



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN FILOSOFÍA DE LA CIENCIA
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FILOSÓFICAS

**EL PAPEL DE LAS NEURONAS ESPEJO EN LA EVOLUCIÓN DE LA COGNICIÓN
SOCIAL EN PRIMATES HUMANOS Y NO HUMANOS**

TESIS QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN FILOSOFÍA CIENCIA

PRESENTA:

HILDA HERNÁNDEZ LÓPEZ

DIRECTORA:

CLAUDIA LORENA GARCÍA AGUILAR
PROGRAMA DE MAESTRÍA Y DOCTORADO EN FILOSOFÍA

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

MIGUEL ÁNGEL SEBASTIÁN
ROBERTO E. MERCADILLO CABALLERO
KIRARESET BARRERA GARCÍA
POSGRADO EN FILOSOFIA DE LA CIENCIA

Ciudad de México, Méx., marzo de 2022.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Contenidos

Agradecimientos	v
Introducción	1
Hallazgos y supuestos en los estudios sobre neuronas espejo	1
Resumen de cada capítulo	8
Capítulo 1. Bases conceptuales y empíricas para el análisis de la hipótesis de homología del sistema espejo de los primates	11
1.1 Introducción	11
1.2 Criterios para la homología morfológica y funcional	15
1.3 Las neuronas y el sistema espejo en los primates no-humanos	19
1.3.1 Las neuronas espejo tradicionales: definición y propiedades	21
1.3.2 Las neuronas espejo no tradicionales	27
1.3.3 Neuronas y sistema espejo en otros primates no humanos: titís y chimpancés	31
1.4 El sistema espejo humano	35
1.4.1 Las neuronas de tipo espejo en los humanos	37
1.4.2 Propiedades anatómicas y funcionales del sistema espejo humano	39
1.5 Conclusiones	43
Capítulo 2. Las nociones de ‘representación neural’ y ‘función’	45
2.1 Introducción	45
2.2 La noción de representación según Bechtel (2001) y Thomson & Piccinini (2018)	48
2.2.1 Las representaciones neurales en la neurociencia cognitiva	51
2.3 Los cuatro criterios de Baker et al. (2021)	55
2.4 Las nociones de ‘función’ en la filosofía de la biología y las ciencias cognitivas	63
2.5 Discusión: ‘representación’ y ‘función’ en la investigación sobre neuronas espejo	66
Capítulo 3: La función de las neuronas espejo y el problema de la congruencia	73
3.1 La hipótesis del emparejamiento sensoriomotor directo (<i>HES</i>)	74
3.2 La congruencia sensoriomotora y el problema de la congruencia	79
3.3 El problema de la congruencia: algunas aproximaciones	85
3.3.1 Asociaciones sensoriomotoras y acciones conjuntas no-imitativas	86
3.3.2 El problema del contenido representacional de las neuronas espejo	90
3.3.3 Una función alternativa de las neuronas espejo: la selección de acciones	95
3.4 Una posible respuesta del grupo de Rizzolatti al problema de la congruencia	99
3.5 Discusión: esbozo de una explicación sobre las funciones de las neuronas espejo	102
Capítulo 4. Homología anatómica y funcional del sistema espejo de los primates	106
4.1 La función de las neuronas y del sistema espejo: una propuesta alternativa	106
4.1.1 Propiedades sensoriomotoras de las neuronas no tradicionales de F5	112
4.1.2 Las funciones de las neuronas espejo del macaco	114
4.2 El sistemas espejo de los primates	117
4.3 Homología anatómica y funcional del sistema espejo de los primates	121

4.4 Conclusiones.....	132
Conclusión	134
Referencias	138

A Eufrosina
A la memoria de Rodolfo

Agradecimientos

En primer lugar, quisiera agradecer a Claudia Lorena García por acompañarme a lo largo de estos años como mi tutora y por permitirme retomar algunas de sus ideas para elaborar algunos planteamientos de esta investigación. Asimismo, le doy las gracias a Kirareset Barrera, Miguel Ángel Sebastián y Roberto Mercadillo, porque hicieron más de lo que debían como miembros de mi comité tutorial. Estoy muy agradecida con todos ellos porque siempre tuvieron algún comentario o consejo para ayudarme a mejorar como persona y como estudiante. En general, me enorgullese formar parte de una comunidad académica donde se privilegia la diversidad de ideas y el trabajo interdisciplinario.

Por otro lado, todo lo que soy se debe por completo a mi familia. Mis amados Francisco y Joaquín han sido muy pacientes conmigo estos años y, sin todas sus atenciones, jamás habría terminado esta investigación. Toda mi familia materna también ha hecho lo posible para que yo llegara hasta este nivel educativo, pues siempre me inculcaron la dedicación y el gusto por el estudio. En particular, tengo presente en la memoria a Hilda, mi madre, pues no hay un día en que no la extrañe y desee que esté aquí para hacerla sentir orgullosa. Ella ya no está conmigo, pero tengo a mis hermanos (Carlos, Hugo y Beatriz), sobrinos y tíos, a quienes agradezco su apoyo incondicional.

Me siento afortunada de contar con la compañía de colegas y amigos que no solo son profesionales de gran nivel, también son personas con un profundo respeto por lo que uno hace y piensa. Entre la comunidad académica hubo mucha gente que varias veces me brindó consejos personales para lidiar con la exigencia propia de la academia. En específico, le debo mucho a la gente del área de filosofía de las ciencias cognitivas, ¡gracias por su ayuda, acompañamiento y consejos! Igualmente, mis amigos del colegio de filosofía se han quedado conmigo todos estos años: Aline, Vladimir y Leyver. Entre esta lista deseo incluir a mis amigos y seguidores de Twitter. Realmente no encuentro las palabras adecuadas para agradecer a todos los que siempre han estado ahí animándome y sacándome de toda clase de problemas (personales, académicos y hasta económicos). En específico, quiero darle las gracias a David Vanegas (@evolanguagemind) a quien aprecio como amigo y como colega, ¡es de lo mejor que me ha dado Twitter!

Por último, quiero reconocer a mi país y a los ciudadanos que contribuyen a su desarrollo, pues gracias a instituciones como la UNAM y a programas como el PNPC del

CONACyT, he logrado culminar el doctorado. El PNPc me ha otorgado una beca sin la cual jamás habría tenido acceso al posgrado, pues provengo de una comunidad en la mixteca oaxaqueña donde la mayoría de la gente no tiene la oportunidad de continuar sus estudios. Aprovecho este espacio para pronunciarme a favor de este tipo de apoyos y que sirva mi caso como un ejemplo de que estos programas son necesarios si realmente queremos que la educación sea un motor de cambio social.

Introducción

El objetivo de esta tesis es evaluar la hipótesis según la cual, las neuronas espejo forman parte de un mecanismo neural y cognitivo *homólogo* en varias especies de primates humanos y no humanos, y cuyas características sensoriomotoras apuntan a que podrían estar relacionadas con el origen evolutivo de algunas capacidades cognitivas de índole social. Para realizar esta evaluación, partiré de una revisión de los supuestos y la evidencia con la cual se ha respaldado esta propuesta. A lo largo de esta introducción describiré brevemente dichos supuestos y explicaré cómo fueron articulándose en el transcurso de tres décadas de investigación sobre neuronas espejo. Como mostraré en esta tesis, una dificultad para llevar a cabo una evaluación de este tipo radica en la falta de criterios bajo los cuales pueda sustentarse dicha homología. En gran medida, lo que propongo aquí es partir de los criterios propuestos por García (2014a, 2014b) para orientar la discusión acerca de una posible homología anatómica y funcional, pero no de las neuronas, sino de un sistema espejo presente en varias especies de primates como los titís, los macacos, los chimpancés y los humanos. Respecto a la homología funcional y la relación de las neuronas espejo con la cognición social, concluiré que la discusión acerca de la función tanto de las neuronas como del sistema espejo permanece abierta, aunque daré algunas razones para considerar otra posible función del sistema espejo que ha sido poco explorada en la bibliografía: las acciones conjuntas.

Hallazgos y supuestos en los estudios sobre neuronas espejo

Las neuronas espejo fueron descubiertas en la corteza premotora de los macacos a inicios de los 90 como resultado de una serie de experimentos acerca de las características anatómicas y funcionales de las diversas regiones que conforman el sistema motor (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006). El grupo de neurocientíficos de la Universidad de Parma que las descubrió era dirigido por Giacomo Rizzolatti y estaba conformado por Vittorio Gallese, Leonardo Fogassi y Luciano Fadiga. Aunque comúnmente se les conoce como “el grupo de Parma”, a largo de esta tesis me referiré a ellos como “el grupo de Rizzolatti” para destacar a su principal representante. Los nombraré en conjunto debido a que realizaron en colaboración la mayoría de los experimentos con macacos y sugirieron la hipótesis predominante sobre la función de las neuronas y el sistema espejo. Asimismo, dentro de este grupo puede incluirse a otros colaboradores cercanos o que

han trabajado directamente con Rizzolatti como Pier Francesco Ferrari, Marco Iacoboni, Corrado Sinigaglia, Vittorio Caggiano, entre otros.

En específico, el grupo de Rizzolatti identificó los primeros grupos de neuronas espejo en el área F5c de macacos cola de cerdo sureños (*Macaca nemestrina*). Dicha región es parte de la corteza premotora ventral (PMv), a la cual tradicionalmente se le atribuían funciones motoras como el control de los movimientos realizados con la mano y la boca (por ejemplo, el agarre de objetos de diferentes dimensiones). El hallazgo de las neuronas espejo cobró relevancia en el ámbito de las neurociencias debido a que estas neuronas presentaban propiedades sensoriales diferentes a las esperadas dada su naturaleza motora. En particular, las neuronas espejo de F5c descargaban cuando el macaco realizaba el agarre de un objeto y cuando observaba al investigador realizando esa misma acción (Di Pellegrino et al., 1992). Por ejemplo, una neurona se activaba cuando el mono tomaba un trozo de comida y cuando observaba al experimentador agarrando la comida. Fue justamente el descubrimiento de estas neuronas premotoras que parecen responder a la acción específica de ‘agarrar’, aunque esta se presente visual o motoramente, lo que el grupo de Rizzolatti destacó como una *propiedad inusual de estas células*, la cual parecía evidenciar que estas podrían estar relacionadas con otra clase de funciones cognitivas (Di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996). Parte de la discusión central y la propuesta que defenderé en esta tesis se basan en el análisis de dicha propiedad (llamada *congruencia sensoriomotora*) y cómo a partir de esta el grupo de Rizzolatti atribuyó cierta función a las neuronas espejo. Volveré a este punto más adelante en esta introducción.

De los primeros registros con macacos derivaron dos cuestiones principales que constituyen el núcleo de las investigaciones posteriores del grupo de Rizzolatti, a saber: ¿hay neuronas espejo en el cerebro humano en las regiones que se consideran *homólogas* al área F5c de la corteza premotora de los macacos? y ¿cuál es la *función* de las neuronas espejo del macaco dadas las propiedades sensoriomotoras que poseen? En primer lugar, de acuerdo con estudios citoarquitectónicos pioneros, el área F5c de los macacos es homóloga al *pars opercularis* o BA44 del cerebro humano (para más detalles sobre tales estudios véase: Rizzolatti & Sinigaglia, 2006), por lo que el grupo de Rizzolatti llevó a cabo experimentos con humanos mediante técnicas de imágenes cerebrales para indagar en la posibilidad de que dicha región también estuviera involucrada en la observación y la ejecución de acciones manuales. Aunque con restricciones, los estudios con humanos mostraron activación en dicha región y en otras

adyacentes (Fadiga et al., 1995; Grafton et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996a). A partir de estos resultados, el grupo de Rizzolatti propuso que el área F5c de los macacos y BA44 de los humanos eran regiones homólogas que posiblemente estaban conformadas por neuronas espejo involucradas en la observación y la ejecución de acciones manuales. De esto se desprende parte de la hipótesis de homología que evaluaré en esta investigación: el grupo de Rizzolatti asumió que *ambas regiones son homólogas debido a su localización en la corteza y a su posible función cognitiva (vinculada con la característica sensoriomotora de las neuronas espejo de respuesta a las mismas acciones ejecutadas u observadas)*. Un problema de la atribución de esta homología es que fue sugerida sin especificar los criterios bajo los cuales puede sustentarse que dos regiones cerebrales son homólogas tanto en sentido anatómico como funcional. En esta investigación intentaré atender este problema evaluando la evidencia que respalda dicha homología a través de los criterios propuestos por García (2014a, 2014b).

En segundo lugar, las neuronas espejo registradas en el laboratorio mostraban variación en cuanto a la clase de acciones que desencadenaban actividad en la ejecución y la observación, por lo que el grupo de Rizzolatti las clasificó bajo la propiedad denominada *congruencia sensoriomotora* (Di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996), la cual se volvió decisiva para determinar cuál podría ser la función de las neuronas espejo. Aunque se han realizado varios experimentos para indagar en otro tipo de propiedades sensoriomotoras (de las neuronas espejo del área F5 y de otras regiones) y se han propuesto varias funciones, ha predominado la hipótesis del grupo de Rizzolatti, según la cual, las neuronas espejo juegan un rol en el *emparejamiento sensoriomotor directo*. Dicha función ha sido defendida sobre la base de los resultados experimentales de los primeros registros de Rizzolatti; principalmente, a partir del hallazgo de actividad neural semejante durante la observación y ejecución de una misma acción, y del énfasis en la congruencia sensoriomotora concebida como la característica definitoria de las neuronas espejo.

De acuerdo con el grupo de Rizzolatti, las neuronas espejo *emparejan la representación visual de la acción observada con la representación motora de esa misma acción*; y este emparejamiento –a su vez– posibilita *el reconocimiento de la acción* porque, cuando esta es observada, se desencadena en el observador la representación de la acción de modo automático y directo *como si él mismo* la estuviera realizando (Rizzolatti et al., 1996b; Umiltà et al., 2001). Un problema implícito en la atribución de esta función es que depende de la evidencia obtenida

mediante registros de neuronas individuales (single unit recording) realizados en macacos. A través de esta técnica se establecen *correlaciones* entre el patrón neural y el estímulo presentado durante cierta tarea (deCharms & Zador, 2000), por ejemplo: en los estudios de Rizzolatti se correlacionaba el patrón de actividad de la neurona espejo obtenido mientras el macaco observaba o realizaba la acción de ‘agarrar’. Una vez que se identifican estas correlaciones en el laboratorio, los neurocientíficos apelan a la noción de ‘representación’ para atribuir cierto contenido y para tratar de explicar cuál podría ser el rol funcional de esa actividad neural; es decir, intentan especificar acerca de qué es la representación y en qué contribuye para la realización de alguna tarea o capacidad cognitiva (Bechtel, 2001, 2016; deCharms & Zador, 2000). En otras palabras, la función de emparejamiento atribuida a las neuronas espejo parte de la interpretación de la actividad neural a través de la noción de ‘representación’ concebida como correlación; sin embargo, como mostraré en esta investigación, esta forma de entender las representaciones neurales ha estado sujeta a diversos cuestionamientos y críticas (por ejemplo: Brette, 2019; Baker et al., 2021).

Otra cuestión relacionada con la atribución de la función de emparejamiento es que esta fue propuesta por el grupo de Rizzolatti a partir de la congruencia sensoriomotora que, como mencioné antes, es la característica de las neuronas espejo de respuesta semejante al ejecutar y observar una acción específica. En los registros de Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996) se encontraron varios grupos de neuronas espejo con divergencias respecto al tipo de acciones que desencadenaban actividad neural durante la tareas de observación y ejecución. Tales divergencias fueron la base de la categorización de las neuronas espejo a partir de dos clases principales de congruencia: *estricta* y *lata*. Las neuronas con *congruencia estricta* son aquellas donde una acción específica desencadena actividad similar tanto en la ejecución como en la observación, por ejemplo: la neurona se activa al ‘agarrar un trozo de comida con los dedos’ y al observar el agarre de un trozo de comida con los dedos. Entre las neuronas espejo con *congruencia lata*, en cambio, hay neuronas que responden a ciertas acciones en la observación y otras diferentes en la ejecución; por ejemplo, una neurona descargaba durante el agarre de un objeto y en la observación de ‘agarrar’ o ‘sostener un objeto’ (Gallese et al., 1996). Estas neuronas con congruencia lata también fueron clasificadas como ‘espejo’ aunque no responden a las mismas acciones en ejecución y la observación, lo cual parece ser un requisito indispensable para que ocurra el emparejamiento sensoriomotor propuesto por el grupo de

Rizzolatti. Asimismo, los experimentos posteriores mostraron la presencia de neuronas espejo en el área F5c y en otras regiones de la corteza del macaco, las cuales tienen propiedades sensoriomotoras diferentes a la congruencia; no obstante, estos grupos de neuronas siguen denominándose “espejo” y su posible función continúa bajo discusión. Actualmente, no hay consenso respecto a cuál es la función de las neuronas espejo (véase, por ejemplo: Cook et al., 2014; Cook & Bird; 2013; Gallese et al., 2011; Ocampo & Kritikos, 2021; Sinigaglia, 2013) y se debate acerca de cómo puede ser entendida la denominación de “espejo” dado que no parece adecuada para todos los grupos de neuronas sensoriomotoras encontradas en los macacos (Uithol et al., 2011).

En síntesis, destacan dos supuestos en las primeras investigaciones del grupo de Rizzolatti relacionados con la supuesta función de las neuronas espejo encontradas en la corteza premotora del macaco: (1) en los experimentos basados en registros de neuronas individuales se apela al concepto de representación para atribuir una función cognitiva a las correlaciones (entre un patrón de actividad neural y cierto estímulo) identificadas en el laboratorio. Es decir, uno de los supuestos en este tipo de estudios es la noción de representación entendida principalmente como correlación; (2) la congruencia sensoriomotora fue propuesta como la propiedad representativa de todas las neuronas espejo y a partir de esta se sugirió que su función es el emparejamiento sensoriomotor. En otras palabras, el supuesto detrás de la atribución de dicha función radica en cómo es entendida la congruencia pues, aunque se presenta con variaciones entre los distintos grupos de neuronas espejo, fue tomada como el rasgo distintivo de todas estas neuronas. Los capítulos 2 y 3 de esta tesis estarán dedicados a la revisión de ambos supuestos.

Los experimentos posteriores del grupo de Rizzolatti evidenciaron la presencia de neuronas espejo en una región de la corteza parietal del macaco denominada PFG, así como posibles conexiones de esta región con el área F5c donde se registraron los primeros grupos de neuronas espejo. Esto dio lugar a una propuesta más amplia acerca de la presencia de un *sistema espejo* tanto en los macacos como en los humanos, el cual, según Rizzolatti, está conformado por las áreas parietales y premotoras donde se encontraron neuronas espejo en el macaco y posiblemente por otra región de la corteza temporal (el surco temporal superior) (Rizzolatti & Craighero, 2004). Además, de la función de emparejamiento atribuida a las neuronas espejo se desprendieron otras explicaciones relacionadas con la *función del sistema espejo*. Como vimos,

de acuerdo con el grupo de Rizzolatti, al observar una acción se genera una representación visual que, al *emparejarse* con su respectiva representación motora, permite que el observador experimente la acción *como si* la estuviera realizando, lo que a su vez posibilita el *reconocimiento automático y directo* de esta. En otras palabras, de acuerdo con el grupo de Rizzolatti, la función de emparejamiento de las neuronas contribuye a la función más amplia del sistema espejo de reconocimiento de las acciones hechas por otros.

Igualmente, la supuesta función de reconocimiento de las acciones ha dado lugar a otras propuestas que vinculan al sistema espejo con ciertas capacidades cognitivas a las que nos referiremos en sentido amplio como “cognición social” (por ejemplo, véase: Ferrari & Gallese, 2007; Gallese, 2001, 2009; Gallese et al., 2004, 2007; Keysers & Gazzola, 2006, 2009; Oberman & Ramachandran, 2007; Rizzolatti & Fabbri-Destro, 2008; Rizzolatti & Voza, 2008). Por ejemplo, se ha sugerido que el sistema espejo podría ser relevante no solo para reconocer las acciones hechas por otros, sino también para permitir el *reconocimiento de las intenciones detrás de las acciones* (Iacoboni, 2005, 2009a, 2009b; Ocampo & Kritikos, 2011). Asimismo, la función de reconocimiento de los estados mentales o las intenciones de otros se ha relacionado con habilidades cognitivas de índole social como la *teoría de la mente*, dando lugar a propuestas que han argumentado que el sistema espejo es el soporte cerebral de esta capacidad (por ejemplo: Gallese & Goldman, 1998). Otra propuesta ha vinculado al sistema espejo con la *empatía*, ya que el emparejamiento permitiría al observador experimentar los estados emocionales de sus congéneres con solo observar sus gestos, favoreciendo así su reconocimiento automático y directo (Iacoboni, 2009a).

En gran parte, tales propuestas se han desarrollado a partir de la hipótesis expuesta previamente sobre la existencia de un sistema espejo en el macaco y en otros primates. Desde su hallazgo, las neuronas espejo de los macacos fueron consideradas como la clave del origen evolutivo de diversas capacidades cognitivas sociales y, por lo tanto, sus supuestas propiedades anatómicas y funcionales fueron concebidas como decisivas para explicar la presencia de dichas capacidades en otros primates sociales, principalmente en los humanos. En línea con esta hipótesis, diversas investigaciones han intentado corroborar si hay neuronas o sistemas espejo en primates como los chimpancés y los titíes (Hecht et al., 2013a, 2013b; Susuki et al., 2015); e, incluso, recientemente se han realizado experimentos con aves y roedores para identificar neuronas o sistemas espejo con propiedades semejantes a las de los primates (Carrillo et al.,

2019; Prather et al., 2008; Prather & Mooney, 2015; Ukezono & Takano, 2021; Viaro, 2021). En otras palabras, la hipótesis acerca de la homología del sistema espejo de los primates dio lugar a propuestas que relacionan a este sistema con el origen evolutivo de capacidades cognitivas sociales. Es decir, se asumió que las neuronas y el sistema espejo son rasgos compartido por algunos primates y, por lo tanto, su hallazgo podría explicar cómo surgieron tales capacidades en el curso de la evolución (véase, por ejemplo: Arbib, 2005; Bonini & Ferrari, 2011; Gallese & Umiltà, 2006; Tramacere et al., 2016). Por esta razón, lo que propongo en esta tesis es evaluar dicha hipótesis de homología del sistema espejo y la relación de este con ciertas capacidades cognitivas.

En síntesis, hasta aquí he expuesto algunos de los supuestos bajo los cuales el grupo de Rizzolatti orientó sus investigaciones y desarrolló una explicación acerca de la función de las neuronas y del sistema espejo de los primates. Parte de lo que propongo en esta tesis es analizar tales supuestos y dirigir la discusión hacia otra posible interpretación de los hallazgos del grupo de Rizzolatti. Como veremos, esto tendrá implicaciones tanto en la atribución de la función de las neuronas y el sistema espejo, como en la evaluación posterior que realizaré respecto a la hipótesis de homología. Los supuestos principales que he expuesto en esta introducción son:

- (1) En los registros de neuronas individuales se atribuye cierta función a la actividad neural registrada en el laboratorio apelando al concepto de *representación* entendido como correlación. Las investigaciones sobre neuronas espejo con macacos se basan en esta técnica y, por lo tanto, implícita o explícitamente apelan al concepto de representación para interpretar los resultados de los registros.
- (2) La *congruencia sensoriomotora* (respuesta a las mismas acciones ejecutadas y observadas) es la propiedad fundamental de las neuronas espejo. Esta característica evidencia que la función de las neuronas espejo es el *emparejamiento sensoriomotor*.
- (3) La función de emparejamiento sensoriomotor de las neuronas espejo contribuye a la función del sistema espejo de los primates que es el *reconocimiento de las acciones hechas por otros*.

