamiento, actividades mentales pueden ocurrir de manera espontánea (Calmels et. al, 2008), lo cual podría explicar la leve actividad cognitiva registrada durante la medición realizada a dicha condición. Así, podría pensarse que dicha actividad habría contribuido a que no se visibilice la diferencia entre esta y la condición de observación de movimientos.

Ahora bien, para que estos resultados puedan ser generalizables, futuros estudios deben contar con un número de muestra definido en antelación tomando en consideración la potencia estadística y las comparaciones a ser realizadas, lo cual permitiría realizar contrastes estadísticos intra-sujetos apropiados para el análisis de datos de EEG y favorecer la replicación de resultados (Button et. al, 2013). Adicionalmente, se sugiere la utilización de un mayor número de electrodos de manera que puedan tomarse mediciones globales de la actividad eléctrica recogida en el cuero cabelludo. Esto debido a que registrar únicamente la actividad cerebral en puntos donde se piensa que hay un efecto introduce un sesgo estadístico al momento de realizar las comparaciones entre condiciones experimentales y puede aumentar el riesgo de reportar falsos positivos (Kilner, 2013).

En esta misma línea, se sugiere considerar la utilización de equipos de EEG de alta densidad, los cuales permitirían reconstruir el origen cortical de las señales captadas en la superficie del cuero cabelludo (Srinivasan, Tucker & Murias, 1998), así como poder emplear análisis estadísticos más robustos para tratar el problema de las comparaciones múltiples tales como la inferencia topológica (Kilner & Friston, 2010). Finalmente, se sugiere implementar mejoras metodológicas para controlar la actividad cognitiva durante la condición de control, considerar un acondicionamiento de la señal más preciso utilizando técnicas tales como el análisis de componentes independientes (ICA) (Viola et. al, 2009) y utilizar métodos

Neuronas espejo durante movimiento de dedos automatizados y objetivos para definir los límites de la banda de frecuencia alfa (Goljahani et. al, 2012).

En suma, los resultados presentados en esta investigación sugieren que para obtener resultados concluyentes acerca del rol del sistema de neuronas espejo humano en la vinculación entre la percepción y la acción, se requiere continuar haciendo esfuerzos para robustecer el paradigma experimental y favorecer la replicación independiente de resultados. Dado que la discusión respecto al alcance de la teoría de las neuronas espejo continúa siendo un tema controversial, la mencionada actividad científica sería necesaria antes de explorar y/o derivar aplicaciones prácticas tales como considerar el mencionado mecanismo neuronal durante el diseño de propuestas educativas, especialmente en ámbitos de educación superior que requieren niveles elevados de destreza motora como la formación de músicos o cirujanos que fue mencionada en la elaboración de este estudio.

A manera de reflexión final puede mencionarse que es necesario tomar cuidado respecto al masivo alcance que está teniendo la difusión de la investigación en neurociencias y los intentos por incorporarla en el ámbito educativo. En efecto, investigaciones han mostrado que el hecho de contar con información neurocientífica puede influir en el juicio de los no expertos en el área acerca de explicaciones poco plausibles acerca del funcionamiento de la cognición humana (Weisberg, Keil, Goodstein, Rawson & Gray, 2008) y, en particular, la utilización de imágenes cerebrales puede ser particularmente persuasiva al momento de argumentar en favor de una explicación sobre un proceso cognitivo (McCabe & Castel, 2007). Esto sumado a la crisis de replicabilidad por la que está atravesando la neurociencia (Button et. al, 2013) y los recientes cuestionamientos a la validez de una parte de los estudios de resonancia magnética funcional (Eklund, Nichols & Knutsson, 2016), hace necesario tomar una posición cautelosa antes de

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

trasladar las metodologías de la investigación básica a la investigación aplicada y/o al uso profesional de los hallazgos en el ámbito educativo.

Asimismo, cabe resaltar los esfuerzos sistemáticos que están realizándose para integrar los avances en la investigación neurocientífica, el aprendizaje de máquinas, la psicología y la educación para el desarrollo de una nueva ciencia del aprendizaje que progresivamente está siendo implementada en propuestas educativas experimentales (Meltzoff, Kuhl, Movellan & Sejnowski, 2009). En dicha integración, el estudio de las vinculaciones entre la percepción y la acción es un componente clave para promover el aprendizaje por imitación y la interacción social desde una perspectiva computacional del aprendizaje. En ese sentido, una aplicación de este campo de conocimiento puede darse en el diseño de intervenciones con niños con discapacidades de origen neurológico, tales como dislexia (Tallal, 2004) o desórdenes del espectro autista (Huijnen, Lexis, Jansens & Witte, 2016), quienes pueden ser estimulados mediante programas de computadora o robots sociales diseñados para entrenar los mecanismos neuronales comprometidos.