Para evaluar la hipótesis de homología del sistema espejo de los primates retomaré los criterios sugeridos por García (2014a, 2014b) y llevaré a cabo una revisión profunda de la evidencia

empírica recabada en titís, macacos, chimpancés y humanos. Dada la cantidad y variedad de estudios realizados en macacos y humanos, lo que propongo es separar los resultados de los experimentos trazando ciertas distinciones que son necesarias para discusiones posteriores. Por ejemplo, las neuronas espejo pueden diferenciarse a partir de dos categorías principales: tradicionales y no tradicionales. Esta categorización es necesaria porque entre estas neuronas hay divergencias en cuanto a sus propiedades y, por ende, su función parece no ser la misma. Asimismo, discutiré los tres supuestos que he descrito en esta introducción –que están relacionados con el problema de la atribución de la función de las neuronas y el sistema espejo– y analizaré ciertas nociones (como ‘representación’ y ‘función’) a partir de las cuales podemos llevar a cabo una revisión más sólida de la evidencia.

Para finalizar este apartado cabe señalar que las neuronas espejo han sido tema de interés no solo en las neurociencias, sino también en el ámbito de la filosofía. Por ejemplo, Churchland (2011) ha discutido si estas células podrían ser el soporte cerebral de las capacidades cognitivas sociales; mientras que Jacob (2008, 2009a, 2009b, 2013), Sinigaglia (2013) y Allen (2010) han analizado el posible rol de las neuronas espejo en el reconocimiento de las intenciones de otros; asimismo, Gallese & Goldman (1998), Pacherie & Dokic (2006) y Shapiro (2009) han sugerido diferentes explicaciones acerca de la función de las neuronas espejo. Mi propuesta en esta investigación difiere de estas propuestas en la medida en que mi objetivo aquí es evaluar la hipótesis de homología del sistema espejo de los primates, aunque gran parte de dicha evaluación involucra también la discusión acerca de la función de las neuronas espejo.

Resumen de cada capítulo

El primer capítulo de esta tesis es de carácter expositivo. En primer lugar, describiré los criterios que han sido propuestos por García (2014a, 2014b) para la evaluación de las hipótesis de homología morfológica y funcional. En segundo lugar, resumiré la evidencia sobre las neuronas o el sistema espejo que ha sido obtenida a través de la experimentación con primates no humanos y humanos. Los titís, los macacos y los chimpancés son las especies de primates no humanos donde se han identificado neuronas o sistemas espejo; sin embargo, la mayoría de los estudios se realizó con macacos mediante registros de neuronas individuales. En contraste, hay un conjunto numeroso de investigaciones sobre el sistema espejo del humano realizadas con técnicas de imágenes cerebrales. Es por esta razón que la evidencia que expondré concierne

principalmente a macacos y humanos. Tanto los criterios como la evidencia descrita en este capítulo serán retomados en el capítulo 4 para evaluar la hipótesis de homología anatómica y funcional del sistema espejo de los primates.

En el capítulo 2 discutiré acerca de varias formas de entender las nociones de ‘representación’ y ‘función’. Estos dos conceptos son cruciales para esta tesis porque en los experimentos basados en registros se apela a estos para interpretar los hallazgos realizados en el laboratorio. Líneas arriba expliqué que los estudios sobre neuronas espejo involucraron el uso de esta técnica, por lo cual la noción de representación –entendida como correlación– fue la base sobre la cual se analizó la congruencia sensoriomotora y se atribuyó la función de emparejamiento sensoriomotor. El debate sobre las representaciones es vasto en la filosofía, sin embargo, me limitaré a las ‘representaciones neurales’ tal como han sido caracterizadas por Bechtel (2001, 2016), Thomson & Piccinini (2018) y Baker et al. (2021). Asimismo, la noción de función ha sido ampliamente discutida en la filosofía de la biología; en el capítulo 2 expondré dos de las propuestas más significativas: la sistémica (Cummins, 1975) y la etiológica (Millikan, 1984, 1989, 1990). La discusión sobre estos conceptos me permitirá adentrarme en la discusión acerca la función de emparejamiento de las neuronas espejo defendida por el grupo de Rizzolatti, que es el tema principal del capítulo 3.

En el tercer capítulo de esta investigación me centraré en el análisis de la congruencia sensoriomotora pues, como vimos, esta fue considerada el rasgo más importante de las neuronas espejo del macaco y, a partir de ella, el grupo de Rizzolatti sugirió la hipótesis predominante según la cual la función de estas células es el emparejamiento sensoriomotor. No obstante, previamente expliqué que la congruencia varía entre las distintas categorías de neuronas espejo que han sido registrados en el macaco. Es decir, esta propiedad de gran relevancia para el establecimiento de la función no se presenta del mismo modo en todas las neuronas espejo, por lo cual, la supuesta función de emparejamiento parece apropiada para las neuronas espejo con congruencia estricta, pero deja sin explicación al resto de las neuronas con congruencia lata. Este problema ha sido discutido por diversos autores como Campbell & Cunnington (2017), Hickok (2009, 2013, 2014) y Uithol et al. (2008, 2011); los retomaré en este capítulo para ofrecer mi propia explicación acerca de la función de las neuronas espejo. En términos generales, mi propuesta intenta lidiar con las variaciones en cuando a las propiedades sensoriomotoras de todos los grupos de neuronas espejo. Esto implica reconocer que las

neuronas pueden llevar a cabo no una, sino varias funciones relacionadas con la *integración sensoriomotora* más que con el emparejamiento. De la discusión sobre la función de las neuronas pasará a la elaboración de una propuesta alternativa sobre la función del sistema espejo de los primates: el *control motor* necesario para la realización de *acciones conjuntas*.

En el último capítulo ampliaré la discusión sobre la función de las neuronas espejo y ofreceré varios argumentos a favor de la función de integración sensoriomotora. Asimismo, sugeriré posibles funciones para cada una de las clases de neuronas espejo que han sido encontradas en los macacos. De esta discusión pasará al análisis de la hipótesis de homología del sistema espejo de los primates, a partir de la evidencia empírica y los criterios de homología anatómica y funcional expuestos en el capítulo 1. El objetivo de este análisis es ver en qué medida la evidencia con la que disponemos respalda la presencia de un sistema espejo homólogo en algunos primates. Mostraré que, aunque hay ciertas limitaciones experimentales, las investigaciones realizadas con títis, macacos, chimpancés y humanos respaldan la hipótesis de homología anatómica y funcional.

Capítulo 1. Bases conceptuales y empíricas para el análisis de la hipótesis de homología del sistema espejo de los primates

En este capítulo mostraré que, desde sus primeras investigaciones, el grupo de Rizzolatti propuso que el sistema espejo es un sistema neural y cognitivo homólogo en los primates. Para evaluar esta supuesta homología propondré retomar los criterios sugeridos por García (2014a, 2014b) para el análisis de las hipótesis de homología morfológica y funcional. Además, como veremos, hay un conjunto significativo de evidencia empírica acerca de la presencia de neuronas y sistemas espejo en varias especies de primates humanos y no humanos (titís, macacos y chimpancés); dicha evidencia será ordenada y expuesta en este capítulo 1 para intentar evaluarla en el capítulo 4 a partir de los criterios de homología morfológica y funcional. En síntesis, este capítulo tiene como objetivo exponer los criterios y la evidencia empírica que serán retomados para las discusiones centrales de los capítulos posteriores.

1.1 Introducción

En uno de sus primeros reportes, el grupo de Rizzolatti especuló acerca de la posible presencia de neuronas espejo en los humanos a partir de una supuesta *correspondencia* entre el área F5 donde se encontraron las neuronas espejo de los macacos y parte del área de Broca de los humanos: “Es interesante notar que la localización anatómica del área 6 inferior, y en particular de F5, *corresponde* en gran parte al área de Broca en el cerebro humano” (cursivas añadidas) (Di Pellegrino, 1992: 179). Debido a cuestiones éticas, en los humanos no se ha podido investigar a profundidad la presencia de neuronas espejo en esa región con la técnica de registro de neuronas individuales utilizada en otras especies como los macacos y los titís. Por esta razón, el grupo de Rizzolatti realizó varios experimentos con humanos utilizando métodos de imágenes cerebrales y estimulación magnética transcraneal (transcranial magnetic stimulation o TMS) entre 1992 y 1996 para identificar las regiones involucradas en tareas de observación y ejecución de acciones (Fadiga et al., 1995; Grafton et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996a). Dichos estudios tuvieron como objetivo confirmar si la actividad durante ambas tareas era similar y si las regiones involucradas eran las correspondientes a aquellas en donde se encontraron neuronas espejo en los macacos. En la sección 1.4 explicaré con detenimiento los resultados de dichas investigaciones, aquí solo mostraré algunas de las conclusiones que se extrajeron y sus implicaciones en la discusión posterior sobre la función de las neuronas espejo, por ejemplo:

[E]n los humanos, existe un *sistema neural* que empareja la observación y la ejecución de las acciones. Recientemente se describió un *sistema similar en el mono* [...] (cursivas añadidas) (Fadiga et al., 1995: 2609)

Proponemos que las áreas activas durante la observación del agarre pueden formar un circuito para el reconocimiento de las interacciones mano-objeto, mientras que las áreas activas durante el agarre imaginado pueden ser un *supuesto homólogo humano* de un circuito para movimientos de agarre con la mano, el cual ha sido recientemente definido en primates no humanos. (cursivas añadidas) (Grafton et al., 1996: 103)

[...] *tanto en los humanos como en los monos*, el giro frontal inferior y la región STS [el surco temporal superior] son dos nodos de un circuito involucrado en la representación interna del agarre. (cursivas añadidas) (Grafton et al., 1996: 104)

Como evidencian las citas tomadas de los reportes de Fadiga et al. (1995) y Grafton et al. (1996), hubo dos conclusiones derivadas de las investigaciones con humanos. En primer lugar, se atribuyó una supuesta *semejanza* en cuanto a la *función* (producción y reconocimiento de acciones) que llevan a cabo los sistemas neurales encontrados en el macaco y el humano (Fadiga et al., 1995). En segundo lugar, los circuitos que conforman tales sistemas fueron considerados *homólogos* porque se identificaron en sectores específicos de la corteza del macaco y del humano¹ (Grafton et al., 1996). Cabe mencionar que actualmente se acepta que el surco temporal superior (STS), el área PFG en el lóbulo parietal y F5c en la corteza premotora ventral (PMv) son las regiones principales del sistema espejo del macaco; mientras que el sistema espejo humano abarca STS, el lóbulo parietal inferior (IPL), parte de PMv y el área 44 de Brodmann en el giro frontal inferior (IFG). Me referiré al primero como *STS-PFG-F5c* y al segundo como *STS-IPL-PMv-BA44/IFG*.

En síntesis, el grupo de Rizzolatti pasó del hallazgo de grupos de neuronas espejo en los macacos, a la elaboración de una hipótesis sobre la existencia, en los macacos y los humanos, de *sistemas neurales semejantes –u homólogos– en cuanto a función y a localización en la corteza*. De esta hipótesis se han desprendido otras, según las cuales, el *sistema espejo* es un *sistema neural y cognitivo*² compartido –aunque con variaciones– por algunas especies de

¹ En la sección 1.2 y en el capítulo 4 regresaré a este problema y examinaré con cuidado esta afirmación de homología de regiones y circuitos cerebrales.

² Más adelante explicaré con detalle qué es el “sistema espejo”, aquí basta con tener en cuenta que el grupo de Rizzolatti propuso que el sistema espejo es un *sistema neural* que comprende un conjunto de regiones con diferentes conexiones entre las cortezas temporal, parietal y frontal. Como *sistema cognitivo*, el sistema espejo lleva a cabo varias funciones cognitivas que resultan, a su vez, de la función que individualmente realizan sus componentes. Por “funciones cognitivas” me referiré, en un sentido amplio, a los procesos mentales internos mediante los cuales se manipula información para la realización de capacidades como la percepción, la memoria, el lenguaje, el razonamiento, entre otras (véase: Kiely, 2014; Roy, 2013).

primates. La relevancia del hallazgo de este sistema radica en que es posible que este permita explicar el origen evolutivo de capacidades cognitivas como la teoría de la mente, el lenguaje y la empatía, las cuales parecen tener soporte en un sistema espejo (véase, por ejemplo: Gallese & Goldman, 1998; Iacoboni, 2009a; Rizzolatti & Arbib, 1998).

En el capítulo 3 discutiré con detenimiento otros de los supuestos a partir de los cuales el grupo de Rizzolatti atribuyó ciertas funciones a las neuronas y al sistema espejo. En este capítulo expondré una serie de criterios para evaluar dicha hipótesis, ya que, una de las limitaciones de la propuesta de Rizzolatti radica en que, en los reportes no se hicieron explícitos los criterios bajo los cuales se atribuyó la homología a los sustratos neuronales correspondientes: es decir, aunque la atribución de la homología suele sostenerse apelando a la evidencia empírica, la ausencia de una caracterización acerca de qué debe entenderse por ‘homología’ oscurece la discusión respecto a si existe tal sistema espejo compartido por algunos primates y si este es un mecanismo homólogo tanto por su función como por las regiones que abarca en la corteza.

Propuestas recientes, como la de Antonella Tramacere, han partido de ciertas nociones de ‘homología’ para comparar la evidencia obtenida en diferentes especies (como macacos, chimpancés, aves y humanos) e intentar especificar en qué sentido el sistema espejo puede considerarse un rasgo compartido y cuál podría ser su origen evolutivo. En específico, Antonella Tramacere identificó varios mecanismos de tipo espejo en los primates y las aves, y propuso que cada uno de estos pudo tener un origen evolutivo distinto (Tramacere et al., 2017); es decir, que no son homólogos sino convergentes. Por ejemplo, el sistema espejo visuomotor (un sistema que posiblemente está involucrado en la realización y el reconocimiento de acciones cuando son observadas o escuchadas) está presente en los primates como resultado de una *homología clásica*:

Debido a la localización cerebral semejante en los circuitos frontoparietales a través de las especies de primates y, dado que las conexiones neuronales similares para el control de los movimientos de la mano y la boca están presentes en los primeros primates, incluidos los prosimios, proponemos que las MNs [neuronas espejo] visuomotoras de la mano y la boca son el resultado de *homología clásica*. Esta *homología* refleja la *herencia de un antepasado común que poseía un patrón bien definido de conectividad entre áreas cerebrales específicas que dieron lugar al MNS* [sistema de neuronas espejo]. Los caracteres pueden considerarse *homólogos* sobre la base de su *correspondencia estructural* y si la interpretación más parsimoniosa es que *evolucionaron una sola vez durante la filogenia*. (cursivas añadidas) (Tramacere et al., 2017: 17)

Antonella Tramacere también sugirió que la homología entre los sistemas espejo de los primates “refleja la herencia de un antepasado común” y se establece cuando hay *correspondencia estructural* (es decir, cuando los patrones de conexiones entre las áreas cerebrales son similares) y cuando “la interpretación más parsimoniosa es que evolucionaron una vez durante la filogenia” (Tramacere et al., 2017: 17). Sin embargo, como veremos, estos son solo algunos criterios para atribuir homología morfológica a los sistemas espejo de los primates concibiéndolos como sistemas neurales que, además, no especifican en qué sentido dos sistemas pueden ser homólogos respecto a la función que realizan. Es decir, la propuesta de Tramacere et al. (2017) parece estar centrada en la *homología morfológica* entre los sistemas neurales de tipo espejo que comparten una misma función, pero sin explicitar cómo se ha atribuido la *homología funcional* respecto a la capacidad de dicho sistema de ‘codificar las acciones hechas por otros’: “la conectividad frontoparietal debe ser común a todas las clases de primates, ya que está presente tanto en estrepsirrinos [por ejemplo, los lémures] como en primates antropoides y, en algunas especies (p. ej. humanos, chimpancés, macacos, tíes), también ha sido explotada para *codificar los movimientos manuales realizados por otros*” (cursivas añadidas) (Tramacere et al., 2017: 8). En síntesis, como explicaré más adelante, criterios como los de Antonella Tramacere no son suficientes para concluir que hay una homología entre los sistemas espejo de varias especies de primates.

Asimismo, debe añadirse que la perspectiva desde la cual partió el grupo de Rizzolatti es *comparativista*. Como veremos, la mayoría de los experimentos que han realizado tienen como objetivo el contrastar las posibles similitudes y diferencias en cuanto a propiedades anatómicas y funcionales del sistema espejo del macaco y del humano. Sin embargo, una de las dificultades, como lo atestiguan algunas de las atribuciones que mencionamos previamente, es que dichas comparaciones no se rigieron por criterios, los cuales son necesarios para la evaluación de hipótesis más específicas acerca de tales propiedades. Por esta razón, en este capítulo expondré una serie de criterios sugeridos por García (2014a, 2014b) para evaluar las hipótesis de *homologías funcionales*, los cuales –a su vez– están basados en los criterios de evaluación de hipótesis morfológicas propuestos por Hennig (1950, 1966) y Remane (1952). Estos criterios, como mostraré en el capítulo 4, darán sustento a la evaluación sistemática de la evidencia empírica con la cual se ha defendido la supuesta hipótesis de homología del sistema espejo de los primates y pueden ser la base para el desarrollo de recomendaciones empíricas

respecto a qué clase de evidencia debe recabarse para poder confirmar ciertas hipótesis de homología.

Si bien hay un debate extenso en la filosofía de la biología y en general en las ciencias biológicas respecto a cómo debe ser entendida la noción de ‘homología’, en la siguiente sección me centraré únicamente en exponer los criterios que son necesarios para cumplir uno de los objetivos de esta investigación, que es evaluar la supuesta homología del sistema espejo en los primates. La discusión actual está centrada en las distintas formas de caracterizar nociones usuales en la biología evolutiva como “homología”, “homoplasia”, “paralelismo” y “convergencia”, y cuáles son sus criterios de aplicación (véase, por ejemplo: Abouheif, 1999; Arendt & Reznick, 2008; de Pinna, 1991; Hall, 2007; Striedter & Northcutt, 1991; Wagner, 1989). Aunque reconozco su relevancia, dejaré fuera la discusión sobre tales nociones porque sobrepasa los planteamientos que serán descritos en el apartado 1.2. En el capítulo 4 retomaré dichos criterios para discutir con detenimiento la hipótesis de Rizzolatti respecto a una posible homología morfológica y funcional entre los sistemas espejo de los primates.

1.2 Criterios para la homología morfológica y funcional

Tal como ha argumentado García (2014b), no hay una noción de *homología funcional* ni en las ciencias cognitivas ni en la biología bajo la cual puedan evaluarse las posibles homologías en cuanto a *sistemas funcionales* compartidos por diversas especies. Asimismo, en la biología, tradicionalmente el concepto de homología se ha aplicado a los rasgos o a las conductas, pero no a los sistemas cognitivos que son básicamente sistemas funcionales (García, 2014b). Para atender la necesidad de dicha noción, García (2014a, 2014b) ha propuesto partir de una caracterización de *homología morfológica* –relativamente aceptada en la biología– para especificar, de modo análogo, qué debe entenderse por *homología funcional*. De acuerdo con García (2014a, 2014b), la homología morfológica se establece mediante dos pasos llamados *homología primaria* y *secundaria* (de Pinna, 1991), cada uno de los cuales comprende una serie de criterios específicos. Como veremos, estos pasos y sus criterios también pueden ser aplicados para la homología de sistemas funcionales. En los siguientes incisos expondré con más detalle esta propuesta, primero explicaré en qué consisten los dos pasos para la homología morfológica y posteriormente mostraré de qué modo pueden adaptarse para la homología funcional.

A) Homología morfológica

Homología primaria: este paso comprende por lo menos tres criterios ampliamente aceptados, cuyo objetivo es identificar supuestas homologías a través de la comparación de dos rasgos de organismos diferentes. Este primer paso da lugar a hipótesis tentativas sobre las homologías, las cuales deben ser confirmadas bajo los criterios establecidos por la homología secundaria. Los tres criterios son los siguientes:

1. *Criterio de posición relativa:* dos rasgos (órganos o partes) pueden considerarse homólogos cuando “ocupan la misma posición relativa [topológica o fisiológica] en los organismos respectivos” (García, 2014b: 8). En anatomía comparada del cerebro, sus regiones y su composición celular, este tiende a ser el criterio más importante de la homología anatómica.
2. *Criterio de cualidad especial:* de acuerdo con este, dos rasgos son homólogos cuando ambos son distintivos y/o complejos. El razonamiento que subyace a dicho criterio es que, si son distintivos y/o complejos, es menos probable que sean resultado de procesos evolutivos independientes (García, 2014a; 2014b).
3. *Criterio de continuidad de Remane:* dos rasgos pueden considerarse homólogos cuando son parte de una serie evolutiva que va de rasgos simples hasta otros más complejos. El criterio de continuidad asume que la identificación de esos rasgos como parte de “un continuo evolutivo gradual es evidencia de que tales rasgos son homólogos –i. e. están relacionados filogenéticamente–” (García, 2014b: 8).

Homología secundaria: esta se determina a través del “análisis cladístico”. El segundo paso, de acuerdo con de Pinna (1991), se basa en el establecimiento de las hipótesis de homología secundaria a partir de un “análisis de detección de patrones” (de Pinna, 1991: 382). Este involucra la elaboración de cladogramas (diagramas en forma de árbol cuyo objetivo es presentar de modo esquemático la filogenia de las especies) basados en el *Principio de Parsimonia*, el cual “maximiza las proposiciones de homología” (de Pinna, 1991: 383) y establece que tienen más soporte aquellos cladogramas que postulan menos cambios evolutivos.

Cabe añadir que los criterios especificados en la homología primaria y secundaria no son condiciones necesarias o suficientes (García, 2014a) para que dos rasgos sean homólogos, más bien, tienen como objetivo el orientar el análisis de posibles homologías siempre y cuando se cumplan en su mayoría y estén bien respaldados por la evidencia.

B) Homología funcional y cognitiva

La propuesta de García (2014a, 2014b) respecto a la homología funcional apela a ciertos

supuestos comúnmente aceptados en las ciencias cognitivas. El primero de estos consiste en reconocer que las capacidades cognitivas son el resultado de *sistemas cognitivos* que pueden diferenciarse de acuerdo con alguna de las *funciones cognitivas* que realizan. Por ejemplo, las capacidades motrices de algunos organismos son consideradas como producto del sistema motor, el cual, en términos generales, está dedicado a la ejecución de los movimientos corporales. Normalmente se dice que la función de una entidad o sistema es cognitiva, cuando la entidad o sistema en cuestión tiene la capacidad de transferir, combinar, transformar, borrar o copiar información y/o representaciones de diferentes tipos³. La homología funcional se aplica no a los rasgos sino a los *sistemas funcionales*. Aquí nos referiremos específicamente a los sistemas funcionales que son *cognitivos* porque llevan a cabo *funciones cognitivas*.

De acuerdo con García (2014b), “[u]n sistema funcional S es una entidad que lleva a cabo por lo menos una función F y que se individúa, por lo menos en ciertos contextos, primordialmente por referencia a alguna de sus funciones” (García, 2014b: 16). En términos generales, un sistema funcional es simplemente un *conjunto de elementos que interactúan entre sí de ciertas maneras regulares*, de tal forma que la función del sistema *como un todo* se explica funcionalmente en términos de las actividades de esas entidades y la forma en que interactúan entre sí (García, 2014b). Además, lo que individúa a un sistema funcional es la función que lleva a cabo como un todo en virtud de las actividades y funciones de sus partes. Cabe aclarar que, esta es una definición general de sistema funcional, por lo que no todos los sistemas funcionales son cognitivos, ni todos los sistemas cognitivos son funcionales. Los *sistemas funcionales que son cognitivos son aquéllos que llevan a cabo una o varias funciones cognitivas* (García, 2014b).

Los sistemas funcionales pueden ser de dos tipos: ‘funcionalmente *estructurados*’ o ‘*no estructurados* funcionalmente’. Los primeros se caracterizan porque poseen una estructura funcional interna, es decir, están conformados a su vez por *subsistemas funcionales* (por ejemplo: S_i, S_j, S_k, \dots), cada uno de los cuales lleva a cabo una función específica que contribuye a que S pueda llevar a cabo la función F . García (2014b) propone que los subsistemas de un sistema estructurado pueden pertenecer al mismo nivel de descripción (por ejemplo, al nivel cognitivo, siempre y cuando los subsistemas también lleven a cabo funciones cognitivas) o a un

³ En la sección 2.4 del siguiente capítulo explicaré con más detalle la noción de “función” de Cummins (1975) que utilizo en esta investigación y de la cual parte el criterio de homología funcional expuesto en esta sección.

nivel más bajo (por ejemplo, a nivel de la implementación en el cerebro). Cuando la caracterización de los sistemas funcionales requiere apelar a un nivel más bajo de descripción, entonces “diremos que los procesos que se mencionan en este segundo nivel *implementan* el sistema cognitivo” (García, 2014b: 16). Por otro lado, los ‘sistemas no estructurados funcionalmente’ son aquellos que no están conformados por subsistemas funcionales.

Además, García (2014b) caracteriza los sistemas funcionales estructurados y no estructurados a partir de la distinción entre *qué hace* un sistema y *cómo lo hace*. En el primer caso, cuando se trata de sistemas estructurados, la respuesta a la pregunta acerca de “¿qué hace *S*?”, es *F*, es decir, esta pregunta se responde apelando a alguna de las funciones realizadas por *S*. Por otro lado, la pregunta respecto a “¿cómo *S* hace *F*?” será respondida mediante la descripción de cada una de las funciones que realizan los componentes o subsistemas funcionales de *S* (S_i, S_j, S_k, \dots), explicando de qué modo –en conjunto– estas contribuyen a que *S* lleve a cabo *F*. Respecto a los sistemas no estructurados funcionalmente, la pregunta sobre el “¿qué hace *S*?” también se responde apelando a una de las funciones realizadas por *S*, mientras que para explicar “¿cómo *S* hace *F*?” es necesario recurrir a una descripción de un nivel inferior, por ejemplo, el nivel de la implementación.

A partir de este modo de entender la noción de ‘sistema funcional’ y de distinguir entre las dos clases de sistemas funcionales, García (2014b) elabora una caracterización de la *homología funcional*:

[Los sistemas] funcionales S1 del organismo O1 y S2 de O2 son funcionalmente homólogos cuando:

a. S1 y S2 pueden llevar a cabo la misma función F, quizá de una manera distinta, ya sea que F se implemente de manera diferente en S1 y S2 (en el caso tanto de sistemas estructurados como no estructurados), o bien que F se lleve a cabo de diferente manera a nivel subsistémico en S1 en comparación con S2 (sólo para el caso de sistemas estructurados), y

b. El ancestro común más reciente de O1 y O2, O3, tenía un sistema funcional S3 cuya función también era F, del cual S1 y S2 descendieron, quizá con modificaciones. (García, 2014b: 17)

En síntesis, de acuerdo con la propuesta de García (2014a, 2014b), para establecer la homología funcional, los sistemas funcionales de organismos diferentes deben llevar a cabo la misma función. Y, aunque puede haber diferencias respecto al modo en que los sistemas realizan dicha función –ya sea a nivel de la implementación o de los subsistemas que los conforman– también debe haber ciertas similitudes tal como lo especifican los criterios de homología funcional que,

como se expondrá a continuación, son análogos a los de la homología morfológica primaria y secundaria.

Homología primaria: se basa en los tres criterios propuestos para la homología morfológica, pero aplicados para el análisis de sistemas funcionales, a saber:

1. *Criterio de posición relativa:* para que dos sistemas funcionales $S1$ y $S2$ (ya sean estructurados o no estructurados) puedan ser considerados homólogos, deben realizar la misma función F y deben ser partes funcionales de otros dos ‘sistemas funcionales más amplios’, por ejemplo, de $T1$ y $T2$, los cuales llevan a cabo una función F^* diferente de F y, además, “*tienen que existir ciertas semejanzas entre $T1$ y $T2$ en la forma en que llevan a cabo F^* a niveles subsistémico e implementacional, y en la serie temporal de operación de esos sistemas*” (García, 2014b: 18).
2. *Criterio de cualidad especial:* al igual que en la homología morfológica, este criterio apela a la distintividad y/o complejidad, pero aplicadas a los sistemas funcionales: “el criterio alude o bien a la especificidad de la función que $S1$ y $S2$ llevan a cabo, o bien a la complejidad de su operación subsistémica y/o implementacional” (García, 2014b: 20).
3. *Criterio de continuidad de Remane:* de acuerdo con este, dos sistemas funcionales podrían ser considerados homólogos si puede establecerse cierta continuidad gradual, es decir, si los sistemas llevan a cabo una misma función, aunque de formas más complejas (a nivel de sus subsistemas o en otro nivel como el de la implementación) (García, 2014b).

Homología secundaria: de modo análogo a la homología morfológica, este paso implica el análisis cladístico, es decir, la construcción de cladogramas sobre los sistemas funcionales a través del método de la parsimonia (García, 2014b). Retomaré los criterios expuestos en esta sección en la discusión que desarrollaré en el capítulo 4. En las siguientes secciones 1.3 y 1.4 expondré la evidencia sobre las neuronas y el sistema espejo tanto de los primates no humanos como de los primates humanos.

1.3 Las neuronas y el sistema espejo en los primates no-humanos

Las neuronas espejo han sido investigadas en varias especies de macacos, principalmente, mediante registros de neuronas individuales. El macaco cola de cerdo sureño (*Macaca nemestrina*) es la especie con la que el grupo de Rizzolatti ha realizado la mayoría de sus experimentos desde inicios de los 90 (por ejemplo: Di Pellegrino et al., 1992; Ferrari et al., 2003; Gallese et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996b). La elección de esta especie obedece a que son más dóciles y de mejor manejo en el laboratorio, lo cual facilita la realización de la clase de tareas

motoras y sensoriales para las que son entrenados; por ejemplo, el agarre de objetos de diferentes formas y la observación pasiva de objetos o de acciones realizadas por el experimentador. En otros laboratorios y en registros recientes, las neuronas espejo se han estudiado en macacos Rhesus (*Macaca mulatta*) (Caggiano et al., 2009; 2011; 2012), japoneses (*Macaca fuscata*) (Fujii et al., 2002; Sakata et al., 1995) y cangrejeros (*Macaca fascicularis*) (Breveglieri et al., 2019). Como veremos, la experimentación con otras especies de primates –como los grandes simios– está limitada debido a cuestiones éticas y metodológicas, principalmente porque el registro de neuronas individuales es una técnica altamente invasiva. Sin embargo, ciertas innovaciones metodológicas han permitido indagar en la posible presencia de neuronas espejo en el tití común (*Callithrix jacchus*) (Suzuki et al., 2015) y el chimpancé común (*Pan troglodytes*) (Hecht et al., 2013a; 2013b).

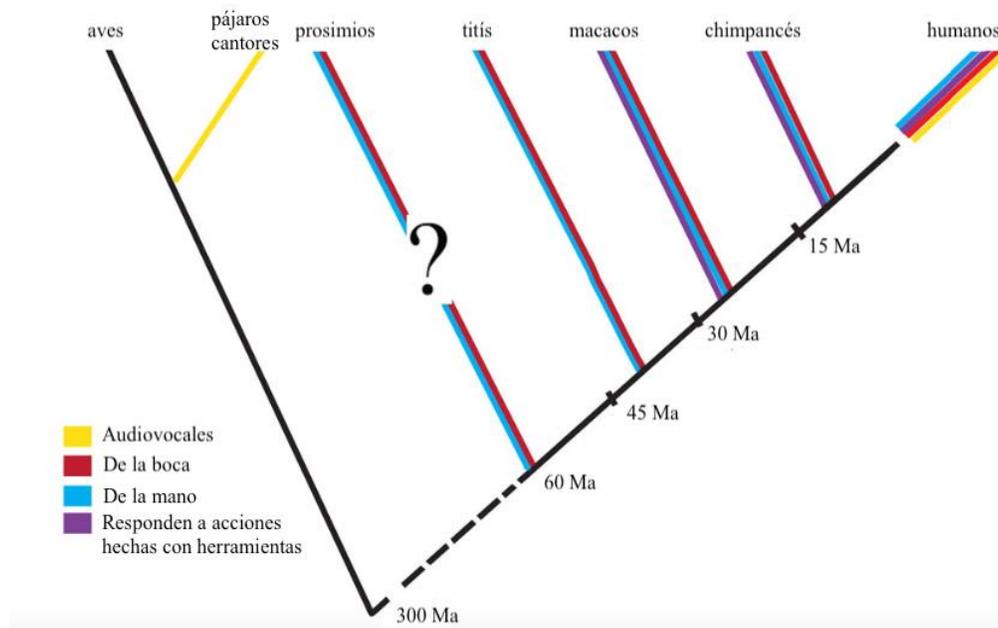


Imagen 1.1 Árbol filogenético donde se muestran las especies donde se han encontrado neuronas o sistemas espejo. Las líneas coloreadas muestran la clase de neurona espejo que ha sido encontrada en cada especie. En particular, destacan los primates humanos y no humanos (titís, macacos, y chimpancés) y la separación evolutiva entre las especies medida en millones de años (Tramacere et al., 2017). Derechos reservados© 2016 por Cambridge Philosophical Society. Imagen adaptada y traducida con permiso.

Mi objetivo en esta sección es exponer por separado los dos grupos principales de evidencia sobre las neuronas y el sistema espejo de los primates no humanos. En primer lugar, describiré los resultados obtenidos de las investigaciones con macacos de varias especies y distinguiré dos

categorías de neuronas espejo: *tradicionales y no tradicionales*. Como mostraré, este es el conjunto de evidencia más extenso y variado, y sobre el cual suele centrarse la discusión sobre la función de las neuronas y el sistema espejo de los primates no humanos. Una vez hecha esta exposición, me centraré en los estudios más recientes realizados con titís y chimpancés. Estos son relevantes para esta tesis dadas las innovaciones metodológicas de las que partieron y porque las especies analizadas son de gran importancia para ampliar la discusión sobre la presencia de sistemas espejo en los primates. Retomaré la evidencia expuesta en esta sección en el capítulo 4 para evaluar la propuesta de Rizzolatti acerca de la supuesta homología entre los sistemas espejo de los primates.

1.3.1 Las neuronas espejo tradicionales: definición y propiedades

En 1992, Rizzolatti y su grupo reportaron dos tipos de neuronas con características sensoriomotoras encontradas en el área F5 de la *corteza premotora ventral* (PMv) de macacos cola de cerdo (véase la imagen 1.2) (Di Pellegrino et al., 1992). En cuanto a sus *propiedades funcionales motoras*, estas neuronas descargaban durante la realización de *acciones transitivas*⁴ hechas con la mano o la boca y con tres diferentes *tipos de agarre*, a saber: (1) *agarre de fuerza* o con toda la mano para asir objetos grandes, (2) *de presión* con varios dedos para objetos medianos y (3) *de precisión* o con los dedos índice y pulgar para objetos pequeños. De acuerdo con Rizzolatti, la respuesta de las neuronas se vinculaba con la realización de acciones y no con meros movimientos, ya que los agarres estaban encaminados a lograr ciertos objetivos (De Pellegrino et al., 1992). Las acciones estudiadas en el laboratorio consistieron principalmente en la manipulación de objetos de diferente tamaño (cilindros, trozos de comida, etcétera) y estas fueron categorizadas mediante lo que denominaron *vocabulario de actos motores* que incluye: *agarrar, rasgar, sostener, colocar, manipular e interactuar* (o pasar el objeto entre las manos) (Di Pellegrino et al, 1992; Gallese et al.,1996).

Respecto a las *propiedades funcionales sensoriales*, un grupo de neuronas descargaba durante la observación pasiva de objetos estáticos, es decir, cuando el mono miraba un objeto colocado frente a él y sin que posteriormente llevara a cabo alguna acción. Estas neuronas hoy

⁴ Las *acciones transitivas* son aquellas que implican la interacción de un efector (o parte del cuerpo con el que se realizan las acciones, por ejemplo: las manos, la boca o las piernas) con el objeto. Las *acciones intransitivas*, por el contrario, se realizan sin un objeto, como es el caso de los gestos manuales o bucales.

en día son conocidas como *neuronas canónicas* (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006). Otro grupo respondía a la observación de acciones realizadas por otros y, en muchos casos, su actividad era semejante durante la observación y la ejecución de las mismas acciones. Por ejemplo, *la misma neurona descargaba cuando el mono agarraba un trozo de comida y cuando observaba al experimentador agarrar un trozo de comida* (véase la imagen 1.3). El grupo de Rizzolatti describió las propiedades de estas neuronas como “complejas” (Di Pellegrino et al., 1992) y, como veremos a continuación, en el reporte de Gallese et al. (1996) fueron denominadas “*espejo*”. En síntesis, los dos grupos de neuronas registradas en F5 comparten las mismas propiedades motoras, aunque difieren en cuanto a la clase estímulo visual que desencadena su actividad, ya sean objetos estáticos (canónicas) o acciones realizadas por otros (espejo)⁵.

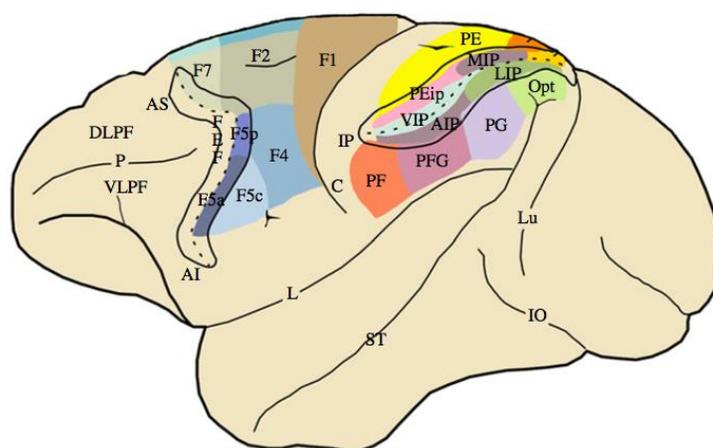


Imagen 1.2 Regiones parietales y premotoras del macaco que han sido estudiadas por Rizzolatti. En la corteza premotora destaca el área F5 que actualmente se divide en F5a, F5p y F5c, en esta última porción se registraron los primeros grupos de neuronas espejo (Rizzolatti & Fogassi, 2014). Derechos reservados© 2014 por The Royal Society (U.K.). Imagen reproducida con permiso.

La primera caracterización de las neuronas espejo propuesta por Di Pellegrino et al. (1992) fue ampliada en uno de los reportes publicados en 1996, en donde se propuso la siguiente definición: “[las neuronas espejo son aquellas que] descargaron tanto cuando el mono hizo movimientos activos como cuando observó acciones específicas significativas hechas por el experimentador” (Gallese et al., 1996: 595). Es decir, el criterio bajo el cual se consideró a las neuronas de F5

⁵ Otros estudios han mostrado que dicha distinción podría no ser estricta, por ejemplo, Bonini et al. (2014a) encontraron un grupo de *neuronas canónicas-espejo* en F5 activas durante la observación de objetos y de acciones hechas por otros. Recientemente, Breveglieri et al. (2019) también registraron neuronas canónicas-espejo (parecidas a las de F5) en el área parietal medial (V6A) de macacos cangrejeros.

como “espejo” fue *que respondieran tanto a la ejecución como a la observación pasiva de acciones iguales o similares contenidas dentro del vocabulario de actos motores del macaco*⁶. Es necesario enfatizar que esta primera caracterización de las neuronas espejo no es anatómica sino funcional, porque está centrada en las posibles *funciones cognitivas* de estas células (ejecución y observación de acciones).

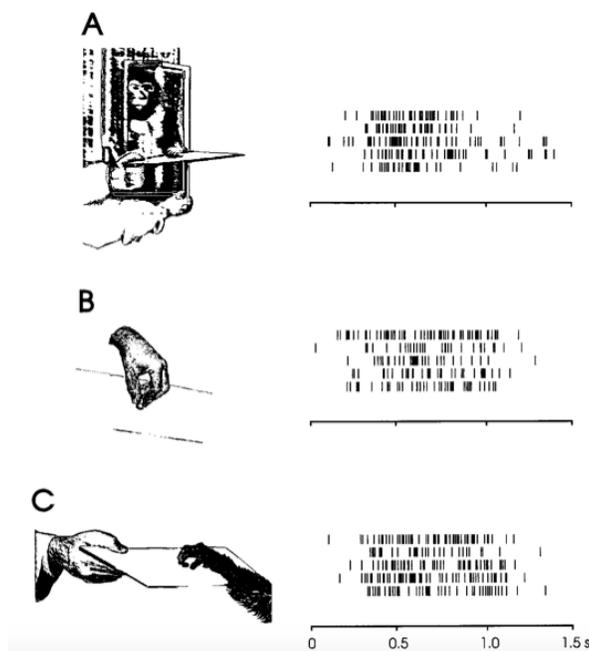


Imagen 1.3 Ejemplo de tareas realizadas en las investigaciones sobre neuronas espejo en macacos. En la condición de observación **A**, el mono está colocado en una silla e inmobilizado mientras observa el agarre. En **B** se muestra el agarre del trozo de comida realizado por el experimentador. **C** describe la condición de ejecución: el macaco realiza el mismo agarre observado previamente. A la derecha aparecen los patrones de actividad neural obtenidos en cada condición (Rizzolatti et al., 1996b). Derechos reservados© 1996 por Elsevier B.V. Imagen reproducida con permiso.

Si bien suele citarse ampliamente la definición de Gallese et al. (1996), las investigaciones posteriores han mostrado que hay otros tipos de neuronas espejo con propiedades diferentes. Por esta razón propongo denominar *neuronas espejo tradicionales* a aquellas del área F5 que fueron reportadas entre 1992 y 1996 por Di Pellegrino et al. (1992), Gallese et al. (1996) y Rizzolatti et al. (1996b), y que cumplen con el requisito establecido en la definición mencionada arriba. Esta categoría contrasta con lo que aquí llamaré *neuronas espejo no tradicionales*, entre las que se incluye una variedad de neuronas espejo con otras características funcionales. La

⁶ Rizzolatti & Voza (2007) aluden a que la denominación de “espejo” fue elegida porque estas neuronas tenían la “capacidad de activarse «reflejando» las acciones de los otros” (Rizzolatti & Voza, 2007: 32).

sección 1.3.2 estará dedicada a esta categoría, en los siguientes incisos explicaré algunos de los rasgos de las neuronas espejo tradicionales que serán cruciales para discusiones posteriores.

a) Propiedades de las neuronas espejo tradicionales: la congruencia sensoriomotora

Para investigar las *propiedades visuomotoras* de las neuronas espejo tradicionales, el grupo de Rizzolatti realizó los primeros registros separando las condiciones de *observación* y de *ejecución* de las acciones. Durante la ejecución, el mono agarraba los objetos con luz o en la oscuridad. En la observación, el experimentador se colocaba frente al mono y realizaba acciones similares o iguales a aquellas hechas por este durante la ejecución (por ejemplo, agarrar comida), así como gestos con o sin contenido emocional (por ejemplo, ondear las manos). Estos ambientes experimentales fueron diseñados para comparar la actividad obtenida durante la ejecución en la oscuridad respecto de aquella que podía estar mediada por la observación porque se llevaba a cabo con luz. Solo las neuronas que respondieron en la observación y la ejecución de acciones semejantes fueron consideradas “espejo” aunque, como veremos, las acciones en ambas condiciones no siempre eran semejantes, hubo cierto grado de correspondencia que el grupo de Rizzolatti categorizó bajo la propiedad llamada *congruencia sensoriomotora*. Explicaré en qué consiste esta propiedad más adelante en esta sección y en el capítulo 3 la retomaré como parte de la discusión sobre la función de las neuronas espejo.

Además de la congruencia, el grupo de Rizzolatti investigó otras posibles propiedades de las neuronas espejo tradicionales, por ejemplo, se registró la actividad durante la ejecución de *acciones intransitivas* (pantomima o agarre sin un objeto) y al agarrar objetos usando alguna herramienta (por ejemplo, alicates y palos). Algunos de los resultados del registro de Gallese et al. (1996) fueron:

1. *Agarrar, colocar y manipular* son las acciones que desencadenan mayor actividad durante la observación y la ejecución.
2. Algunas neuronas descargan *dependiendo de la mano usada para realizar la acción*.
3. Algunas poblaciones de neuronas espejo responden mayormente a una de las acciones del vocabulario de actos, dando lugar a tipos de neuronas espejo: ‘neuronas-espejo-de-agarrar’, ‘neuronas espejo-de-rasgar’, etcétera.
4. La actividad neural varía durante las fases de ejecución y observación. Algunas neuronas descargan al inicio, otras cuando se logra el agarre (por ejemplo, cuando el mono tocaba el objeto) y algunas siguen activas al finalizar la acción.
5. Algunas neuronas espejo son *selectivas dependiendo de la dirección* (de derecha a izquierda o a la inversa) en la que se realiza la acción.

6. La *distancia del mono respecto del experimentador* durante la observación no es relevante para que se desencadene la actividad neural.
7. La mayoría de las neuronas espejo *no responde a acciones hechas sin objeto o con herramientas*, excepto en casos aislados en los que la actividad es débil.
8. Algunas neuronas de F5 se activaban solo en la observación, por lo que no fueron consideradas “espejo” sino *neuronas parecidas a las espejo o cuasi espejo*.

Como explicaré en el siguiente apartado, los estudios más recientes han encontrado evidencia en conflicto con algunos de los resultados de estas primeras investigaciones del grupo de Rizzolatti. Por ejemplo, la investigación de Ferrari et al. (2005) mostró que, luego de años de exponer a los macacos al uso de herramientas, algunas neuronas espejo descargan durante la ejecución y la observación de acciones hechas con palos y pinzas. Además, algunos hallazgos recientes han abierto la posibilidad de que haya *factores contextuales* que *modulan* o interfieren en la actividad de ciertos grupos de neuronas espejo. En el capítulo 3 discutiré acerca de cómo se atribuyó una función a las neuronas espejo a partir de la congruencia sensoriomotora, por lo que no se han discutido con detenimiento algunos factores como los descritos en 5, 6 y 7, aunque estos podrían ser relevantes para explicar la actividad de las neuronas espejo. Parte de mi propuesta en el capítulo 3 consistirá en retomar estos y otros factores contextuales.