Referencias Bibliográficas

- Aiken, L. R. (1980). Content validity and reliability of single items or questionnaires. *Educational and Psychological Measurement*, 40(4), 955-959.
- Aiken, L. R. (1985). Three coefficients for analyzing the reliability and validity of ratings. *Educational and psychological measurement*, 45(1), 131-142.
- Andersen, R., Meeker, D., Pesaran, B., Breznen, B., Buneo, C., & Scherberger, H. (2004). "Sensorimotor Transformations in the Posterior Parietal Cortex". En M. Gazzaniga, *The Cognitive Neurosciences* (463-474). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Andres, F. G., Mima, T., Schulman, A. E., Dichgans, J., Hallett, M., & Gerloff, C. (1999). Functional coupling of human cortical sensorimotor areas during bimanual skill acquisition. *Brain*, 122(5), 855-870. doi: 10.1093/brain/122.5.855
- Arnstein, D., Cui, F., Keysers, C., Maurits, N. M., & Gazzola, V. (2011). μ -suppression during action observation and execution correlates with BOLD in dorsal premotor, inferior parietal, and SI cortices. *The Journal of Neuroscience*, 31(40), 14243-14249. doi:10.1523/JNEUROSCI.0963-11.2011
- Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annual Review of Psychology*, 59, 617-645. doi:10.1146/annurev.psych.59.103006.093639
- Berends, H. I., Wolkorte, R., Ijzerman, M. J., & van Putten, M. J. A. M. (2013). Differential cortical activation during observation and observation and imagination. *Experimental brain research*, 229(3), 337-345. doi: 10.1007/s00221-013-3571-8
- Bläsing, B., Puttke, M., & Schack, T. (Eds.). (2010). *The neurocognition of dance: Mind, movement and motor skills*. London: Psychology Press.

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

- Borghi, A. M., & Cimatti, F. (2010). Embodied cognition and beyond: Acting and sensing the body. *Neuropsychologia*, 48(3), 763-773. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.10.029
- Button, K. S., Ioannidis, J. P., Mokrysz, C., Nosek, B. A., Flint, J., Robinson, E. S., & Munafò, M. R. (2013). Power failure: why small sample size undermines the reliability of neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*, 14(5), 365-376. doi: 10.1038/nrn3475
- Calmels, C., Holmes, P., Jarry, G., Lévèque, J. M., Hars, M., & Stam, C. J. (2006). Cortical activity prior to, and during, observation and execution of sequential finger movements. *Brain topography*, 19(1-2), 77-88. doi: 10.1007/s10548-006-0014-x
- Calmels, C., Hars, M., Holmes, P., Jarry, G., & Stam, C. J. (2008). Non-linear EEG synchronization during observation and execution of simple and complex sequential finger movements. *Experimental brain research*, 190(4), 389-400. doi: 10.1007/s00221-008-1480-z
- Caramazza, A., Anzellotti, S., Strnad, L., & Lingnau, A. (2014). Embodied cognition and mirror neurons: A critical assessment. *Annual review of neuroscience*, 37, 1-15. doi:10.1146/annurev-neuro-071013-013950
- Cannon E.N., Yoo K.H., Vanderwert R.E., Ferrari P.F., Woodward A.L., Fox N.A. (2014). Action Experience, More than Observation, Influences Mu Rhythm Desynchronization. *PLoS ONE* 9(3): e92002. doi:10.1371/journal.pone.0092002
- Choi, S. H., Lee, M., Wang, Y., & Hong, B. (2006). Estimation of optimal location of EEG reference electrode for motor imagery based BCI using fMRI. En *Engineering in Medicine and Biology Society, 2006. EMBS'06. 28th Annual International Conference of the IEEE*, 1193-1196. doi: 10.1109/IEMBS.2006.260270

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

- Cochin, S., Barthelemy, C., Roux, S., & Martineau, J. (1999). Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *European Journal of Neuroscience*, 11(5), 1839-1842. doi:10.1046/j.1460-9568.1999.00598.x
- Cross, E. S., Acquah, D., & Ramsey, R. (2014). A review and critical analysis of how cognitive neuroscientific investigations using dance can contribute to sport psychology. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 7(1), 42-71. doi:10.1080/1750984X.2013.862564
- Cross, E. S., & Elizarova, A. (2014). Motor control in action: using dance to explore the intricate choreography between action perception and production in the human brain. En M. F. Levin (Ed.), *Progress in Motor Control* (pp. 147-160). Springer: New York. doi: 10.1007/978-1-4939-1338-1_10
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of neuroscience methods*, 134(1), 9-21. doi: 10.1016/j.jneumeth.2003.10.009
- Eklund, A., Nichols, T. E., & Knutsson, H. (2016). Cluster failure: Why fMRI inferences for spatial extent have inflated false-positive rates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 201602413. doi: 10.1073/pnas.1602413113
- Eichele, T., Calhoun, V. D., & Debener, S. (2009). Mining EEG-fMRI using independent component analysis. *International Journal of Psychophysiology*, 73(1), 53-61. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2008.12.018
- Gazzaniga, M. S. (Ed.). (1984). *Handbook of cognitive neuroscience*. New York: Plenum Press.
- Goldman, A., & de Vignemont, F. (2009). Is social cognition embodied? *Trends in cognitive sciences*, 13(4), 154-159. doi:10.1016/j.tics.2009.01.007