Respecto a la *congruencia sensoriomotora*, esta puede ser considerada como la propiedad fundamental de las neuronas espejo tradicionales de acuerdo con Di Pellegrino et al. (1992), Gallese et al. (1996) y Rizzolatti et al. (1996b). En términos generales, la *congruencia sensoriomotora* es *la capacidad que poseen las neuronas espejo de responder durante la observación de una acción igual, similar a o relacionada con aquella que ha sido ejecutada*. Por ejemplo, la misma neurona que descarga al agarrar un trozo de comida, responde con un patrón de actividad semejante cuando el macaco observa esa acción realizada por otro. Sin embargo, la *correspondencia* entre la acción ejecutada y la acción observada se manifiesta con variaciones entre las neuronas espejo. En la investigación de Di Pellegrino et al. (1992) se identificaron 3 clases de congruencia, a saber: (1) cuando una misma acción desencadena actividad en la ejecución y la observación; (2) cuando una acción genera la descarga durante la ejecución, pero en la observación pueden ser efectivas varias acciones; y (3) cuando la acción realizada y la acción observada no son iguales, aunque pueden estar relacionadas (por ejemplo, las neuronas espejo que descargan cuando el mono observa al experimentador colocando un objeto sobre la mesa y cuando el mono lo toma inmediatamente después). Las neuronas espejo

de este último tipo fueron denominadas *lógicamente relacionadas*.

Gallese et al. (1996) ofrecieron otra caracterización basada en 2 clases principales de congruencia: *estricta* y *amplia* (o *lata*). La primera se presenta cuando la misma acción – realizada con un agarre específico– desencadena actividad durante la observación y la ejecución. Por ejemplo, al agarrar un trozo de comida con agarre de precisión y al observar al experimentador realizando esa misma acción (Gallese et al., 1996). En la *congruencia amplia*, en cambio, puede haber otro tipo de relación –aunque no de similitud– entre las acciones observadas y ejecutadas: (1) durante la ejecución, la neurona responde a la acción hecha con un tipo de agarre y, en la observación, descarga a la misma acción realizada con varios tipos de agarre (por ejemplo: “asir un objeto con agarre de precisión” y observar “agarrar un objeto con precisión o con toda la mano”); (2) la misma acción desencadena actividad en la ejecución y la observación, aunque, otras acciones también pueden ser efectivas durante la observación (por ejemplo: “agarrar” y observar “agarrar con la mano” o “sostener”); y (3) la neurona descarga durante la ejecución o la observación de una acción, independientemente de si esta se realiza con la mano o la boca, o con algún agarre específico.

El capítulo 3 está dedicado al análisis detallado de las implicaciones de estas primeras definiciones de “congruencia sensoriomotora”. Basta con tener en cuenta que esta fue considerada la propiedad más importante de las neuronas espejo a pesar de que en las primeras investigaciones de Rizzolatti se identificaron otros rasgos –como los factores contextuales mencionados anteriormente– que solo han recibido atención en los estudios más recientes.

b) El sistema espejo del macaco

En el macaco, el sistema espejo está conformado por 3 áreas de los lóbulos temporal, parietal y frontal: el *surco temporal superior (STS)*, *PMv* en el *lóbulo parietal inferior (IPL)* y *F5c* en la *corteza premotora ventral (PMv)* (véase la imagen 1.2 al inicio de esta sección). En primer lugar, STS no contiene neuronas espejo, pero se considera como parte del sistema espejo porque tiene conexiones con el lóbulo parietal y porque posee neuronas que responden a la observación de movimientos corporales (Rozzi et al., 2008). Es decir, STS es una región del sistema espejo vinculada con el *procesamiento visual de las acciones*. Por otro lado, los registros en la corteza parietal mostraron que hay neuronas en algunos sectores de IPL que descargan al observar y ejecutar acciones. A estas se les llamó *neuronas espejo parietales* y originalmente se propuso

que la región donde se encontraron está conectada con el área F5 (Fogassi et al., 2005). Otros registros confirmaron que: 1) en el área PFG de IPL hay neuronas que se activan durante la realización y la observación de acciones dirigidas a objetivos; 2) dichas neuronas espejo parietales tienen congruencia estricta y lata en porcentajes similares a las espejo de PMv (Rozzi et al., 2008). En tercer lugar, los estudios recientes mostraron que F5 se subdivide en F5a, F5c y F5p, y que *F5c* es la única porción que contiene neuronas espejo y esta es el área específica donde Rizzolatti identificó las neuronas espejo tradicionales.

Respecto a las conexiones entre las áreas del sistema espejo, el grupo de Rizzolatti propuso que hay varios circuitos, siendo los más importantes los que vinculan las regiones parietal y premotora del sistema espejo, así como la conexión entre F5 y F1 (corteza motora primaria) (Luppino & Rizzolatti, 2000; Rizzolatti & Luppino, 2001; Rizzolatti & Sinigaglia, 2006). El estudio de Nelissen et al. (2011) sobre mapeo cerebral mediante resonancia magnética funcional (fMRI) correlacionado con datos previos de conectividad, propuso que hay un conjunto de conexiones entre las regiones del sistema espejo que van de la parte superior del surco temporal superior (STS) al área PFG y de ahí a F5c (*STS-PFG-F5c*)⁷. Aunque se han investigado otras regiones y conexiones que podrían ser parte del sistema espejo del macaco (por ejemplo: Orban, 2015), el consenso favorece la propuesta original de Rizzolatti que incluye únicamente a STS, PFG y F5c, y que sugiere que hay neuronas espejo parietales en PFG y tradicionales en F5c. Como se expondrá en 1.3.2, se han encontrado neuronas espejo con otras propiedades o fuera de tales regiones, sin embargo, hasta el momento prevalece la discusión sobre su función y su relación con el sistema espejo.

1.3.2 Las neuronas espejo no tradicionales

Las *neuronas espejo no tradicionales* son neuronas con propiedades diferentes a las encontradas en los primeros estudios de Di Pellegrino et al. (1992), Gallese et al., (1996) y Rizzolatti et al. (1996b). En esta sección se expondrán las neuronas de este tipo que han sido investigadas en diversos laboratorios.

⁷ Nelissen et al. (2011) examinaron la actividad cerebral de macacos Rhesus (*Macaca mulatta*) durante la observación de acciones videograbadas (por ejemplo, una mano agarrando una pelota) y evidenciaron la presencia de dos sistemas en el macaco, los cuales abarcan regiones de las cortezas temporal, parietal y frontal. El sistema espejo y el de las neuronas *canónicas* (las cuales descargan durante la realización de agarres y la observación de objetos tridimensionales estáticos), que se extiende de la parte inferior de STS al área intraparietal anterior (AIP) y de ahí a las áreas F5a y F5p (*STS-AIP-F5a/p*).

a) Neuronas espejo audiovisuales

En el estudio dirigido por Evelyne Köhler se identificó un grupo de neuronas en F5 que descargaban al *realizar una acción, al observar la misma acción ejecutada por el experimentador y al escuchar su sonido característico* (por ejemplo, se investigaron acciones como “abrir un maní” y “rasgar papel”). Köhler et al. (2002) las denominaron *neuronas espejo audiovisuales* y sugirieron que podrían estar involucradas en la planeación, la ejecución y el reconocimiento de las acciones realizadas por otros. La investigación de Keysers et al. (2003) mostró que estas neuronas descargan de modo semejante cuando las acciones son vistas, escuchadas o una combinación de ambas, lo cual evidencia que responden a las representaciones generales de las acciones y no dependen de modalidades específicas.

b) Neuronas espejo de la boca

Ferrari et al. (2003) registraron un grupo de *neuronas espejo de la boca* en F5 que se activaban durante la *ejecución y la observación de acciones realizadas con la boca*. Entre estas se identificaron dos categorías distinguibles por la congruencia y por el tipo de acciones que desencadenaban la actividad. Las *neuronas espejo ingestivas* respondieron a *acciones de la boca asociadas con la ingesta* como “agarrar comida” y “succionar jugo de una jeringa”. Al igual que las espejo tradicionales, estas neuronas descargaban al ejecutar y observar *acciones transitivas* (que implican la interacción de la boca con el objeto, por ejemplo, boca-jeringa) y algunas tenían congruencia estricta. En cambio, las *neuronas espejo comunicativas* se activaban durante la realización de acciones ingestivas y al observar acciones que tienen un valor comunicativo para los macacos, tales como el “chasquido de labios” y la “protrusión labial” (Ferrari et al., 2003). Es decir, a diferencia de las espejo tradicionales, las comunicativas responden a acciones *transitivas* durante la ejecución y a *intransitivas* en la observación, por lo que solo poseen congruencia lata.

c) Neuronas espejo que responden a acciones hechas con herramientas

Los primeros estudios de Rizzolatti mostraron que las neuronas espejo no descargaban durante la observación de acciones hechas con herramientas. Sin embargo, la investigación de Ferrari et al. (2005) evidenció que, luego de exponer a los macacos al uso de herramientas durante periodos de entrenamiento prolongados, algunas neuronas espejo se activaban al ejecutar y

observar acciones como ‘agarrar comida con una pinza’. Como las espejo tradicionales, las *neuronas espejo que responden a acciones hechas con herramientas* tienen congruencia y no descargan durante la observación de acciones intransitivas; no obstante, a diferencia de las tradicionales, algunas descargan solo a la observación de acciones hechas con herramientas, pero no a las realizadas con la mano. Un estudio posterior identificó un grupo de neuronas activas durante la observación de agarres con pinzas que, a diferencia de las registradas por Ferrari et al. (2005), respondían a acciones hechas con la mano o con un objeto desconocido por el mono (Rochat et al., 2010). A partir de estos resultados se propuso que estas neuronas responden a la observación de una “familia de estímulos que comparten el mismo objetivo” (Rochat et al., 2010: 605), por ejemplo, descargan a “agarrar”, independientemente de si esta acción se realiza con la mano o con una herramienta.

d) Neuronas espejo en las cortezas motora primaria y premotora dorsal

Fuera del área F5 se han registrado neuronas que tienen características parecidas a las espejo tradicionales. En el estudio Tkach et al. (2007) se investigó un grupo de neuronas en las cortezas motora primaria (M1) y premotora dorsal (PMd) de macacos Rhesus, las cuales descargaban durante la ejecución y la observación de una acción que consistía en mover un cursor hacia una meta. Otros estudios también han evidenciado la presencia de neuronas en M1 y PMd parecidas a las de F5 (Cisek & Kalaska, 2004; Dushanova & Donoghue, 2010), sin embargo, debido a que implementaron diseños y técnicas experimentales diferentes, estas neuronas no se consideran “espejo” sino *parecidas a las espejo de F5*. Asimismo, Vigneswaran et al. (2013) encontraron 2 tipos de neuronas espejo en el tracto piramidal de M1 de macacos Rhesus: (1) las *facilitatorias* que descargaban cuando el mono giraba una palanca y cuando observaba esa acción; y (2) las *supresivas* cuya actividad se reducía o desaparecía durante la observación. Esta misma clase de *neuronas espejo supresivas* se ha registrado en el tracto piramidal de F5 del macaco, de acuerdo con el estudio de Kraskov et al. (2009). Se ha propuesto que estas neuronas podrían facilitar la realización de las acciones observadas (por ejemplo, durante la imitación) o ser parte de un mecanismo neural que inhibe la respuesta automática a cada acción observada (Kraskov et al. 2009; Vigneswaran et al. 2013).

e) Otras propiedades de las neuronas espejo de F5 y de otras regiones

Vittorio Caggiano realizó una serie de registros en el área F5 de monos Rhesus para analizar la influencia de los aspectos contextuales en la actividad neural. En primer lugar, Caggiano et al. (2009) encontraron que algunas neuronas de F5 descargaban dependiendo de si la acción observada se realizaba en el espacio extrapersonal o peripersonal⁸ del macaco. Luego de varias sesiones experimentales, algunas neuronas se activaban solo cuando se presentaban dentro del espacio peripersonal, por lo que Caggiano et al. (2009) concluyeron que esta clase de neuronas está relacionada con la configuración del espacio que rodea al macaco como si este fuera *operacional*, es decir, que depende de las posibilidades de acción del mono.

En otro de los experimentos, Caggiano et al. (2011) registraron un grupo de neuronas espejo en F5 cuya respuesta dependía del *ángulo o punto de vista desde el cual era observada la acción ejecutada por otro*, por ejemplo, vista lateral, frontal o subjetiva (como si el mono estuviera viendo su propia mano realizando la acción). Caggiano et al. (2011) propusieron que estas neuronas espejo juegan un rol en el procesamiento de información contextual relacionada con el punto de vista del observador. En concordancia con esto, investigaciones posteriores han evidenciado la relevancia del *punto de vista* y del *espacio* desde el cual se realiza la acción observada (Maranesi et al., 2013; 2017). Además, el estudio de Maranesi et al. (2013) mostró que *la mirada proactiva del mono dirigida al objeto* puede ser un factor que interviene en la descarga de las neuronas espejo de F5 durante la fase anterior a la realización del agarre.

Los registros de Vittorio Caggiano también revelaron que la actividad de algunas neuronas espejo de F5 variaba dependiendo del tipo de objeto manipulado durante la observación y la ejecución. Por ejemplo, la mayoría de las neuronas descargaba cuando el objeto manipulado era un cilindro que contenía una recompensa (comida agradable para el mono) en comparación con el mismo objeto, pero sin la recompensa (Caggiano et al., 2012). Igualmente, la respuesta de las neuronas de F5 variaba dependiendo del tipo de recompensa, siendo la comida favorita del mono el factor crucial para desencadenar la actividad neural. Caggiano et al. (2012) concluyeron que la descarga de las neuronas espejo de F5 puede estar relacionada con el *valor subjetivo que el mono le otorga a la recompensa*.

Yoshida et al. (2011) y Bonini et al. (2014b) investigaron otros factores vinculados con

⁸ El espacio *peripersonal* es la zona inmediata alrededor del cuerpo del mono, mientras que el *extrapersonal* es el espacio distante del cuerpo.

la descarga de neuronas de tipo espejo de la *corteza frontal medial* y del área F5. Yoshida et al. (2011) identificaron un grupo de neuronas cuasi espejo en la corteza frontal medial, las cuales descargaban cuando el macaco observaba a otro mono sentado frente a él realizando alguna acción. De acuerdo con Yoshida et al. (2011), estas neuronas podrían formar parte de un *mecanismo neural que permite diferenciar entre el yo y el otro en el ámbito motor*, es decir, entre el ‘yo que ejecuta una acción’ y ‘el otro realizando la misma acción’. En línea con este estudio, Bonini et al. (2014b) encontraron que algunas neuronas espejo de F5 inhiben su actividad cuando se entrena al mono para que reconozca una acción, pero sin ejecutarla. Según Bonini et al. (2014b), estas neuronas se inhiben porque el mono identifica las acciones como ‘*hechas por otro*’ y no por uno mismo, es decir, podrían formar parte del mecanismo neural propuesto por Yoshida et al. (2011).

En síntesis, en las secciones 1.3.1 y 1.3.2 se expusieron las 2 clases de neuronas espejo que han sido identificadas en los macacos: tradicionales y no tradicionales. Dentro de las no tradicionales hay varios tipos de neuronas con otras propiedades diferentes y registradas en diversos sectores de la corteza del macaco. Las diferencias entre estas neuronas son relevantes para la discusión sobre la función, tal como mostraré en el capítulo 3 de esta investigación.

1.3.3 Neuronas y sistema espejo en otros primates no humanos: titís y chimpancés

Las investigaciones con titís comunes (*Callithrix jacchus*) dirigidas por Wataro Suzuki son las únicas que han investigado la posible presencia de un sistema espejo en primates del Nuevo Mundo. En una primera fase experimental, Suzuki et al. (2015) utilizaron una sustancia fluorescente retrógrada para identificar la región con la cual se conecta el surco temporal superior (STS) del cerebro del tití (el cual es uno de pocos surcos diferenciables en la corteza de estos primates que, además, se considera parte del sistema espejo) y que podría estar involucrada en la observación y la ejecución de acciones. Mediante esta técnica se identificó el *área 6V* de la *corteza frontal ventrolateral* como una región que se conecta con STS y que podría ser *homóloga* al área F5 de la corteza premotora del macaco.

En segundo lugar, Suzuki et al. (2015) realizaron un registro de multi-unidad (una técnica con la cual se registra de forma simultánea la actividad de varias neuronas) en STS y en la corteza frontal ventrolateral durante el agarre y la observación de acciones realizadas por otros. En este registró se identificó un conjunto de neuronas espejo y cuasi espejo en las áreas

6V, 8A y 12L de la corteza frontal ventrolateral, así como un grupo minoritario en STS. A diferencia de las neuronas espejo del macaco, las del tití descargaron solo en la fase final del agarre y no mostraron congruencia estricta; por ejemplo, algunas respondieron durante el agarre con toda la mano y al observar el agarre de precisión de un pedazo de comida.

Finalmente, mediante un registro de neuronas individuales, Suzuki et al. (2015) confirmaron la presencia de neuronas espejo en la corteza frontal ventrolateral de los titís comunes, las cuales se activan durante la ejecución y la observación de las mismas acciones. Los hallazgos de Suzuki et al. (2015) son relevantes para esta investigación porque confirmaron la presencia de neuronas espejo y cuasi espejo en dos regiones de la corteza de los titís que se consideran homólogas a STS y F5 de los macacos. Además, aunque este es el único estudio realizado con titís, aporta evidencia sobre un sistema espejo en especies de monos del Nuevo Mundo. En síntesis, el hallazgo de neuronas espejo y la identificación de dos regiones del sistema espejo (STS y la corteza frontal ventrolateral) en esta especie, puede tener implicaciones en la discusión sobre el origen evolutivo de los sistemas espejo de los primates que podría remontarse a un ancestro común anterior a la separación evolutiva entre los monos del Viejo y del Nuevo Mundo (alrededor de hace 15 millones de años) (Suzuki et al., 2015).

Erin Hecht dirigió dos estudios con chimpancés que no solo son innovadores por las técnicas utilizadas, sino porque analizaron las supuestas similitudes y las diferencias entre el sistema espejo de los chimpancés y los de otros primates (macacos y humanos). En el primer grupo de experimentos, Hecht et al. (2013a) usaron imágenes cerebrales para comparar las áreas activas de las cortezas de chimpancés y humanos durante la ejecución y la observación de acciones. Por cuestiones éticas, hay restricciones para la experimentación con chimpancés mediante técnicas invasivas, por ello, Hecht et al. (2013a) utilizaron FDG-PET (o TEP con 18F-FDG por sus siglas en español). Este tipo de tomografía por emisión de positrones emplea fluorodesoxiglucosa (FDG), una sustancia análoga de la glucosa que va unida al isótopo radiactivo (flúor-18) y que las neuronas absorben para producir energía. Cuando el isótopo se descompone, libera positrones por un periodo breve que, al unirse con electrones cercanos, emiten fotones que se detectan con el escáner. La FDG-PET es una técnica mínimamente invasiva que se ha usado para identificar las áreas del cerebro del chimpancé relacionadas con capacidades cognitivas como el procesamiento de caras (Parr et al., 2009).

En los chimpancés, se escaneó la actividad cerebral durante el agarre de un objeto, la observación del mismo agarre realizado por otro y la observación del agarre simulado (sin objeto). Las imágenes cerebrales obtenidas por Hecht et al. (2013a) mostraron varias regiones activas en el cerebro del chimpancé durante la realización de estas tareas: *el surco central, las circunvoluciones precentral y postcentral, las cortezas premotora dorsal, premotora ventral, prefrontal ventrolateral, prefrontal dorsolateral, parietal inferior y parietal superior*. A diferencia de los chimpancés, los participantes humanos únicamente observaron agarres de objetos como “asir un guijarro con agarre de precisión”. Hecht et al. (2013a) compararon las imágenes cerebrales de los chimpancés y los humanos, las cuales evidenciaron las siguientes semejanzas y diferencias:

1. En ambas especies, la actividad se concentró en áreas específicas de las cortezas temporal, parietal y frontal que forman parte del *sistema espejo de los primates*.
2. En los chimpancés, hubo más actividad frontal (en específico, en la corteza prefrontal ventrolateral) que parietal y temporal.
3. En los humanos, la actividad temporal, parietal y frontal fue más uniforme (principalmente en la corteza inferotemporal, el lóbulo parietal inferior y la corteza premotora ventral).
4. En los chimpancés, las regiones activas durante la observación del agarre con o sin objeto eran similares (como veremos, esta también es una característica del sistema espejo humano, pero no del macaco).
5. En los chimpancés se identificaron las áreas FCBm y PFD/PF que, de acuerdo con Bailey et al. (1950), son homólogas a las áreas 44 y 40 de Brodmann de las cortezas frontal y parietal, las cuales son parte del sistema espejo humano.

En otro de los experimentos dirigidos por Erin Hecht se utilizaron imágenes con tensor de difusión (diffusion tensor imaging o DTI) para comparar las conexiones entre las regiones que conforman los sistemas espejo de tres especies de primates. Las DTI son un tipo de resonancia magnética que detecta el movimiento de las moléculas de agua en las fibras nerviosas, lo que hace posible identificar las conexiones entre las regiones cerebrales mediante la reconstrucción de las trayectorias de los tractos de la materia blanca del cerebro (Hecht & Parr, 2015). Debido a que esta técnica es poco invasiva, Hecht et al. (2013b) la adaptaron para analizar las posibles similitudes y diferencias cualitativas y cuantitativas entre los sistemas espejo del macaco, el chimpancé y el humano. El estudio de Hecht et al. (2013b) es innovador no solo porque es el único que ha examinado los sistemas espejo de 3 especies mediante el mismo método, sino

también porque se centró en el análisis de las conexiones más que en las propiedades funcionales de las neuronas espejo.

Los resultados de Hecht et al. (2013b) mostraron que en las 3 especies analizadas hay 3 tipos de conexiones principales entre las regiones que conforman el sistema espejo: *frontal-temporal* (FT), *temporal-parietal* (TP) y *frontal-parietal* (FP). En los macacos, la conexión FT ventral es mayor que TP y FP dorsales. En los chimpancés, TP y FP dorsales son más robustas que en los macacos, pero la conexión FT ventral es mucho mayor. En los humanos, las conexiones FT, TP y FP son más uniformes, aunque destacan las conexiones TP y FP. En los chimpancés y los humanos, pero no en los macacos, hay conexiones frontales y parietales específicas con la corteza temporal inferior. Solo en los humanos hay conexiones con la corteza parietal superior (Hecht & Parr, 2015) (véase la tabla 1.1).

Especie	Conexiones principales	Conexiones secundarias	Conexiones específicas de la especie
Macacos	Frontal- temporal (FT)	Temporal parietal (TP) Frontal- parietal (FP)	
Chimpancés	Frontal- temporal (FT)	Temporal- parietal (TP) Frontal- parietal (FP)	Frontal con corteza temporal inferior Parietal con corteza temporal inferior
Humanos	Temporal- parietal (TP) Frontal- parietal (FP)	Frontal- temporal (FT)	Frontal con corteza temporal inferior Parietal con corteza temporal inferior Frontal con corteza parietal superior Parietal con corteza parietal superior

Tabla 1.1 Tabla de elaboración propia sobre las conexiones identificadas en tres especies de primates. En la primera columna se muestran las especies investigadas por Hecht et al. (2013b), mientras que en la segunda, tercera y cuarta columna aparecen las conexiones principales, secundarias y específicas respectivamente.

En síntesis, si bien los sistemas espejo de las especies analizadas por Hecht et al. (2013a, 2013b) tienen conexiones similares, también poseen algunas características que podrían reflejar diferencias funcionales entre los 3 sistemas (Hecht & Parr, 2015). En primer lugar, la conexión principal del sistema espejo del macaco es FT, mientras que en el chimpancé también hay otras conexiones específicas semejantes a las del humano. Asimismo, las conexiones TP y FP son más robustas en los chimpancés, aunque en el humano –al parecer– dichas conexiones son más importantes. Para Hecht & Parr (2015), las diferencias en las conexiones se relacionan con variaciones en cuanto al procesamiento que llevan a cabo los tres sistemas espejo. En los

macacos, el procesamiento frontal está mediado por la conexión FT y podría jugar un rol en la abstracción de información descendente (*top down*). En los chimpancés, en cambio, aunque la corteza frontal y la conexión FT son predominantes, el resto de las conexiones se asemejan a las del humano. Según Hecht & Parr (2015), esto evidencia que el sistema espejo del chimpancé procesa información descendente (*top down*) como el sistema del macaco y ascendente (*bottom up*) como el del humano (en el cual destacan las conexiones parietales que posibilitan un procesamiento más ascendente). Hecht & Parr (2015) argumentaron que estos tipos de procesamiento están relacionados con la capacidad de imitación de las tres especies, desde los macacos que abstraen información para *emular* los objetivos de las acciones observadas, pasando por los chimpancés que son capaces de *emular* y de *imitar*, hasta los humanos capaces de la *imitación verdadera* y la *sobreimitación*⁹. Aquí no discutiré con detalle los hallazgos y las propuestas de Hecht et al. (2013a, 2013b), los retomaré en la discusión del capítulo 4.

1.4 El sistema espejo humano

Tal como se explicó al inicio de este capítulo, Rizzolatti realizó varias investigaciones para mostrar que ciertas regiones de la corteza frontal de los humanos, supuestamente homólogas a las del sistema espejo de los macacos, también están involucradas en la observación y la ejecución de acciones (Fadiga et al., 1995; Grafton et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996a). En específico, las primeras regiones investigadas en el humano fueron la *corteza premotora ventral* (PMv) y la *porción opercular del giro frontal inferior* (IFG) (área 44 de Brodmann o BA44). Estas áreas, junto con el *lóbulo parietal inferior* (IPL) y el *surco temporal superior* (STS), integran el *sistema espejo humano* (STS- IPL- PMv/BA44) (véase la imagen 1.4), el cual, según el grupo de Rizzolatti, es el homólogo del sistema espejo STS- PFG-F5c del macaco.

Debido a que el registro de neuronas individuales es una técnica altamente invasiva, su uso no está permitido en la experimentación con humanos excepto bajo ciertas circunstancias; por esta razón, solo se ha realizado un estudio de este tipo con humanos. A diferencia de otros

⁹ Hecht & Parr (2015) y Hecht et al. (2013a, 2013b) definieron “*emulación*” e “*imitación*” a partir de la distinción entre “resultados ambientales” (objetivos o metas que se logran) y “procedimientos para alcanzarlos”. Por ejemplo, en la imitación de “sacar una recompensa de la caja” el resultado sería obtener la recompensa, mientras que el procedimiento involucra varios pasos como abrir la caja, meter la mano, etc. La emulación se presenta cuando se copia el resultado, pero no el procedimiento, mientras que en la ‘*imitación verdadera*’ se copian el resultado y el procedimiento. La *sobreimitación* ocurre cuando se copian procedimientos irrelevantes o que no son necesarios para alcanzar el objetivo, tal como sugieren las investigaciones con infantes humanos.

primates, las investigaciones sobre el sistema espejo humano han empleado una variedad de técnicas como la tomografía por emisión de positrones (PET), la resonancia magnética funcional (fMRI), la estimulación magnética transcraneal (TMS), la electroencefalografía (electroencephalography o EEG), la electromiografía (electromyography o EMG), los metaanálisis y los estudios con pacientes con trastornos como el autismo, la apraxia y la esclerosis¹⁰. Cabe recalcar que dichas técnicas no permiten recabar información sobre la actividad de neuronas individuales, por lo que, sus resultados no pueden considerarse como evidencia directa de la existencia de neuronas espejo en los humanos. Como veremos, la mayoría de las investigaciones con humanos se limita a la identificación de propiedades anatómicas y funcionales del *sistema espejo*, y no de *neuronas individuales*.

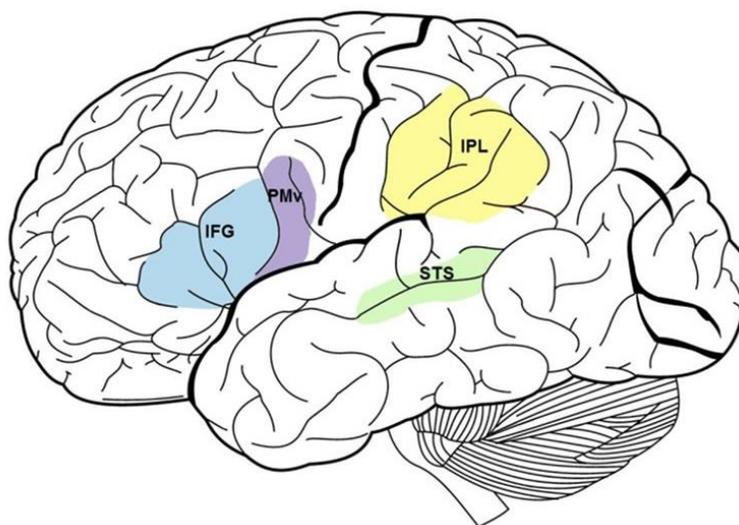


Imagen 1.4 *Áreas del sistema espejo humano*: parte posterior del surco temporal superior (STS), parte rostral del lóbulo parietal inferior (IPL) (áreas PF y PFG) y corteza premotora ventral (PMV) más la parte posterior del girofrontal inferior (IFG) (o BA44) (Werner et al., 2012). Derechos reservados© 2012 por los autores y ScientificResearch Publishing In. Imagen reproducida bajo licencia Creative Commons.

Otro problema derivado de la dificultad para realizar registros en humanos radica en que, algunas propiedades como la congruencia sensoriomotora no se han investigado directamente. Si bien los estudios han identificado las áreas involucradas en la observación y la ejecución de

¹⁰ En esta investigación expondré un conjunto reducido de estudios, pueden consultarse otros para más detalles sobre las técnicas y los diseños experimentales utilizados, por ejemplo: Aziz-Zadeh et al., 2004 Binder et al. (2017), Cattaneo et al. (2007), Frenkel-Toledo et al. (2016), Jelsone-Swain et al. (2015), Negri et al. (2007), Oberman et al. (2005) y Plata-Bello et al. (2017).

acciones, dicha similitud no puede equipararse con la congruencia pues esta es una propiedad de las neuronas, no del sistema espejo. Además, como veremos, en la única investigación con humanos basada en registros de neuronas individuales, se identificaron neuronas “de tipo espejo” pero no propiamente espejo. Por estas razones, es preferible referirse al *sistema espejo humano* y no a las “neuronas espejo del humano”, tal como se sugiere Hickok (2014). En los siguientes dos apartados expondré los resultados del único registro realizado en humanos y después haré una revisión de los principales estudios basados en otras técnicas, los cuales han analizado algunas propiedades anatómicas y funcionales del sistema espejo humano.

1.4.1 Las neuronas de tipo espejo en los humanos

La investigación de Mukamel et al. (2010) es la única evidencia directa sobre la existencia de neuronas espejo en los humanos. A diferencia de los estudios con macacos, este registro se llevó a cabo con 21 participantes y tuvo una muestra amplia de 1117 neuronas. Los sujetos del estudio fueron pacientes epilépticos y los registros se realizaron cuando se sometieron a un procedimiento quirúrgico para tratar dicho padecimiento, por esta razón, se analizaron únicamente las neuronas de las regiones cercanas a la zona tratada y los diseños experimentales fueron diferentes a los utilizados en los macacos. Las regiones estudiadas por Mukamel et al. (2010) fueron la amígdala, el hipocampo, la corteza entorrinal, el giro parahipocampal, el área motora suplementaria (SMA) y la corteza cingulada anterior. La actividad neural se registró durante la ejecución y la observación de acciones manuales (‘agarrar una jarra con agarre de precisión’) y gestos presentados en video (‘sonreír’). En todas estas áreas, Mukamel et al. (2010) encontraron *neuronas que respondían a la observación o la ejecución de acciones*; sin embargo, solo un grupo de SMA, el hipocampo, el giro parahipocampal y la corteza entorrinal *descargó en la observación y ejecución de las mismas acciones* (véase la imagen 1.5). Además, algunas neuronas también suprimieron su actividad durante la observación, es decir, son semejantes a las *neuronas espejo supresivas* encontradas en el tracto piramidal de F5 y en el área M1 de los macacos (Kraskov et al., 2009; Vigneswaran et al., 2013).

Asimismo, entre las neuronas registradas por Mukamel et al. (2010), algunas mostraron *congruencia sensoriomotora* lata y estricta; como vimos, esta es la propiedad más importante de las neuronas espejo tradicionales del macaco. No obstante, en los humanos, los porcentajes de neuronas con congruencia fueron bajos en comparación con los obtenidos en los macacos.

Otra de las limitaciones del estudio de Mukamel et al. (2010) radica en que las regiones investigadas no coinciden con aquellas consideradas homólogas a las del sistema espejo del macaco, por lo que, las neuronas registradas no fueron clasificadas como ‘espejo’ sino como *de tipo espejo o semejantes a las espejo*. Además, estas neuronas tampoco se consideraron ‘neuronas espejo no tradicionales’, ya que no todas se encontraron en las regiones donde hay neuronas de este tipo en los macacos. Por ejemplo, en los humanos se identificó un grupo de neuronas de tipo espejo en el hipocampo, pero –tradicionalmente– esta región se ha vinculado con otras capacidades cognitivas como la memoria, por lo que no está claro por qué contiene neuronas que responden a la observación y la ejecución de acciones. Dadas estas diferencias y como respuesta a posibles objeciones, Mukamel et al. (2010) propusieron que, aunque su estudio no evidencia la existencia de neuronas espejo en el humano idénticas a las del macaco, las neuronas que identificaron podrían considerarse como parte de otros mecanismos espejo que, dependiendo de las regiones que abarquen, estarían implicados en otras funciones cognitivas. Debido a sus limitaciones experimentales, el estudio de Mukamel et al. (2010) no puede considerarse como evidencia robusta acerca de la existencia de neuronas espejo en el cerebro humano con las mismas características funcionales que poseen las del macaco.

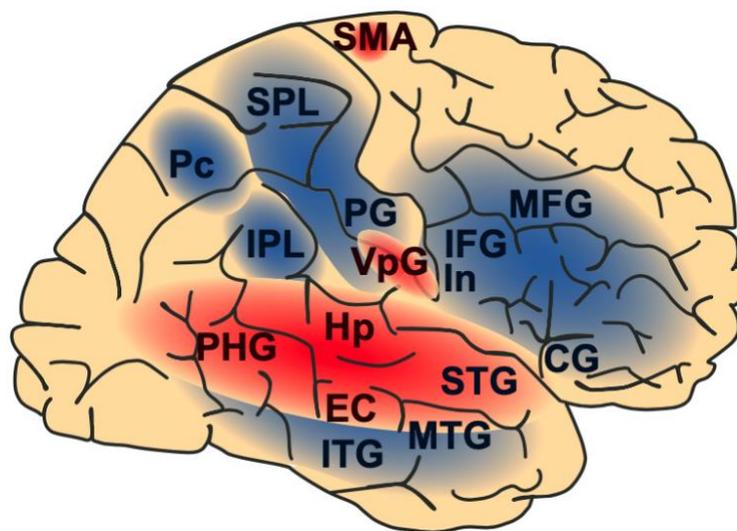


Imagen 1.5 Regiones de la corteza identificadas en los humanos según Giret et al. (2017). Las zonas marcadas con color azul muestran las posibles áreas del sistema espejo según los estudios con imágenes cerebrales; entre estas destacan IPL (lóbulo parietal inferior), IFG (giro frontal inferior) y MTG/ITG en la corteza temporal. En cambio, aparecen con color rojo las regiones donde se encontraron neuronas espejo en el registro de Mukamel et al. (2010) realizado en humanos, por ejemplo: SMA (área motora suplementaria), Hp (hipocampo), EC (corteza entorrinal) y PHG (giro parahipocampal). Derechos reservados© 2017 por Elsevier B.V. Imágen reproducida con permiso.

1.4.2 Propiedades anatómicas y funcionales del sistema espejo humano

Como vimos, uno de los objetivos de los estudios con humanos es mostrar que las regiones parietales y frontales del sistema espejo humano están implicadas en la ejecución y la observación de las mismas acciones realizadas por otros. Aunque este es el objetivo de la mayoría de los experimentos con imágenes cerebrales, también se han investigado ciertas propiedades anatómicas y funcionales semejantes a las identificadas en los macacos. En los incisos a) – g) expondré los resultados de dichos estudios.

a) Respuesta del sistema espejo a ejecución y observación de las mismas acciones

Las investigaciones con PET de Grafton et al. (1996) y Rizzolatti et al. (1996a) fueron las primeras en evidenciar actividad en áreas del sistema espejo (como STS, IPL y BA44) durante la ejecución y la observación de acciones. La evidencia más reciente recabada con fMRI también mostró la activación de diferentes sectores de las regiones que integran el sistema espejo, por ejemplo: Brass et al. (2007), Calvo-Merino et al. (2005, 2006), Gatti et al. (2017), Gazzola et al. (2007), Gazzola & Keysers (2009), Iacoboni et al. (2005) y Lui et al. (2008). Asimismo, los metaanálisis de experimentos basados en imágenes cerebrales han confirmado la actividad de diversas regiones del sistema espejo durante tareas de observación y/o ejecución de acciones¹¹. Otro conjunto de experimentos utilizó fMRI de supresión por repetición, una técnica mediante la cual se repiten los estímulos para generar habituación y así dar lugar a un decremento de la actividad en las zonas implicadas en la tarea. En estudios de este tipo se repitieron las tareas de observación, ejecución de agarres o una combinación de ambas. De la Rosa et al. (2016), Dinstein et al. (2007), Hamilton & Grafton (2006), Kilner et al. (2009) y Lingnau et al. (2009) mostraron reducción de actividad en BA44, PMv y el lóbulo parietal. Los estudios basados en fMRI de supresión no solo corroboraron las áreas del sistema espejo humano que ya han sido identificadas en otros estudios, también han mostrado que este es *sensible a la habituación cuando se presenta el mismo estímulo independientemente de la modalidad*; es decir, las áreas

¹¹ Por ejemplo, los metaanálisis de Caspers et al. (2010), Molenberghs et al. (2009, 2012) y Turella et al. (2009) analizaron un grupo significativo de experimentos con PET y fMRI, evidenciando actividad durante la observación y la ejecución de acciones en PMv, BA44, IFG y el lóbulo parietal, así como en otras regiones como el cerebelo y la ínsula. Estos metaanálisis, además, mostraron que los experimentos con humanos difieren entre sí en cuanto a los diseños, las muestras, las tareas y la clase de estímulos utilizados. Por ejemplo, en algunos experimentos, los participantes se imaginaron agarrando el objeto (Cross et al., 2006; Grafton et al., 1996), mientras que, en otros, imitaron las acciones observadas (Grèzes et al., 2003; Leslie et al., 2004). Dadas estas divergencias experimentales, es necesario tomar con cautela los resultados de este tipo de investigaciones.

del sistema espejo suprimen su actividad cuando la misma acción (por ejemplo, manipular una palanca) se observa o ejecuta repetidamente (Kilner et al., 2009).

Para finalizar esta sección debe aclararse que, aunque un grupo significativo de estudios con imágenes cerebrales en humanos parece confirmar la participación del sistema espejo en la ejecución y la observación de las mismas acciones, hay ciertos aspectos que deben considerarse al evaluar dicha evidencia. En primer lugar, a diferencia de los macacos, en los estudios con humanos se empleó una variedad de tareas (imitación, imaginación, ejecución y observación) y de acciones (pasos de baile, patrones de movimientos complejos, etc.). En segundo lugar, algunas de las áreas activas en el humano no corresponden de forma estricta con las predichas o supuestamente homólogas a las del macaco e, incluso, hay actividad en regiones que no han sido analizadas en el macaco, por ejemplo, el cerebelo (Grafton et al., 1996; Gazzola & Keysers, 2009). Por último, en la mayoría de los estudios se combinó la actividad obtenida en 2 tareas (por ejemplo, imitación y observación) pero, cuando se analiza la actividad de cada tarea por separado, hay diferencias entre las áreas activas. Por ejemplo, en el estudio de Rizzolatti et al. (1996a) se activaron STS y parte de IFG en la observación, mientras que en la ejecución las áreas más activas fueron el cíneo, el cerebelo y el putamen. Es decir, no se cumple cabalmente la hipótesis acerca de que las mismas áreas del sistema espejo están involucradas en la ejecución y la observación de las mismas acciones. Esta limitación no ha sido discutida ampliamente por el grupo de Rizzolatti, aunque ha sido enfatizada a través de metaanálisis como el de Turella et al. (2009).

b) ‘Representación somatotópica’ en el sistema espejo

En los humanos se ha analizado la actividad del sistema espejo durante la observación y la ejecución de acciones realizadas con varios *efectores*¹², evidenciando que estos *se representan de forma somatotópica*¹³. Buccino et al. (2001) registraron con fMRI la actividad cerebral de sujetos que vieron acciones hechas con la boca, la mano y el pie (por ejemplo, morder una manzana, agarrar una taza y patear una pelota). Los resultados mostraron actividad en sectores de las cortezas premotora y parietal dependiendo del efector usado para la acción; es decir, se

¹² Es decir, partes del cuerpo con las cuales se realizan movimientos, por ejemplo: manos, brazos, etc.

¹³ La *representación somatotópica* debe entenderse como “mapas en el cerebro” que muestran una correspondencia entre ciertos sectores de las cortezas motora o somatosensorial y algunas partes del cuerpo, en este caso, efectores como las manos, la boca y el pie.

evidenció un patrón de representación de los efectores similar al de la corteza motora primaria. Según Buccino et al. (2001), a diferencia del macaco, el sistema espejo humano responde a un repertorio motor amplio y con una representación somatotópica en la corteza premotora. En los macacos, una organización somatotópica rudimentaria del sistema espejo fue documentada en el lóbulo parietal inferior (Rozzi et al., 2008).

c) Respuesta a sonidos de acciones

Gazzola et al. (2006) llevaron a cabo una serie de experimentos con fMRI que involucraban la realización de acciones hechas con la mano y la boca, así como escuchar los sonidos asociados con estas (por ejemplo, rasgar una hoja de papel y escuchar el sonido característico de esta acción). En ambas tareas se activaron áreas del sistema espejo humano como la corteza premotora y BA44. Gazzola et al. (2006) propusieron que, al igual que las neuronas espejo del macaco, el sistema espejo humano *responde a los sonidos de las acciones* y es altamente *selectivo* porque parece discriminar acciones a partir del sonido asociado con estas.

d) Respuesta a acciones que forman parte del repertorio motor del observador

Calvo-Merino et al. (2005) usaron fMRI para investigar las diferencias en la actividad cerebral cuando las acciones observadas pertenecen al repertorio motor de los observadores, para ello, compararon las regiones activas de bailarines (de ballet o capoeira) y de participantes inexpertos mientras veían movimientos propios de cada baile. Encontraron mayor actividad en el sistema espejo cuando las acciones observadas pertenecían al conjunto de movimientos del baile en el que eran expertos. En otro estudio con bailarines de ballet profesionales, Calvo-Merino et al. (2006) mostraron que, cuando los movimientos observados forman parte del repertorio de los movimientos de baile de cada género, se activan regiones específicas del sistema espejo. Estos hallazgos refuerzan los experimentos previos de Buccino et al. (2004a), en los cuales se escaneó a los participantes mientras observaban acciones de la boca realizadas por un humano, un perro o un mono. Algunas de las acciones pertenecían al repertorio común de las tres especies (“morder”) y otras eran específicas del repertorio del perro (“ladrar”) o del macaco (“chasquido de labios”). Buccino et al. (2004a) evidenciaron que las regiones motoras del sistema espejo se activaban durante la observación de acciones comunes a las tres especies, mientras que en las acciones específicas hubo mayor actividad en otras regiones (como STS en la observación del

ladrido). Buccino et al. (2004a) concluyeron que el sistema espejo es la base del reconocimiento de las acciones que pertenecen al repertorio motor del observador, en cambio, otras regiones podrían ser relevantes para reconocer otras acciones.

e) Observación e imitación de patrones de movimiento complejos

En el estudio con fMRI de Buccino et al. (2004b) se evidenció que las regiones parietales y frontales del sistema espejo están activas durante la observación y la imitación de patrones de movimientos complejo. Esta clase de acciones difiere de las que han sido investigados en los macacos porque su objetivo no es el agarre del objeto sino la realización apropiada de una serie de movimientos. Asimismo, Gatti et al. (2017) compararon la actividad cerebral obtenida durante la realización, la observación y la imitación de tareas simples y complejas (“abrir el puño, extender los dedos y mover el dedo pulgar”), y encontraron actividad en regiones del sistema espejo durante la observación de tareas complejas. A estos estudios se suman los ya mencionados de Calvo-Merino et al. (2005, 2006) en los que se observaron pasos de baile que son patrones de movimientos complejos. Tomadas en conjunto, estas investigaciones muestran que el sistema espejo humano podría estar involucrado en la observación y la imitación de acciones transitivas e intransitivas más complejas que aquellas estudiadas en los macacos.

f) Respuesta del sistema espejo al entrenamiento (efecto contraespejo)

Los experimentos de Catmur et al. (2007, 2011) con estimulación magnética transcraneal (TMS) indagaron en la posibilidad de que la respuesta del sistema espejo a las mismas acciones observadas y ejecutadas sea producto del entrenamiento. Catmur et al. (2007) entrenaron a los participantes para que movieran el dedo índice después de observar el movimiento del dedo meñique y viceversa. Luego de un periodo de entrenamiento, aplicaron TMS en la corteza motora durante la observación de los movimientos y midieron los potenciales motores evocados (MEPs) de los músculos de ambos dedos. Los resultados evidenciaron un fenómeno que denominaron “efecto contraespejo”, el cual consistía en el aumento de actividad en el músculo del dedo opuesto al que era observado (aumento en el dedo índice al observar el movimiento del meñique y a la inversa). Según Catmur et al. (2011), esto respalda “la teoría de que las propiedades ‘espejo’ del sistema espejo (...) surgen a través de la experiencia sensoriomotora correlacionada de realizar y observar acciones” (Catmur et al., 2007: 1528). Catmur et al. (2011)

obtuvieron resultados similares en una investigación posterior en la cual aplicaron TMS en las cortezas motora primaria y premotora, y registraron los MEPs durante la realización de dos tareas, una que consistía en la observación de movimientos de los dedos índice o meñique (tarea espejo) y otra de tipo “contraespejo”. La actividad muscular registrada fue similar en ambas tareas. A partir de estos hallazgos, Catmur et al. (2007, 2011) concluyeron que las regiones premotoras del sistema espejo obtienen sus propiedades “espejo” y “contraespejo” a través del entrenamiento sensoriomotor.

g) Respuesta a acciones hechas con herramientas

De acuerdo con el estudio de Cattaneo et al. (2009), el sistema espejo humano responde a la observación de acciones hechas con herramientas. Cattaneo et al. (2009) registraron los potenciales motores evocados (MEPs) del músculo oponente del pulgar mientras los sujetos observaban acciones realizadas con dos tipos de alicates cuya manipulación requiere diferentes movimientos (los normales se abren con extensión y se cierran con la flexión de los dedos, mientras los inversos se abren con flexión y se cierran con extensión). Encontraron que los potenciales del músculo incrementaban independientemente del tipo de alicate usado. Según Cattaneo et al. (2009), esto evidencia que *el sistema espejo codifica los objetivos de las acciones y no los movimientos necesarios para su realización*. De modo semejante, Gazzola et al. (2007) argumentaron que el sistema espejo codifica los objetivos de las acciones porque, de acuerdo con su investigación, las regiones del sistema espejo se activan durante la observación de acciones, aunque estas se realicen con un efector biológico o una mano robótica.