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

- Goljahani, A., D'Avanzo, C., Schiff, S., Amodio, P., Bisiacchi, P., & Sparacino, G. (2012). A novel method for the determination of the EEG individual alpha frequency. *NeuroImage*, *60*(1), 774-786. doi: 10.1016/j.neuroimage.2011.12.001
- Goljahani, A., Bisiacchi, P., & Sparacino, G. (2014). An EEGLAB plugin to analyze individual EEG alpha rhythms using the “channel reactivity-based method”. *Computer methods and programs in biomedicine*, *113*(3), 853-861. doi: 10.1016/j.cmpb.2013.12.010
- Graimann, B., & Pfurtscheller, G. (2006). Quantification and visualization of event-related changes in oscillatory brain activity in the time–frequency domain. *Progress in brain research*, *159*, 79-97. doi: 10.1016/S0079-6123(06)59006-5
- Grèzes, J., & Decety, J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: a meta-analysis. *Human brain mapping*, *12*(1), 1-19. doi: 10.1002/1097-0193(200101)12:13.0.CO;2-V
- Haegens, S., Cousijn, H., Wallis, G., Harrison, P. J., & Nobre, A. C. (2014). Inter-and intra-individual variability in alpha peak frequency. *Neuroimage*, *92*, 46-55. doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.01.049
- Haggard, P. (2005). Conscious intention and motor cognition. *Trends in cognitive sciences*, *9*(6), 290-295. doi:10.1016/j.tics.2005.04.012
- Hars, M., Hars, M., Stam, C. J., Calmels, C. (2011). Effects of visual context upon functional connectivity during observation of biological motions. *PloS one*, *6*(10), e25903. doi: 10.1371/journal.pone.0025903
- Hickok, G. (2009). Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans. *Journal of cognitive neuroscience*, *21*(7), 1229-1243. doi:10.1162/jocn.2009.21189

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

- Huijnen, C. A., Lexis, M. A., Jansens, R., & Witte, L. P. (2016). Mapping Robots to Therapy and Educational Objectives for Children with Autism Spectrum Disorder. *Journal of autism and developmental disorders*, 46(6), 2100-2114. doi: 10.1007/s10803-016-2740-6
- Jackson, P. L., Meltzoff, A. N., & Decety, J. (2006). Neural circuits involved in imitation and perspective-taking. *Neuroimage*, 31(1), 429-439. doi: 10.1016/j.neuroimage.2005.11.026
- Jasper, H. H. (1958). The ten twenty electrode system of the international federation. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 10, 371-375.
- Kemmerer, D. (2014). Does the motor system contribute to the perception and understanding of actions? Reflections on Gregory Hickok's The myth of mirror neurons: the real neuroscience of communication and cognition. *Language and Cognition*, 1-26. doi:10.1017/langcog.2014.36
- Kilner, J. M., & Friston, K. J. (2010). Topological inference for EEG and MEG. *The Annals of Applied Statistics*, 1272-1290. doi: 10.1214/10-AOAS337
- Kilner, J. M. (2013). Bias in a common EEG and MEG statistical analysis and how to avoid it. *Clinical Neurophysiology*, 124(10), 2062-2063. doi: 10.1016/j.clinph.2013.03.024
- Koch, I., Keller, P., & Prinz, W. (2004). The ideomotor approach to action control: Implications for skilled performance. *International Journal of Sport and Exercise Psychology*, 2(4), 362-375. doi:10.1080/1612197X.2004.9671751
- Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG-and MEG-data. *Journal of neuroscience methods*, 164(1), 177-190. doi: 10.1016/j.jneumeth.2007.03.024
- McCabe, D. P., & Castel, A. D. (2008). Seeing is believing: The effect of brain images on judgments of scientific reasoning. *Cognition*, 107(1), 343-352. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cognition.2007.07.017>