1.5 Conclusiones

En este capítulo se describieron los criterios propuestos por García (2014a, 2014b) para la evaluación de la hipótesis de homología morfológica y funcional del sistema espejo de los primates. Además, se mostró la evidencia empírica con la cual se ha defendido la presencia de neuronas o sistemas espejo en titís, macacos, chimpancés y humanos. Como vimos, la mayoría de los estudios fueron realizados con macacos (de varias especies) y con humanos (aunque con ciertas restricciones como las divergencias experimentales debido al uso de varias técnicas), por lo que la investigación con otras especies es limitada. No obstante, en el capítulo 4 retomaré los criterios de homología para mostrar que esta evidencia respalda la existencia de un sistema

espejo –entendido como un sistema neural– morfológicamente homólogo en los primates. Sobre la homología funcional, antes de discutir al respecto en el capítulo 4, en los siguientes capítulos desarrollaré las nociones de ‘representación’ y ‘función’ (capítulo 2), y mostraré en el capítulo 3 que hay algunas dificultades (principalmente lo que aquí denominaré como “el problema de la congruencia”) que deben ser resueltas antes de poder establecer cuál es la función de las neuronas y del sistema espejo.

Capítulo 2. Las nociones de ‘representación neural’ y ‘función’

Mi objetivo en este capítulo es contrastar varias formas de entender los conceptos de ‘representación’ y ‘función’. Ambas nociones son relevantes para esta investigación porque, como veremos, se apela a estas al intentar atribuir una función cognitiva a las neuronas que son estudiadas en el laboratorio a través de la técnica de registro de neuronas individuales. Como expuse en el capítulo anterior, esta técnica ha sido la más utilizada para indagar en las propiedades funcionales de las neuronas espejo y, como se argumentará en el capítulo 3, la noción de ‘representación neural’ se ha utilizado explícita o implícitamente para atribuirles una supuesta función cognitiva. Por esta razón, en este capítulo discutiré acerca de los distintos modos de concebir a las representaciones neurales y el rol que desempeñan en la investigación en neurociencia. Expondré algunas caracterizaciones de las representaciones que han sido propuestas recientemente en la filosofía para posteriormente dirigir la atención al caso específico de la atribución de la función de las neuronas espejo. Aunque el capítulo está dedicado –en su mayoría– a las representaciones neurales, la noción de función también será abordada porque es esencial para la propuesta que será esbozada como parte de la discusión.

2.1 Introducción

En las investigaciones llevadas a cabo en diversos campos de las ciencias cognitivas se suele apelar al concepto de ‘representación’ para desarrollar explicaciones acerca de cómo son posibles las capacidades cognitivas que son estudiadas en el laboratorio. Por ejemplo, en las investigaciones sobre memoria espacial (O’Keefe & Dostrovsky, 1971), para explicar por qué los ratones son capaces de ‘recordar’ las diferentes localizaciones de un laberinto, se sugiere que poseen una ‘representación del lugar’ o un ‘mapa mental’ del sitio que permite realizar la tarea de forma efectiva (Bechtel, 2016). Si bien este concepto parece ser crucial para el desarrollo de explicaciones robustas en las ciencias cognitivas, no hay un consenso respecto a qué debemos entender por ‘representación’, aunque se han hecho intentos por clarificar el sentido implícito con el que suele usarse en campos de investigación específicos (véase, por ejemplo: Baker et al., 2021; Bechtel, 2001, 2016; Brette, 2019; deCharms & Zador, 2000; Millikan, 2020; Piccinini, 2018; Sullivan, 2010; Thomson & Piccinini, 2018; Vilarroya, 2017).

Asimismo, la relevancia de la noción de representación se hace patente en los debates que ha suscitado en el ámbito de la filosofía de la mente y de las ciencias cognitivas. Una de las

discusiones más significativas tiene que ver con el problema de si existen las representaciones como entidades mentales de algún tipo, o si solo son metáforas o constructos teóricos a los que suele apelarse para explicar los fenómenos mentales y las capacidades cognitivas (Brette, 2019). Al respecto, hay diversas posturas que van desde quienes aceptan la existencia de las representaciones –ya sea que estas sean consideradas como entidades de carácter lingüístico (como símbolos) o con algún otro formato como mapas, modelos, imágenes, esquemas, etcétera– hasta quienes las rechazan al considerarlas como postulados con un valor explicativo limitado.

Otro problema relevante es el del *contenido* de las representaciones mentales. El ‘contenido’ debe ser entendido como aquello *acerca de* lo cual es una representación, es decir, las *condiciones, objetos y propiedades del mundo* a los que se refiere la representación, por ejemplo: “la forma de una fruta, el movimiento de un animal, una expresión facial” (Shea, 2018: 5-6). La discusión central acerca del contenido tiene como objetivo el intentar esclarecer de qué modo puede ser determinado, es decir, cómo las representaciones mentales llegan a ser *acerca de* o qué clase de procesos permiten vincular a las representaciones –como entidades mentales– con las condiciones, objetos y propiedades del mundo a los que se refieren (Shea, 2018).

En síntesis, el debate sobre las representaciones se desarrolla en torno a, por lo menos, las siguientes cuestiones (Smortchkova et al., 2020): (1) la naturaleza de las representaciones, es decir, qué hace que algo sea una representación mental, (2) cuál es su rol explicativo en la investigación en ciencias cognitivas y (3) cómo se determina el contenido [véanse las revisiones de Dietrich (2007), Egan (2012) y Pitt (2020) para mayores detalles sobre las diferentes posturas sobre estos temas]. Si bien un análisis detallado de todas estas cuestiones podría ser relevante para orientar algunas de las discusiones que serán expuestas en esta tesis, en este capítulo me centraré específicamente en las *representaciones neurales*. En los experimentos basados en registros de neuronas individuales (single unit recording), los neurocientíficos denominan *representaciones neurales* a los *patrones de actividad neural* que reflejan una *correlación* entre *un estímulo presentado durante la realización de una tarea y la tasa de activación de las neuronas individuales*, estas últimas se obtienen al promediar los picos de actividad de una neurona en un intervalo de tiempo o en las repeticiones de la misma tarea (Bechtel, 2001; deCharms & Zador, 2000). En los registros de neuronas individuales se insertan microelectrodos en las neuronas para detectar cambios en el potencial de la membrana mientras los sujetos

realizan una tarea experimental relevante para aquello que se está investigando. Los cambios que se detectan van del estado en reposo de la membrana (de entre -60 o -80 milivoltios), a un estado de acción que alcanza hasta 40 milivoltios. Dado que se trata de una técnica invasiva, su uso está prohibido en investigaciones con humanos y otras especies; sin embargo, una de sus ventajas es que permite detectar la actividad neural con mayor resolución espacial y temporal, lo que hace posible establecer ciertas *correlaciones* entre las *tasas de activación* y los *estímulos específicos presentados en las tareas experimentales*. Tradicionalmente, esta técnica ha sido utilizada en la neurociencia para investigar la actividad de neuronas de regiones motoras y sensoriales primarias durante la estimulación visual (por ejemplo, al observar objetos presentados en cierta localización espacial u orientación), auditiva (al escuchar sonidos bajo alguna frecuencia o intensidad), motora (por ejemplo, en la realización de movimientos para asir un objeto), etcétera.

El concepto de *representación neural* es relevante para esta investigación porque la mayoría de los experimentos sobre neuronas espejo con macacos utiliza la técnica de registro de neuronas individuales. Pero, además, esta noción subyace a las interpretaciones de los resultados recabados en el laboratorio y está presente en la discusión sobre la atribución de la función de las neuronas espejo (Uithol et al., 2008, 2011). Por ejemplo, en uno de los primeros reportes del estudio dirigido por Vittorio Gallese se sugiere que “[una] posible función de la *representación* del movimiento en las neuronas espejo es que esta *representación* está involucrada en la ‘comprensión’ de eventos motores” (cursivas añadidas) (Gallese, 1996: 606) o que “[c]uando la observación de una acción llevada a cabo por otro individuo evoca una actividad neural que corresponde a la que, cuando es generada internamente *representa* una cierta acción, el significado de ésta debe ser reconocido debido a la similitud entre las dos *representaciones*” (cursivas añadidas) (Gallese, 1996: 606). Esto evidencia que, en los estudios del grupo de Rizzolatti, al igual que otros basados en la misma técnica experimental, la noción de representación es fundamental para explicar la actividad de las neuronas espejo registradas en el laboratorio y para asignarles una supuesta función cognitiva. Sin embargo, no está claro qué se entiende por ‘representación’, cuál es su rol explicativo en este tipo de experimentos y bajo qué criterios debe utilizarse para atribuir una función cognitiva. En este capítulo intentaré aclarar estas cuestiones a partir de las propuestas de Bechtel (2001, 2016), Thomson & Piccinini (2018) y Baker et al. (2021).

La estructura de este capítulo será la siguiente: en la sección 2.2 explicaré la noción de *representación neural* tal como ha sido desarrollada por Bechtel (2001, 2016) y Thomson & Piccinini (2018); empezaré con una descripción general de los componentes de las representaciones según estos autores y posteriormente abordaré las representaciones neurales tal como son entendidas en específico en la neurociencia cognitiva. Como se mostrará más adelante, su caracterización pretende capturar el modo en que los neurocientíficos examinan la actividad cerebral e identifican representaciones neurales en el laboratorio. Esta propuesta, sin embargo, tiene algunas limitaciones que discutiré una vez que haya expuesto una descripción más reciente ofrecida por Baker et al. (2021), la cual parte de un análisis de tres modos de concebir las representaciones en diversos campos de las neurociencias, para después ofrecer cuatro criterios que podrían ser considerados para la atribución de representaciones en el ámbito experimental. El cuarto criterio de Baker et al. (2021) es de interés para esta investigación porque evidencia el vínculo estrecho del concepto de representación con el de función. Por esa razón, en la sección 2.4 intentaré exponer dos de los modos más comunes de entender las ‘funciones’ en la filosofía de la biología y las ciencias cognitivas [el analítico-sistémico de Robert Cummins y el etiológico defendido por Ruth G. Millikan (Cummins, 1975; Millikan, 1984, 1989, 1990)] antes que pasar a la discusión final del capítulo sobre las nociones de *representación neural* y *función* para el caso específico de las neuronas espejo.

2.2 La noción de representación según Bechtel (2001) y Thomson & Piccinini (2018)

Para Bechtel (2001), las representaciones pueden ser entendidas en un ‘sentido básico’ como “eventos o procesos que *permanecen por* y llevan *información acerca de* lo que representan, haciendo posible que el sistema en el cual operan use dicha información para dirigir su conducta” (cursivas añadidas) (Bechtel, 2001: 334). De modo semejante, de acuerdo con Thomson & Piccinini (2018), las “representaciones son *estados internos* que ‘sustituyen a’ [están en lugar de] *X* para guiar el *comportamiento* con respecto a *X*” (cursivas añadidas) (Thomson & Piccinini, 2018: 191). En ambas definiciones podemos identificar los siguientes elementos:

- (1) El *contenido semántico*, es decir, el objeto o evento que es representado o acerca del cual es la representación¹⁴. Por ejemplo: en la representación mental del yogurt en el refrigerador, el contenido es ‘hay yogurt en el refrigerador’ (Thomson & Piccinini, 2018) y en la representación de la localización del sitio *Y* en un laberinto, el contenido mental es ‘la localización del sitio *Y* en un laberinto’.
- (2) La *representación* entendida como un evento o proceso que *lleva información* acerca de aquello que es representado (Bechtel, 2001). Por ejemplo, la representación mental del yogurt en el refrigerador lleva información acerca del yogurt en el refrigerador (Thomson & Piccinini, 2018).
- (3) Las partes o *procesos del sistema* que harán uso de la información llevada por la representación para realizar alguna otra tarea y para dirigir el comportamiento (Bechtel, 2001). Por ejemplo, la representación de la localización del sitio *Y* en un laberinto puede ser relevante para la realización de una tarea de memoria espacial posibilitando que el ratón logre desplazarse en un laberinto. Este ‘uso de la información para’ es un componente de las representaciones denominado *rol funcional* (Thomson & Piccinini, 2018). Es decir, una representación se encarga de llevar información sobre un objeto o evento *X*, la cual puede ser usada por otros procesos y, en última instancia, será relevante para *guiar la conducta* del organismo con respecto a *X*.

Además, según Thomson & Piccinini (2018), las representaciones pueden tener un contenido *indicativo* o *imperativo* [véase Millikan (1995) para una discusión más detallada de la distinción análoga entre representaciones descriptivas y directivas]. En primer lugar, tienen un contenido *indicativo* cuando representan *cómo es* el mundo, es decir, “las representaciones se satisfacen en la medida en que rastrean un estado real del mundo” (Thomson & Piccinini, 2018: 194). Entre las representaciones indicativas se incluye a las representaciones sensoriales, por ejemplo, la representación sensorial de *X* (un objeto desplazándose en cierta dirección) puede

¹⁴ La propuesta de Thomson & Piccinini (2018) acerca del contenido es *externista*, ya que el contenido es entendido como un hecho o elemento del mundo exterior; no obstante, esta forma de caracterizar el contenido ha sido ampliamente discutida en la filosofía y se ha contrastado con otras concepciones que circunscriben el contenido al individuo (*narrow content*) (para una descripción amplia de esta variedad de posturas, véase: Brown, 2016; Rowlands et al., 2020).

considerarse como la representación de X si, efectivamente, es el caso que X ; en cambio, cuando no es el caso que X , se considera que el sistema ha representado erróneamente (*'misrepresented'*) algún aspecto del medio ambiente (Thomson & Piccinini, 2018). Los contenidos *imperativos* son aquellos que se refieren a *cómo será* el mundo, siendo las representaciones motoras un ejemplo de este tipo porque su “función es provocar un nuevo estado de cosas mediante la generación de conductas” (Thomson & Piccinini, 2018: 194). En síntesis, a partir de estos dos tipos de contenido puede hacerse una distinción entre representaciones sensoriales y motoras; las primeras se encargan de llevar información al cerebro sobre ciertos estados del mundo, mientras que las segundas juegan un rol como *comandos motores para generar nuevos estados del mundo*, es decir, operan “como instrucciones enviadas desde el cerebro que indican al cuerpo hacia dónde moverse en el mundo” (Thomson & Piccinini, 2018: 210). Por ejemplo, el comando motor de ‘agarrar una taza’ se cumple en caso de que el agente agarre la taza¹⁵.

Thomson & Piccinini (2018) también argumentan que puede haber representaciones indicativas “que no están directamente acopladas a la estimulación sensorial actual” y representaciones sensoriomotoras (o mixtas) donde “[el] procesamiento sensoriomotor implica *transformaciones sensoriomotoras*, en las cuales las representaciones sensoriales se convierten rápida y directamente en comandos motores (...) Dichas transformaciones sensoriomotoras a menudo involucran neuronas individuales y poblaciones neuronales, que *son simultáneamente representaciones sensoriales y motoras*” (cursivas añadidas) (Thomson & Piccinini, 2018: 222). Estas últimas representaciones son de particular interés para esta investigación pues, como vimos en el capítulo anterior, las neuronas espejo son neuronas sensoriomotoras que descargan cuando el macaco realiza cierta clase de acciones y cuando observa las mismas siendo realizadas por otros. Es decir, sus características parecen coincidir con la caracterización de *representaciones mixtas* de Thomson & Piccinini (2018) porque su actividad está vinculada con un estímulo visual (la acción siendo ejecutada por otro) y con un comando motor (la realización de una acción)¹⁶.

¹⁵ Por ejemplo, en este caso, el contenido de la representación imperativa es el estado (e) en tiempo futuro (F) del sujeto (S) tomando una taza de cierta manera (x); $F+e$ se cumple cuando S hace x .

¹⁶ Una pregunta que puede formularse con mayor detalle es si estas neuronas son la base en el cerebro de procesos sensoriomotores que pueden ser entendidos como representaciones mixtas tal como las conciben Thomson & Piccinini (2018).

2.2.1 Las representaciones neurales en la neurociencia cognitiva

Tanto Bechtel (2001, 2016) como Thomson & Piccinini (2018) sostienen que la labor principal de los neurocientíficos cognitivos es explicar las capacidades cognitivas mediante la identificación de *representaciones neurales* en el laboratorio para posteriormente especificar *de qué modo estas son usadas por el sistema cognitivo para controlar la conducta*. William Bechtel ha ofrecido una exposición más detallada de dicha labor:

Una parte importante de lo que los neurocientíficos quieren entender sobre el cerebro es cómo contribuye a controlar los procesos dentro del organismo o su comportamiento en el mundo externo. Es en este contexto que la *identificación de las representaciones y su contenido* se vuelve crítica (...) (cursivas añadidas) (Bechtel, 2016: 1292)

La caracterización de los procesos neuronales como representaciones no es vista como *una forma conveniente de hablar* sobre los procesos cerebrales. La investigación se basa en que estos procesos son *representaciones*; las tareas explicativas a las que se dedican son *identificar aquellos procesos neuronales que son representaciones*, averiguar cuál es su contenido y cómo se utilizan estas representaciones para controlar el comportamiento. (cursivas añadidas) (Bechtel, 2016: 1293)

Aquí es pertinente hacer dos aclaraciones. En primer lugar, como se mencionó previamente, – de acuerdo con Bechtel (2001, 2016) y Thomson & Piccinini (2018)– las representaciones estudiadas por los neurocientíficos cognitivos son los *patrones de actividad neural* que se obtienen mediante las investigaciones basadas en la técnica de registro de neuronas individuales. Y, aunque puede haber representaciones estudiadas a través de otras técnicas [por ejemplo, mediante análisis de patrones multivariantes o MPVA; véase Gessell et al., 2021], estos autores se centran en aquellas que se identifican a nivel de neuronas individuales y que relacionan la actividad de la neurona con algún elemento específico del entorno. Estas representaciones son *localizadas* y contrastan con las *distribuidas* que, de modo general, involucran la actividad coordinada de poblaciones de neuronas (Bowers, 2009; deCharms & Zador, 2000). En segundo lugar, un aspecto central de las propuestas de Bechtel (2001, 2016) y Thomson & Piccinini (2018) es su rechazo de las representaciones entendidas como metáforas, supuestos o recursos conceptuales a los que apelan los neurocientíficos para explicar la actividad neural. Para ambos, las representaciones neurales son observadas y manipuladas en el laboratorio (Thomson & Piccinini, 2018), es decir, existen en el cerebro tal como revelan los patrones de actividad identificados en un conjunto significativo de estudios tradicionales de la neurociencia cognitiva. Como se expuso anteriormente, esta discusión sigue abierta, por lo cual un análisis profundo de los argumentos que se han ofrecido a favor de las diversas posturas excede los objetivos de esta

sección. Únicamente retomaré la caracterización de Bechtel (2001, 2016) y Thomson & Piccinini (2018) para especificar en qué sentido se suele hablar de representaciones en los reportes de los experimentos sobre neuronas espejo basados en registros de neuronas individuales. Antes de pasar a esto, describiré de forma breve el modo en que se identifica y se atribuye un *rol funcional*¹⁷ a las representaciones estudiadas en el laboratorio de acuerdo con Bechtel (2001, 2016) y Thomson & Piccinini (2018). Asimismo, mencionaré como ejemplos algunos estudios que suelen ofrecerse como evidencia a favor de la existencia de las representaciones neurales.

De acuerdo con Bechtel (2001, 2016), los neurocientíficos cognitivos que estudian el sistema nervioso mediante registros de neuronas individuales, tienen como primer objetivo el identificar en qué neuronas aumenta la tasa de activación cuando se presenta un estímulo, el cual es especialmente seleccionado de acuerdo con el fenómeno cognitivo que va a ser investigado. Por ejemplo, en el primer registro realizado en el lóbulo occipital se identificó un grupo de neuronas en el área V1 de gatos y monos, las cuales descargaban dependiendo de la localización de un estímulo dentro del campo visual de dichos animales (Talbot & Marshall, 1941). Asimismo, en los experimentos de David Hubel y Torsten Wiesel se registraron dos tipos de neuronas de la corteza visual que se activaban durante la presentación de barras con una orientación específica (Hubel & Wiesel, 1962). Según Bechtel (2001), estas investigaciones pioneras en la neurociencia ejemplifican el primer paso en la investigación cuyo objetivo es especificar el *contenido* de la representación neural¹⁸, es decir, *qué clase de estímulo se relaciona con el aumento en la tasa de activación* (por ejemplo: la localización del estímulo dentro del campo visual o estímulos como la barra presentada con cierta orientación). Una vez establecida la *correlación* entre el estímulo y la actividad neural, los neurocientíficos intentan explicar cuál podría ser el *rol funcional* de dichas representaciones, es decir, qué otros procesos pueden usar esas representaciones (la información sobre esos estímulos) para llevar a cabo otras tareas cognitivas y orientar la conducta. En síntesis, para Bechtel (2001, 2016), la correlación

¹⁷ Como mencioné anteriormente, la noción de *rol funcional* –de acuerdo con estos autores– se refiere a aquello para lo cual será utilizada la información acerca de un objeto o un evento del mundo. En general, la información llevada por la representación puede ser usada por otros procesos para llevar a cabo diversos tipos de tareas cognitivas y, en última instancia, para orientar la conducta (Thomson & Piccinini, 2018).

¹⁸ Recordemos que el *contenido* de la representación es un evento o hecho del mundo; sin embargo, en el laboratorio no se investiga la correlación entre el patrón de actividad neural y una amplia variedad de eventos del mundo, sino que el posible contenido se restringe experimentalmente limitando la clase de estímulos que serían presentados durante la tarea experimental.

entre la presentación de cierto estímulo y el aumento de la tasa de actividad de una neurona es un primer paso en el que solo se atribuye un supuesto contenido para posteriormente intentar formular una hipótesis acerca del rol funcional de la representación. Por ejemplo, luego de haber identificado qué clase de estímulos visuales desencadenaban la actividad de ciertos grupos de neuronas de la corteza visual, David Hubel y Torsten Wiesel propusieron una hipótesis acerca de cómo esta información visual contribuye a fases posteriores del procesamiento visual de los objetos.

Los experimentos de O'Keefe & Dostrovsky (1971) también pueden considerarse como investigaciones pioneras en la neurociencia que ilustran el paso de la detección de cambios en la actividad de las neuronas cuando se presentan ciertos estímulos, a la elaboración de posibles explicaciones acerca de por qué es relevante esa información para la realización de ciertas capacidades cognitivas (Bechtel, 2016). O'Keefe & Dostrovsky (1971) registraron neuronas en las regiones DG, CA1 y CA4 del hipocampo de las ratas, las cuales descargaban dependiendo de la orientación espacial de la rata. A la identificación de estas neuronas denominadas “células de lugar” le siguió la conformación de una explicación acerca de su posible participación en la anticipación de estímulos sensoriales: “Estos hallazgos sugieren que el hipocampo proporciona al resto del cerebro un mapa de referencia espacial (...) De esta manera, el mapa ‘anticiparía’ los estímulos sensoriales como consecuencia de un movimiento particular” (O'Keefe & Dostrovsky, 1971: 174). William Bechtel ha expuesto con mayor detalle estos estudios porque, de acuerdo con su propuesta, constituyen ejemplos de la identificación de representaciones neurales en el laboratorio (Bechtel, 2016).

En síntesis, para Bechtel (2001, 2016), el primer paso en las investigaciones en las cuales se identifican representaciones consiste en especificar el contenido de las representaciones al confirmar correlaciones entre ciertos estímulos y la actividad neural. Una vez hecho esto, en un segundo momento se debe explicar cuál es el rol funcional de la representación. De manera semejante, Thomson & Piccinini (2018), proponen los siguientes criterios para las representaciones sensoriales y motoras:

Para representaciones sensoriales, los criterios son: (1) la señal lleva información acerca de algún estado externo al sistema, (2) hay un mapeo sistemático entre un conjunto de señales similares y un conjunto de estados externos similares, y (3) el sistema usa esos estados internos para guiar la conducta. Para representaciones motoras, los criterios son: (4) la señal se correlaciona con un estado futuro del medio ambiente (donde el medio ambiente incluye el cuerpo), (5) hay un mapeo sistemático entre un conjunto de señales similares y un conjunto de estados futuros del medio

ambiente similares, y (6) tales señales realmente *causan* movimientos que producen estados futuros del medio ambiente. (Thomson & Piccinini, 2018: 195- 196)

Con lo que he expuesto hasta aquí puede concluirse que en ambas propuestas se enfatizan dos de los elementos de las representaciones neurales: el *contenido* y el *rol funcional*. Esta caracterización concuerda con explicaciones similares defendidas en la neurociencia, por ejemplo, deCharms & Zador (2000) definen la noción de representación destacando tanto el contenido (entendido como información acerca de un input sensorial) como la función [definida de modo semejante a ‘rol funcional’ según Bechtel (2001, 2016) y Thomson & Piccinini (2018)]: “la representación es definida por dos características principales y que se sobreponen: *contenido* y *función*. El *contenido* es la información que lleva una representación, por ejemplo, el significado de la señal acerca del input sensorial. La *función* es el efecto que la señal puede tener sobre los procesos cognitivos y la conducta resultante” (cursivas añadidas) (deCharms & Zador, 2000: 614).

Si bien las propuestas esbozadas en este apartado nos permiten partir de una noción de representación neural acorde con el modo en que se entiende comúnmente en la neurociencia, también dejan abiertas varias cuestiones. En primer lugar, aún persiste el debate acerca de si los experimentos basados en registros han identificado representaciones neurales tal como argumentan Bechtel (2001, 2016) y Thomson & Piccinini (2018), o si en estos solo se hace uso de la noción de representación en un sentido metafórico para explicar la actividad neural obtenida a partir de la manipulación experimental (véase: Brette, 2019). En segundo lugar, en esta caracterización de las representaciones, el contenido se especifica a través de las correlaciones establecidas experimentalmente entre el estímulo y el patrón de actividad neural, pero tales correlaciones no son suficientes para respaldar representaciones como se ha sugerido en la filosofía. Por ejemplo, se ha argumentado que la noción de representación debe contemplar los casos donde la representación es falsa o equivocada (*misrepresentation*) (Millikan, 1990). Retomaré esta discusión más adelante, pues veremos que es crucial en el planteamiento de Baker et al. (2021). En tercer lugar, la atribución del rol funcional puede involucrar el uso de otras técnicas experimentales mediante las cuales se indague acerca de la relación de la actividad neural con la conducta (deCharms & Zador, 2000; Thomson & Piccinini, 2018). En la siguiente sección retomaré la discusión de estos problemas al exponer la propuesta de Baker et al. (2021), quienes a través de cuatro criterios pretenden integrar varias formas de concebir a las

representaciones neurales para desarrollar una noción más robusta que sea útil en la investigación en neurociencias.

2.3 Los cuatro criterios de Baker et al. (2021)

Baker et al. (2021) proponen partir de un análisis acerca del modo en que tradicionalmente se usa la noción de representación en la neurociencia y sugieren que hay, por lo menos, tres sentidos principales: (1) *representación de la conducta*, (2) *representación basada en la correspondencia (y codificación neural)* y (3) *representación relacionada con procesos computacionales*. A lo largo de su artículo, argumentan que, aunque estos tres sentidos han orientado la labor teórica y experimental en la neurociencia, es necesario reevaluarlos para formular una noción más completa de las representaciones basada en cuatro criterios, a saber: *correspondencia*, *relación causal con la conducta*, *exclusividad (rol funcional especializado)* y *teleología*. En esta sección discutiremos tales criterios una vez que hayamos expuesto la definición de representación de la cual parten Baker et al. (2021) y los tres sentidos principales mencionados arriba.

En primer lugar, de acuerdo con Baker et al. (2021), el concepto de representación suele definirse de manera intuitiva como: “estado o conjunto de estados dentro del cerebro utilizados por un animal como sustituto de alguna cosa en sí misma, actuando como una especie de descripción o imagen de entidades fuera del cerebro” (Baker et al., 2021: 1). Es decir, en esta definición informal, las representaciones son entendidas como estados cerebrales que poseen un *contenido* (es decir, aquello fuera del cerebro que es sustituido por la representación en el cerebro) y un *rol funcional* (el uso que el animal le dará a la representación). De modo análogo a las propuestas de Bechtel (2001, 2016), deCharms & Zador (2000) y Thomson & Piccinini (2018), Baker et al. (2021) retoman esta definición y destacan la relación de la representación con algún objeto *F* fuera del mundo y el rol que cumple en la realización de ciertas conductas (Baker et al., 2021). Sin embargo, como se expondrá más adelante, sugieren que hay otros elementos que deben integrarse para lograr una noción de representación más completa.

En segundo lugar, según Baker et al. (2021), en la neurociencia predominan tres formas de entender a las representaciones neurales, las cuales se utilizan en diferentes dominios, enfatizan diversos aspectos de las representaciones y asumen ciertos supuestos y compromisos teóricos: (1) *las representaciones se vinculan con la conducta* en las investigaciones sobre las

capacidades anticipatorias de diversas especies, (2) *las representaciones son entendidas como correspondencias* en los experimentos basados en registros de neuronas individuales, y (3) *la noción de ‘representación’ va aunada a la de computación* de acuerdo con ciertas teorías computacionales de la cognición defendidas en campos como la neurociencia computacional. A continuación, intentaré describir cada una de estas formas de entender a las representaciones:

1. *Representación de la conducta*. Baker et al. (2021) argumentan que, en los estudios sobre la conducta animal, las representaciones son entendidas con referencia al papel que desempeñan para “dirigir la conducta adaptativa” (Baker et al., 2021: 2). En este tipo de investigaciones, la conducta es considerada como un elemento esencial para la formulación de hipótesis acerca de aquello que un organismo es capaz de representar. Por ejemplo, a partir la observación de las conductas cuyo objetivo es evitar a los depredadores, se asume que los organismos poseen representaciones acerca de las amenazas que hay en su entorno, las cuales posibilitan la anticipación de amenazas futuras. Esta forma de concebir las representaciones enfatiza el *contenido* y el *rol funcional* vinculados con las necesidades primarias de los organismos, pero no asume un compromiso respecto a otras cuestiones, por ejemplo, cómo son implementadas las representaciones en el cerebro o qué procesos computacionales podrían mediar en la manipulación de dichas representaciones. En síntesis, según Baker et al. (2021), en algunos campos de las neurociencias, las representaciones están vinculadas con las conductas anticipatorias y, en general, con capacidades que requieren almacenamiento de información acerca de elementos del entorno que no están presentes inmediatamente para el animal.
2. *Representación basada en la correspondencia (y codificación neural)*. En la definición de representación expuesta previamente se evidenció que una de sus características es que deben estar *relacionadas* con aquello que representan y, en los experimentos basados en la técnica experimental de registro de neuronas individuales, esto se establece al *correlacionar* los patrones de actividad de células estudiadas individualmente con el estímulo presentado durante la realización de una tarea. En específico, esta noción de representación predomina en campos de la neurociencia donde se utiliza dicha técnica para identificar neuronas de regiones primarias que podrían estar vinculadas con el

procesamiento de estímulos sensoriales y motores. Además, como señalan Baker et al. (2021), este concepto de representación va aunado al de *codificación*, según el cual, la información que es obtenida del medio ambiente es transformada (o *codificada*) al formato informacional de las neuronas (o *código neural*), proceso que es necesario para que dicha información puede ser utilizada por otras regiones del cerebro (véase: deCharms & Zador, 2000). Y, aunque ambas nociones y los supuestos de los que parten son cruciales para la investigación, todavía persisten algunos debates. Por ejemplo, Romain Brette recientemente ofreció varios argumentos en contra de la relevancia del concepto de código/codificación neural para el estudio de las funciones cerebrales; para este autor, dicho concepto es una metáfora que no logra capturar la estructura causal, dinámica, circular y distribuida del cerebro (Brette, 2019). Asimismo, prevalece la discusión acerca de si el cerebro representa elementos del entorno a nivel de neuronas individuales (*codificación localizada*) o de poblaciones de neuronas (*codificación distribuida*) (véase: Bowers, 2009; deCharms & Zador, 2000). En síntesis, en los registros de neuronas individuales, las representaciones son entendidas enfatizando su contenido, el cual se establece mediante las correlaciones que se cuantifican experimentalmente (Baker et al., 2021).

3. *Representación y computación*. De acuerdo con esta propuesta, las representaciones son elementos que llevan información tanto de cosas fuera del mundo, como de *estados internos*, los cuales son relevantes para el procesamiento computacional –basado en *algoritmos* en el cerebro– que posibilita las diferentes capacidades cognitivas (Baker et al., 2021). En este sentido, se asume que la computación es de naturaleza representacional en la medida en que “el algoritmo opera sobre variables que tienen algún significado semántico y existe algún mapeo entre las variables en el algoritmo y estados neurales” (Baker et al., 2021: 3) (para una discusión más detallada véase: Piccinini, 2012; Smortchkova et al., 2020). En resumen, en este sentido, se destacan las representaciones de variables computacionales internas, por lo que el concepto de representación es inherente al de *computación* principalmente en aquellos campos de la neurociencia donde se privilegian las teorías computacionales de la cognición (Baker et al., 2021) (por ejemplo, en la neurociencia computacional).

Como vimos previamente, en la filosofía se ha discutido acerca de lo que implican algunas de las nociones de representación –como las descritas por Baker et al. (2021)– y sobre lo que supuestamente revelan los experimentos tradicionales que han identificado representaciones neurales (Bechtel, 2001, 2016; Thomson & Piccinini, 2018). Asimismo, en la neurociencia se ha suscitado recientemente un debate acerca de cómo se interpreta la actividad neural estudiada en el laboratorio a través de los registros y el posible papel que desempeñan en esta labor las nociones de representación y codificación (Brette, 2019). Frente a estas discusiones, la propuesta de Baker et al. (2021) es ofrecer cuatro criterios que parten de los tres sentidos expuestos arriba que, si son incorporados a la investigación en neurociencia, pueden ser relevantes para formular y poner a prueba hipótesis sobre la existencia de representaciones neurales. A continuación, se expondrán tales criterios:

1. *Primer criterio: correspondencia.* De acuerdo con este criterio, debe haber una *correspondencia entre la representación entendida como un estado interno y aquello que representa*. Es decir, este criterio postula que debe existir un *isomorfismo* “entre las representaciones internas y los estados externos que representan, lo que daría lugar a una correlación observable en la forma en que varían los estados internos y externos” (Baker et al., 2021: 4). El criterio de correspondencia puede definirse de la siguiente manera: “si alguna actividad neural N representa algún evento o característica del mundo F , entonces uno debería ser capaz de encontrar evidencia de una correspondencia entre N y F a través de datos que establezcan correlaciones” (Baker et al., 2021: 4). A lo largo de este capítulo se ha recalado que la identificación de correlaciones es crucial en la neurociencia, principalmente en las investigaciones tradicionales basadas en registros, donde las correspondencias son necesarias para la atribución de contenido (deCharms & Zador, 2000). Sin embargo, en la filosofía contemporánea también se ha cuestionado la relevancia de las correlaciones y se ha llegado al consenso de que las correlaciones son un elemento relevante de las representaciones, pero este criterio por sí solo es insuficiente (véase, por ejemplo: Millikan, 1990, 2001, 2020). De acuerdo con Baker et al. (2021), este criterio es insuficiente porque “cualquier forma de correspondencia estadística o morfológica podría existir entre procesos neurales y toda clase de cosas de las cuales no son representaciones” (Baker et al., 2021: 5). Por ejemplo, en las conductas cuyo objetivo es evitar a los

depredadores, se hace patente que los organismos pueden reaccionar ante cualquier estímulo (por ejemplo, una mancha en la pared, el movimiento de una rama) como si este correspondiera con la representación de un depredador. Estos casos son *falsos positivos* y muestran que, aunque dos elementos aparezcan como correlacionados, el elemento del entorno no corresponde con la representación interna del animal (Baker et al., 2021).

2. *Segundo criterio: relación causal con la conducta.* El segundo criterio destaca el rol que desempeñan las representaciones en las explicaciones de la conducta, es decir, se asume que las representaciones son cruciales para entender cómo actúa un animal dependiendo de la clase de información que posee sobre los diferentes elementos de su entorno (por ejemplo, representa aquello que le permite satisfacer sus necesidades, evitar el peligro, etc.) (Baker et al., 2021). Según este criterio, “para respaldar la afirmación de que la actividad neural N es una representación de F , uno debería encontrar evidencia de que la correspondencia de N con F está involucrada causalmente en una o más conductas relacionadas con F ” (Baker et al., 2021: 5-6). Tal como se ha expuesto en este capítulo, tanto en la neurociencia como en la filosofía, se ha enfatizado la relación causal entre las representaciones y las conductas; por ejemplo, en las propuestas de Bechtel (2001, 2016) y Thomson & Piccinini (2018), una de las características centrales de las representaciones es que guían la conducta de los organismos. Una de las desventajas de este criterio es que, el establecimiento de los efectos causales de las neuronas o circuitos neurales es experimentalmente complejo porque requiere el uso de una gran variedad de técnicas – como la estimulación electrofisiológica, las lesiones y la optogenética– cuyo objetivo es provocar perturbación de la actividad cerebral para observar sus efectos en la conducta. Además, estos métodos han sido cuestionados por sus limitaciones experimentales, ya que algunos son altamente invasivos (Baker et al., 2021). Otros problemas derivados de este criterio son los siguientes: (1) puede haber muchos factores causales que son responsables de la conducta de un organismo y eso dificulta poder especificar cuál de todos estos es el hecho representado; (2) hay *cadena causal desviada*, es decir, formas inusuales de producir ciertas conductas que no corresponden con aquello que se dice que es la conducta representada.
3. *Tercer criterio: exclusividad (rol funcional especializado).* Este criterio, en gran medida, implica y complementa los dos criterios anteriores porque, aunque destaca el rol causal

que cumplen las representaciones para la explicación de la conducta, ofrece un elemento adicional para poder establecer la *exclusividad* de la contribución causal de una representación. Por ejemplo, al investigar dos poblaciones neurales distintas, puede identificarse –para cada caso– una correlación entre el patrón de actividad neural N y cierta característica ambiental F , cumpliendo así con el primer criterio; y, mediante otras técnicas experimentales, puede establecerse el rol causal de N en alguna conducta relacionada con F (segundo criterio) (Baker et al., 2021). Es decir, ambas poblaciones neurales estudiadas cumplirían con los dos primeros criterios y es posible que contribuyan causalmente a la realización de cierta conducta; no obstante, los dos criterios –por sí solos– no podrían especificar de qué modo o cuál es la *contribución exclusiva* de cada población. El criterio de exclusividad intenta dar sustento a casos como estos, donde varios patrones de actividad parecen estar involucrados en ciertas conductas, pero el primer y segundo criterio fallan al establecer el rol causal específico de cada patrón porque, por ejemplo, “ N podría representar algo más general o específico que F , o N podría ser solo una parte de una representación más amplia de F , o N podría ser un relevo causal involucrado en conductas relacionadas con F sin representar algo en particular” (Baker et al., 2021: 6). En la definición del tercer criterio vemos que las *hipótesis acerca de mecanismos* son el elemento adicional para la atribución de representaciones:

Para justificar llamar a N una representación de F , uno debe estar en condiciones de descartar otros procesos neuronales como representaciones de F , lo que significa que uno debe especificar cómo la correspondencia de N con F apoya distintivamente la conducta (o conductas) en cuestión. Esto significa que las atribuciones de representaciones deben ir acompañadas de una *hipótesis del mecanismo* (o mecanismos) que generan la conducta en el cual la representación juega un papel. *Colocar N en el contexto de un mecanismo específico es una forma de describir un papel causal exclusivo para N* , cumpliendo así con nuestro tercer criterio. (cursivas añadidas) (Baker et al., 2021: 6-7)

Es decir, este tercer criterio incorpora la idea de que las representaciones tendrán un rol causal *distintivo* o *exclusivo* cuando se especifique de qué modo contribuye cada una al mecanismo que subyace a cierta conducta. Cabe precisar que Baker et al. (2021) recurren a la noción de *mecanismo* (*hipótesis mecanicista*), aunque reconocen que este tercer criterio puede expresarse de otra manera, por ejemplo, en la filosofía se ha defendido –de modo general– que las representaciones tienen un rol funcional específico cuando se especifica qué otro proceso cognitivo hace uso del contenido representacional (Baker et

al., 2021). Sobre el tercer criterio queda abierta la discusión acerca de las limitaciones de las hipótesis mecanicistas y sobre la clase de evidencia empírica que es necesaria para respaldar este criterio.

4. *Cuarto criterio: teleología.* Este criterio ha sido propuesto principalmente para garantizar la falibilidad de las representaciones, es decir para explicar aquellos casos donde puede haber errores, tergiversación o representaciones defectuosas (*'misrepresentation'*). Por ejemplo, un animal puede responder con una conducta cuando se acerca un depredador, pero también ante la presencia de otro evento en su entorno (una rama moviéndose) porque, aunque posee una representación del depredador, esta puede ser falible. A grandes rasgos, este cuarto criterio señala que las representaciones deben tener un *propósito específico o meta*. Baker et al. (2021) lo definen de la siguiente manera:

Dado un patrón de actividad neuronal N cuya correspondencia con F juega un rol en un mecanismo hipotético, es decir, dado un proceso que cumple con nuestros tres primeros criterios, queda abierta la cuestión de qué justifica una interpretación teleológica de esa correspondencia. Se necesita alguna base para decir que *se supone* que N se corresponde con F incluso si, por ejemplo, corresponder con G normalmente cumpliría el mismo rol mecanicista. Por lo tanto, la afirmación de que N es una representación requiere en última instancia un compromiso con un marco teleológico en el cual interpretar el rol de N en un mecanismo generador de comportamiento. (Baker et al., 2021: 8)

Es decir, aún en los casos donde se cumplen los tres primeros criterios –se ha identificado una correlación entre un patrón de actividad neural N y un estímulo F , y se ha especificado el rol causal de dicha actividad dado cierto mecanismo hipotético– es necesario justificar por qué N corresponde con F y no con algún elemento del entorno G . Por ejemplo, debe justificarse por qué un patrón neural (N) *normalmente* corresponde con la presencia de un depredador (F), pero no con una rama moviéndose (G). En general, mientras los tres primeros criterios especifican cuándo una población neural podría estar representando algo, este cuarto criterio apela a un *marco teleológico* para sustentar los casos donde la representación es defectuosa ya que, “uno no está en posición de decir cuándo un sistema físico está representando algo a menos que uno también esté en posición de decir cuándo está representando erróneamente” (Baker et al. 2021: 8) [para una revisión más completa de este planteamiento, véase Bogdan (1986)]. En la filosofía contemporánea se han defendido diversas explicaciones sobre esta clase de representaciones, de entre las cuales Baker et al. (2021) destacan los *enfoques teleológicos retrospectivos* (*'backward-*

looking’) y los *prospectivos* (‘forward-looking’). Una revisión exhaustiva de estos enfoques sobrepasa el objetivo de este capítulo, por lo que únicamente se describirán algunas de las propuestas centrales de los enfoques prospectivos o *etiológicos* antes de pasar a la siguiente sección donde se explicará la noción de *función* de Millikan (1984, 1989) que es central en este tipo de enfoques.

De acuerdo con Baker et al. (2021), las propuestas etiológicas sugieren, en primer lugar, “que la función de un componente es aquello que hizo en el pasado para contribuir a su presencia actual en un sistema más amplio” (Baker et al. 2021), por ejemplo, la función se explica en términos evolutivos especificando *para qué fue seleccionado* dicho componente o rasgo. En segundo lugar, las explicaciones etiológicas incorporan el concepto de *familias establecidas reproductivamente* para dar a entender que hay una serie de organismos que se han reproducido históricamente y que poseen cierto componente o rasgo que va pasando de generación en generación. Por ejemplo, en algunos organismos, el corazón contribuyó a la circulación de la sangre en el pasado, lo cual explica la presencia actual de corazones similares (Baker et al., 2021). Esta función de ‘circulación de la sangre’ es la *función propia* del corazón que, aunque puede realizar otras tareas como ‘hacer ruido’, estas no son funciones propias porque no son funciones para las cuales fue seleccionado dicho rasgo (véase: Millikan 1984, 1989). Respecto al contenido de las representaciones neurales, este puede explicarse en términos teleológicos, de modo análogo, apelando a la “historia de selección de la actividad neural” (Baker et al., 2021: 9). Como vimos, un patrón de actividad neural puede corresponder con muchos aspectos o cosas del entorno, pero –desde un enfoque teleológico– “solo un subconjunto de esas cosas podría ser relevante en la historia de selección de esa actividad, así que solo ese subconjunto podría contar como aquello que representa la actividad neural. Para afirmar con certeza que es lo que representa la actividad neural, entonces requeriría de consideraciones cuidadosas de la trayectoria evolutiva o de desarrollo de esa clase de actividad” (Baker et al., 2021: 9). En síntesis, según las teorías etiológicas, puede haber una correlación entre cierto patrón de actividad neural y la presencia de un depredador, así como de un patrón de actividad y cualquier otro elemento del entorno (una rama moviéndose), sin embargo, la primera correlación es una representación en la medida en que puede explicarse su función a partir de la historia de selección, mientras que la

segunda es una representación defectuosa. Cabe recalcar que las teorías etiológicas nos ofrecen una manera de explicar casos como este y dar sustento el cuarto criterio defendido por Baker et al. (2021), aunque no se cierra la posibilidad de que este criterio se establezca mediante un enfoque prospectivo.

En esta sección se expuso la propuesta de Baker et al. (2021) en la cual se describieron tres formas de entender las representaciones neurales que suelen utilizarse tradicionalmente en diversos campos de la neurociencia. Algunos de estos sentidos se asemejan a aquellos sugeridos por Bechtel (2001, 2016) y Thomson & Piccinini (2018), los cuales fueron expuestos en la sección 2.2. Posteriormente vimos los cuatro criterios que, de acuerdo con Baker et al. (2021), son necesarios para la elaboración de una noción más completa de representación en la neurociencia, tales criterios son: *correspondencia*, *relación causal con la conducta*, *exclusividad (rol funcional especializado)* y *teleología*. En las propuestas que hemos esbozado hasta aquí hemos visto que una característica significativa de las representaciones neurales es su *rol funcional*. Asimismo, el objetivo de esta investigación es indagar en la o las funciones de las neuronas espejo, por lo cual la noción de función es crucial para esta tesis y también debe discutirse. En la siguiente sección expondré dos formas de entender el concepto de función antes de pasar a la discusión final acerca de la noción de representación y su relación con la discusión central del capítulo 3 acerca de cómo se atribuyó una función a las neuronas y el sistema espejo.