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

- McCaskie, A. W., Kenny, D. T., & Deshmukh, S. (2011). How can surgical training benefit from theories of skilled motor development, musical skill acquisition and performance psychology?. *Medical Journal of Australia*, 194(9), 463.
- Meirovitch, Y., Harris, H., Dayan, E., Arieli, A., & Flash, T. (2015). Alpha and Beta Band Event-Related Desynchronization Reflects Kinematic Regularities. *The Journal of Neuroscience*, 35(4), 1627-1637. doi:10.1523/JNEUROSCI.5371-13.2015
- Meltzoff, A. N., Kuhl, P. K., Movellan, J., & Sejnowski, T. J. (2009). Foundations for a new science of learning. *Science*, 325(5938), 284-288. doi: 10.1126/science.1175626
- Michael, J. (2011). Four models of the functional contribution of mirror systems. *Philosophical Explorations*, 14(2), 185-194. doi: 10.1080/13869795.2011.569747
- Molenberghs, P., Cunnington, R., & Mattingley, J. B. (2012). Brain regions with mirror properties: a meta-analysis of 125 human fMRI studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(1), 341-349. doi:10.1016/j.neubiorev.2011.07.004
- Oberman, L. M., McCleery, J. P., Ramachandran, V. S., & Pineda, J. A. (2007). EEG evidence for mirror neuron activity during the observation of human and robot actions: Toward an analysis of the human qualities of interactive robots. *Neurocomputing*, 70(13), 2194-2203. doi:10.1016/j.neucom.2006.02.024
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97-113. doi: 10.1016/0028-3932(71)90067-4
- Peirce, J. W. (2007). PsychoPy—psychophysics software in Python. *Journal of neuroscience methods*, 162(1), 8-13. doi: 10.1016/j.jneumeth.2006.11.017
- Pereyra, J. S. (2011). *Métodos en neurociencias cognitivas*. México: Manual Moderno.

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

- Pfurtscheller, G., & da Silva, F.H. L. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clinical neurophysiology*, 110(11), 1842-1857. doi: 10.1016/S1388-2457(99)00141-8
- Pineda, J. A. (2005). The functional significance of mu rhythms: translating “seeing” and “hearing” into “doing”. *Brain Research Reviews*, 50(1), 57-68.
doi:10.1016/j.brainresrev.2005.04.005
- Prinz, W. (1997). Perception and action planning. *European journal of cognitive psychology*, 9(2), 129-154. doi:10.1080/713752551
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive brain research*, 3(2), 131-141. doi:10.1016/0926-6410(95)00038-0
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(9), 661-670.
doi:10.1038/35090060
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 169-192. doi:10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2010). The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: interpretations and misinterpretations. *Nature reviews neuroscience*, 11(4), 264-274.
doi:10.1038/nrn2805
- Rizzolatti, G., Cattaneo, L., Fabbri-Destro, M., & Rozzi, S. (2014). Cortical mechanisms underlying the organization of goal-directed actions and mirror neuron-based action understanding. *Physiological reviews*, 94(2), 655-706. doi: 10.1152/physrev.00009.2013
- Smith, E. E., Kosslyn, S. M., & Barsalou, L. W. (2007). *Cognitive psychology: Mind and brain*. Upper Saddle River, NJ: Pearson Prentice Hall.

Neuronas espejo durante movimiento de dedos

- Srinivasan, R., Tucker, D. M., & Murias, M. (1998). Estimating the spatial Nyquist of the human EEG. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, *30*(1), 8-19. doi: 10.3758/BF03209412
- Stock, A. & Stock, C. (2004). A short history of ideo-motor action. *Psychological research*, *68*(2-3), 176-188. doi: 10.1007/s00426-003-0154-5
- Shaffer, J. P. (1995). Multiple hypothesis testing. *Annual review of psychology*, *46*, 561. doi: 10.1146/annurev.ps.46.020195.003021
- Tallal, P. (2004). Improving language and literacy is a matter of time. *Nature Reviews Neuroscience*, *5*(9), 721-728. doi: 10.1038/nrn1499
- Teplan, M. (2002). Fundamentals of EEG measurement. *Measurement science review*, *2*(2), 1-11.
- Viola, F. C., Thorne, J., Edmonds, B., Schneider, T., Eichele, T., & Debener, S. (2009). Semi-automatic identification of independent components representing EEG artifact. *Clinical Neurophysiology*, *120*(5), 868-877. doi: 10.1016/j.clinph.2009.01.015
- Weisberg, D. S., Keil, F. C., Goodstein, J., Rawson, E., & Gray, J. R. (2008). The seductive allure of neuroscience explanations. *Journal of cognitive neuroscience*, *20*(3), 470-477. doi: 10.1162/jocn.2008.20040
- Wilson, M. (2002). Six views of embodied cognition. *Psychonomic bulletin & review*, *9*(4), 625-636. doi: 10.3758/BF03196322