2.4 Las nociones de ‘función’ en la filosofía de la biología y las ciencias cognitivas

El modo en que debe ser entendida la noción de ‘función’ usual en la biología ha dado lugar a un debate extenso en la filosofía, sin embargo, hay dos propuestas que pueden considerarse las más aceptadas entre los filósofos de la biología y de las ciencias cognitivas: la *analítico-sistémica* de Robert Cummins y la *etiológica* propuesta por Ruth G. Millikan (Cummins, 1975; Millikan, 1984, 1989). Primero describiré brevemente ambas propuestas sin detenerme en algunos de los debates que han suscitado ya que esto sobrepasa el objetivo de este apartado. Después de dicha descripción, explicaré cómo se relacionan ambas nociones con esta investigación dado que el objetivo es discutir cuáles podrían ser las *funciones* de las neuronas y del sistema espejo. Comenzaré con la noción analítica-sistémica de Cummins (1975), según la cual:

La función de x en s es llevar a cabo ϕ (relativo a una explicación analítica A de la capacidad de s para hacer Ψ) solo en caso de que x sea capaz de hacer ϕ en s y A explique apropiada y adecuadamente la capacidad de s para hacer Ψ , en parte, apelando a la capacidad de x para realizar ϕ en s . (Cummins, 1975: 762)

Según Cummins (1975), las “explicaciones funcionales” predominantes en la biología y la psicología son formas de explicar las capacidades biológicas de los organismos a partir del análisis funcional de los sistemas que los conforman (por ejemplo, el sistema digestivo, el nervioso, el circulatorio, etc.). Este análisis consiste en identificar los componentes (o subsistemas) de estos sistemas, componentes que por sí mismos y en sus interacciones mutuas explican la operación del sistema como un todo (por ejemplo, el sistema digestivo está compuesto por el estómago, el intestino grueso, el esófago, etc.). Es decir, estas explicaciones se basan en lo que Cummins (1975) denominó “análisis funcional”, el cual tiene como objetivo explicar *cómo los sistemas llevan a cabo tareas complejas* a partir del análisis de las *tareas más simples* que llevan a cabo sus componentes. Una vez aclarado esto, resta desarrollar la noción de función citada arriba: ‘ x ’ es el componente, elemento o subsistema de un sistema ‘ s ’ más amplio, el cual lleva a cabo la función ‘ ϕ ’; dicha función es relativa al *análisis funcional* del sistema ‘ s ’ para hacer o llevar a cabo ‘ Ψ ’; tal análisis funcional implica, como mencionamos arriba, apelar a aquello que hacen los componentes del sistema (la capacidad de x para realizar ϕ en s). Tomando un ejemplo de Cummins (1975), podemos decir que (por lo menos una de) la(s) *función(es)* del corazón en los vertebrados es bombear sangre –pero no hacer ruido– si consideramos que lleva a cabo esta tarea porque forma parte del sistema circulatorio, el cual, a su vez, lleva nutrientes y recoge desechos de todo el cuerpo a través del torrente sanguíneo.

A diferencia de Cummins (1975), Millikan (1984, 1989) ofrece una noción basada en el *análisis evolutivo-histórico* del elemento que lleva a cabo la función (más que en las capacidades o la disposición actual de éste para hacer algo), ya que su objetivo es explicar cómo es posible atribuir funciones a elementos que por alguna falla o disfunción no son capaces de realizar sus funciones. Retomando el ejemplo del corazón, ¿cuál podría ser la función de un corazón malformado si éste no puede bombear sangre adecuadamente? De acuerdo con Millikan (1989), para poder afirmar que “un elemento A tiene una función F ” (es decir, que tiene un *función propia*, como ella la denomina) se debe cumplir la siguiente condición:

A se originó como una "reproducción" (para dar un ejemplo, como una copia, o una copia de una copia) de algún elemento o elementos anteriores que, *debido* en parte a la posesión de las

propiedades reproducidas, ha realizado realmente F en el pasado, y A existe debido a (causal o históricamente) esta o estas realizaciones. (Millikan, 1989: 288)

En esta noción, un elemento A tiene una función F cuando A es la copia de un elemento anterior que también realizaba F , y este proceso de reproducción histórica de las copias de elementos realizando F explica la existencia actual del elemento A . De acuerdo con Millikan (1989), esta noción puede aplicarse tanto para las funciones de los organismos, los comportamientos, los artefactos, los dispositivos, etcétera. Por ejemplo, podemos decir que el cuchillo que está sobre la mesa ‘tiene la función de cortar’ dado que es una copia de una copia (transmitida culturalmente a lo largo de varias generaciones) de una herramienta primitiva que nuestros antepasados inventaron para cortar, aunque, el cuchillo que está sobre la mesa es disfuncional, no puede usarse para cortar porque ha perdido su filo —y, a pesar de ello, se puede seguir diciendo que la función de los cuchillos es cortar—. En el caso de los órganos, Millikan (1989) apela a la *historia evolutiva de los organismos*:

Los casos sencillos de elementos que tienen funciones propias son los órganos del cuerpo y los comportamientos instintivos. Una función propia de tal órgano o comportamiento es, más o menos, una *función que han desempeñado sus antepasados* que ha ayudado a explicar la proliferación de los genes responsables de ella y que, por lo tanto, ayudaría a explicar su propia existencia. (cursivas añadidas) (Millikan, 1989: 289)

En síntesis, las dos nociones de función que hemos esbozado hasta aquí difieren porque la de Cummins (1975) define la función de un elemento con relación a su contribución para la realización de otra tarea realizada por el sistema del cual forma parte; mientras que Millikan (1989) apela a la historia evolutiva para explicar por qué un elemento lleva a cabo una tarea como resultado de un proceso de reproducción histórica.

Por otro lado, una de las ventajas de la noción de función de Cummins (1975) respecto a otras, como él mismo sugiere, es que parece estar en consonancia con la forma en que tradicionalmente se han estudiado las funciones de los órganos en la fisiología y las conductas los organismos en la psicología. De igual modo, en las ciencias cognitivas es usual apelar a mecanismos o sistemas y sus componentes funcionales para explicar cómo son posibles las capacidades cognitivas complejas. Esta noción también es apropiada para esta investigación porque uno de los objetivos aquí es evaluar la hipótesis del grupo de Rizzolatti según la cual, en varias especies de primates hay sistemas espejo similares en cuanto a sus características anatómicas y funcionales. En el capítulo 4 mostraré que el grupo de Rizzolatti concibe dicho

sistema espejo como un *sistema neurocognitivo* conformado por varios componentes que llevan a cabo ciertas funciones y se relaciona con otros sistemas para realizar otra clase de funciones cognitivas. En la sección 1.2 propuse partir de una serie de criterios para evaluar la hipótesis de homología anatómica y funcional del sistema espejo, y vimos que los criterios de homología funcional parten de una perspectiva sistémica como la de Cummins (1975). Por último, en la discusión sobre la noción de representación, también se alude al rol funcional de las representaciones neurales y este puede ser entendido en un sentido sistémico con referencia a la contribución de la actividad neural a otros procesos del sistema –o a mecanismos– según el tercer criterio de exclusividad de Baker et al. (2021).

Respecto a la noción etiológica de función defendida por Millikan (1984, 1989), en el apartado anterior expliqué que esta puede ser relevante para el establecimiento del cuarto criterio de teleología de Baker et al. (2021) en la especificación de las representaciones y, en particular, para explicar los casos de disfuncionalidad. Vimos que, en el ámbito experimental, es crucial que se pase de la identificación de correlaciones a una interpretación de la actividad neural sustentada por criterios como el de teleología. En este sentido, la noción etiológica de función es igualmente relevante y no está en conflicto con la sistémica. Si partimos de la noción sistémica de función podemos formular la siguiente pregunta sobre las neuronas espejo: ¿cuál es la contribución de las neuronas espejo a la función más amplia que realiza el sistema espejo de los primates?; en cambio, desde la perspectiva etiológica la pregunta sería: ¿qué tarea llevaron a cabo las neuronas espejo en el pasado que explica su presencia actual en los primates? En la siguiente sección retomaré las nociones de representación y función que he expuesto hasta aquí, para discutir –de modo general– acerca de cómo han sido empleadas en los estudios para analizar la actividad neural recabada a través de los registros y para atribuir cierta función a las neuronas espejo.

2.5 Discusión: ‘representación’ y ‘función’ en la investigación sobre neuronas espejo

En el capítulo 1 se expuso la evidencia que ha sido recabada en las diferentes especies de primates y se mostró que la mayoría de los estudios con macacos fueron realizados con la técnica experimental de registro de neuronas individuales. En este capítulo se discutió acerca de la noción de *representación neural* a la cual se apela en este tipo de investigaciones para posteriormente atribuir un rol funcional a la actividad neural identificada. En síntesis, hay varias

maneras de entender las representaciones neurales y, en la filosofía, una propuesta consiste en describir los componentes de las representaciones y presentar ejemplos de investigaciones tradicionales de la neurociencia para mostrar que estas han sido identificadas plenamente en el laboratorio. Esta propuesta privilegia las *correlaciones* establecidas en el ámbito experimental y la atribución de un *rol funcional* de modo semejante al que suele concebirse en la neurociencia (Bechtel, 2001, 2016; Thomson & Piccinini, 2018).

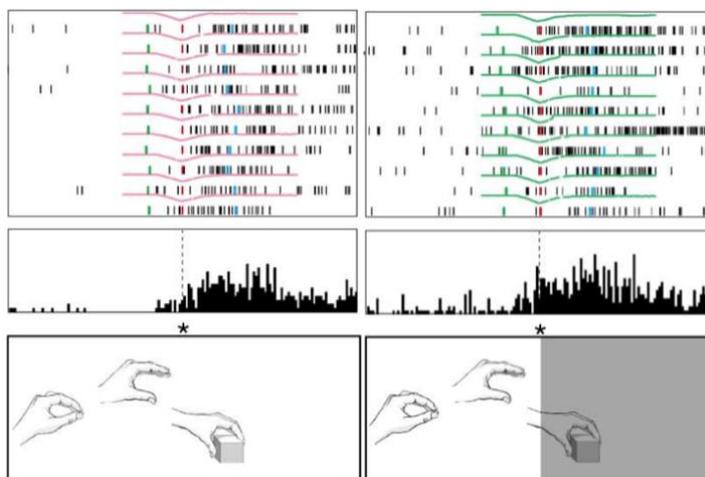


Imagen 2.1. Histogramas que muestran la actividad de una neurona espejo registrada en el estudio de Umiltà et al. (2001). Las condiciones del estudio fueron: (1) ejecución del agarre de un cubo (izquierda) y 2) observación del agarre (derecha). Las líneas y asteriscos indican el inicio de la descarga de la neurona registrada. Los estudios de este tipo asumen que la neurona *representa* esa *acción específica* basándose en la similitud de los patrones de actividad obtenidos en ambas condiciones. Derechos reservados© 2001 por Elsevier B.V. Imágenes reproducidas con permiso.

Si partimos de esta primera caracterización, podemos concluir que, en las investigaciones de Rizzolatti con macacos, primero se identificó una *correlación* entre el patrón de actividad neural y la realización de dos tareas experimentales diferentes: la ejecución de varios tipos de agarres y la observación del experimentador realizando tipos específicos de agarres (véase la imagen 2.1). Una vez hecho esto, se atribuyó un *rol funcional* asumiendo que la actividad neural semejante obtenida bajo dos diferentes modalidades (motora y visual) está relacionada con la representación del movimiento y que esta contribuye a la capacidad de *reconocer las acciones*: “[una] posible función de la *representación del movimiento* en la neurona espejo es que dicha *representación* está involucrada en la ‘*comprensión*’ de los eventos motores” (cursivas añadidas) (Rizzolatti et al., 1996: 131). Es decir, el grupo de Rizzolatti sugirió que el patrón de actividad identificado llevaba información acerca de las acciones (independientemente de si

estas se presentaban bajo la modalidad motora o visual), la cual posibilitaría el *reconocimiento*¹⁹ de estas cuando son observadas.

En resumen, en los experimentos realizados por el grupo de Rizzolatti se identificaron grupos de neuronas cuyas tasas de activación corresponden con ciertos estímulos, en este caso, acciones presentadas motora o visualmente. Además, a esto le siguió la formulación de una posible explicación acerca de cuál es el *rol funcional* de la información sensoriomotora sobre las acciones para el reconocimiento de estas cuando son observadas. Sin embargo, esta explicación presenta varias dificultades; en primer lugar, la correlación establecida experimentalmente entre la actividad neural y el estímulo (o elemento del entorno) no es simple y se diferencia de otras que han sido estudiadas en la neurociencia; por ejemplo, en los estudios de Hubel & Wiesel (1962) expuestos previamente, se identificó una correlación entre un estímulo visual (una barra presentada con cierta orientación) y el patrón de actividad neural. En el caso de las neuronas espejo, primero se realizó el registro en la ‘condición de ejecución’ para establecer la correlación entre la actividad de una neurona y la acción ejecutada; y después, en la ‘condición de observación’, se indagó en la correlación entre la actividad de la misma neurona y la acción presentada visualmente. Una vez hecho esto se asumió que la actividad neural corresponde con esa acción porque el patrón de actividad neural observado en ambas condiciones es similar. Para ampliar esta idea, considérese la imagen 2.1 donde se muestran dos histogramas de una misma neurona espejo registrada en las condiciones de ejecución y observación: agarre de un cubo (izquierda) y observación del agarre de un cubo (derecha); los asteriscos y las líneas punteadas evidencian que la actividad neural se desencadenó poco antes de realizar el agarre del objeto en ambas condiciones. Y, aunque los patrones en las dos condiciones no son exactamente iguales, se consideran semejantes dado que ambos reflejan que la actividad neural se presenta en el momento específico marcado por el asterisco, en comparación con la baja actividad presentada antes de la realización de la acción. En síntesis, en las neuronas espejo no se identificó una correlación entre un estímulo y un patrón de actividad neural, sino que se establecieron dos correlaciones bajo dos condiciones experimentales

¹⁹ El grupo de Rizzolatti utiliza indistintamente ‘comprender/compreensión’(understand/understanding) y ‘reconocer/reconocimiento’ (recognize/recognition) para referirse a la capacidad de identificar la acción que está realizando el otro: “[con el término *compreensión de eventos motores*] indicamos solo la capacidad de un individuo para *reconocer* la presencia de otro individuo que realiza una acción, para diferenciar la acción observada de otras acciones y para utilizar esta información para actuar de manera apropiada.” (cursivas añadidas) (Rizzolatti et al., 1996b: 137).

(ejecución y observación), y de ahí se compararon los patrones de actividad obtenidos para asumir que la respuesta neural en ambas condiciones era semejante. Posteriormente esto fue tomado como evidencia de que el contenido de la representación neural es la acción, aunque esta se presente bajo dos diferentes modalidades.

De las correlaciones encontradas en el laboratorio, el grupo de Rizzolatti concluyó que las neuronas espejo llevan a cabo la función de *emparejamiento sensoriomotor* que es crucial para el reconocimiento de las acciones. No obstante –como argumentaron Baker et al. (2021), Millikan (1990, 2001, 2020), entre otros– las meras correlaciones no bastan para atribuir una función a la representación neural. De esto se desprende una segunda dificultad vinculada con la *congruencia sensoriomotora*, la propiedad que el grupo de Rizzolatti propuso para categorizar las diferentes respuestas que exhiben las neuronas espejo tradicionales registradas en el laboratorio. Una revisión de los tipos de congruencia muestra que esta varía entre el grupo de neuronas estudiadas, por lo que es posible que no todas estén involucradas en el emparejamiento sensoriomotor defendido por el grupo de Rizzolatti. En el capítulo 3 expondré con más detalle este problema y argumentaré que la explicación acerca de la función de emparejamiento basada en la congruencia sensoriomotora deja abiertas varias cuestiones y no esclarece cuál es la función tanto de las neuronas como del sistema espejo.

Otra forma de entender las representaciones neurales que expuse en este capítulo fue la de Baker et al. (2021). En general, estos autores sostienen que en la neurociencia han predominado tres nociones de representación que suelen adoptarse en diferentes ámbitos de investigación: *representación de la conducta*, *representación basada en la correspondencia* y *representación relacionada con la computación*. Asimismo, Baker et al. (2021) argumentan que estos sentidos podrían integrarse para dar lugar a una noción de representación más completa y fructífera para orientar las investigaciones de este tipo en la neurociencia. Para esto proponen cuatro criterios que especifican las condiciones bajo las cuales un patrón de actividad neural identificado en el laboratorio puede ser considerado como una representación neural, a saber: *correspondencia*, *relación causal con la conducta*, *exclusividad (rol funcional especializado)* y *teleología*. Intentaré partir de estos criterios para finalizar este capítulo con una breve discusión sobre los experimentos sobre neuronas espejo basados en registros de neuronas individuales. De acuerdo con el primer criterio de Baker et al. (2021), debe haber una *correlación entre la actividad neural y algún elemento del entorno*. En el capítulo 1 describí un grupo significativo

de evidencia recabada mediante la técnica de registro de neuronas individuales que respalda la correlación entre el patrón de actividad de una neurona espejo y las acciones ejecutadas u observadas. Sin embargo, arriba expliqué que, en el caso de las neuronas espejo, las correlaciones no solo involucran la actividad neural y un elemento del entorno, ya que también se asume que el patrón de actividad debe ser semejante cuando se presenta la acción independientemente de la modalidad. Incluso, por ejemplo, hay neuronas como las espejo audiovisuales donde la actividad neural debe ser similar cuando la acción se presenta motora, visual o auditivamente. En el siguiente capítulo me centraré en la discusión acerca de cómo a partir de estas correlaciones se propuso que las neuronas espejo tienen la propiedad denominada *congruencia sensoriomotora* y son capaces de representar acciones, aunque estas se presenten de diferente modo o bajo diferente contexto. Mostraré que la atribución de estas supuestas propiedades y funciones sigue siendo problemática.

Respecto a la aplicación del segundo criterio de Baker et al. (2021), para sostener que las neuronas espejo representan acciones, debe buscarse evidencia de que la correspondencia entre la actividad neural y la acción observada está involucrada causalmente con alguna conducta relacionada con dicha acción observada (es decir, debe explicarse cuál puede ser la contribución de la actividad neural desencadenada al observar una acción realizada por otro para la realización de alguna conducta o capacidad). En el capítulo 3 expondré con más detalle la hipótesis de Rizzolatti según la cual, las neuronas espejo contribuyen al reconocimiento de las acciones cuando son observadas. De igual modo, de esto se desprenden otras propuestas que vinculan a las neuronas espejo con otras capacidades cognitivas sociales y, aunque el debate prevalece, mi propuesta es que la representación de las acciones podría ser relevante para otro tipo de función: la realización de acciones conjuntas. Por otro lado, persiste el problema de la clase de evidencia que exige este segundo criterio pues, según Baker et al. (2021), se requiere del uso de técnicas de perturbación de la actividad cerebral, muchas de las cuales son altamente invasivas y no se han utilizado para investigar el rol causal de la actividad de las neuronas espejo de los primates en la realización de cierta clase de conductas.

Sobre los dos últimos criterios de Baker et al. (2021), en el apartado anterior mencioné que ambos se relacionan con la noción de función y sugerí que para garantizar que estos se cumplen, deben responderse las siguientes preguntas: (1) ¿cuál es la contribución específica de las neuronas espejo a la función más amplia que realiza el sistema espejo de los primates? y (2)

¿qué tarea llevaron a cabo las neuronas espejo en el pasado que explica su presencia actual en los primates? En el capítulo 3 expondré la respuesta del grupo de Rizzolatti a la pregunta (1) y sugeriré una propuesta alternativa sobre la función de las neuronas y el sistema espejo en la sección 3.5 y parte del capítulo 4. Sobre (2), considero que en la investigación sobre neuronas espejo no se ha respondido directamente la pregunta acerca de *cuál es la ventaja evolutiva de la presencia de estas neuronas en los primates*²⁰, las cuales podrían estar involucradas tanto en el control de cierta clase de acciones como en el reconocimiento de las mismas cuando son observadas. Una posible respuesta del grupo de Rizzolatti discutida por Hickok (2014), es que el reconocimiento de las acciones ocurre en las mismas regiones del sistema motor relacionadas con su ejecución porque esto hace posible que el proceso de comprensión sea automático y directo, permitiendo un vínculo inmediato entre los individuos, por ejemplo, Rizzolatti & Sinigaglia (2010) sostienen que:

El mecanismo espejo es un hallazgo neurofisiológico que ha despertado un interés considerable en los últimos años. Este proporciona un mecanismo básico que unifica la producción y la observación de las acciones, permitiendo *la comprensión de las acciones de los demás desde adentro. Tal comprensión basada en lo motor parece ser una forma primaria en la que los individuos se relacionan entre sí*, como lo demuestra su presencia no solo en humanos y monos, sino también en especies evolutivamente distantes, como los gorriones de los pantanos y los pinzones cebrá. Además, este mecanismo indica la existencia de un vínculo natural profundo entre los individuos que es crucial para establecer interacciones interindividuales. (cursivas añadidas) (Rizzolatti & Sinigaglia, 2010: 271, 273)

La propuesta sugerida por Rizzolatti y Sinigaglia es una manera de aproximarnos a esta cuestión y, aunque permanece como especulativa, puede ser la clave para sustentar el cuarto criterio de Baker et al. (2021). Es necesario que en la investigación sobre la evolución de las neuronas y el sistema espejo en los primates se retome este problema y se discuta con detenimiento.

En este capítulo intenté esclarecer la noción de representación neural para tratar de aproximarnos al modo en que suele usarse en los estudios realizados mediante la técnica de registro de neuronas individuales, los cuales han sido fundamentales para el hallazgo de las neuronas espejo. Retomaré algunas de las distinciones que he elaborado en este capítulo para la

²⁰ Esta pregunta puede plantearse con más detalle del siguiente modo: qué hace una neurona espejo (llamémosle ψ a lo que hace la neurona), tal que ψ permitió a algunos de los ancestros comunes a todos los primates actuales, llevar a cabo la acción X (y que no podrían haber llevado a cabo sin la ψ de esas neuronas), tal que X contribuyó a aumentar la adecuación de esos primates en su medio ambiente y a la eventual fijación de ψ en esa población de ancestros.

discusión acerca de la función de las neuronas espejo y la hipótesis de homología anatómica y funcional del sistema espejo en los capítulos 3 y 4 respectivamente.

Capítulo 3: La función de las neuronas espejo y el problema de la congruencia

En este capítulo discutiré acerca de la función que el grupo de Rizzolatti ha atribuido a las neuronas espejo a partir de la *congruencia sensoriomotora*, una de sus características fundamentales que ha sido bien documentada en los registros de neuronas en macacos y en el único estudio de este tipo que se ha realizado en los humanos. Dicha propiedad se presenta con diferentes variaciones entre las neuronas espejo dando lugar a tres subclases, a saber: no-congruencia, congruencia lata y congruencia estricta. La hipótesis mayormente aceptada entre el grupo de Rizzolatti respecto a la función de las neuronas espejo (a la que me referiré como *hipótesis del emparejamiento sensoriomotor directo o HES*) se ha centrado en la congruencia estricta considerándola como la característica principal que subyace a la capacidad de estas neuronas de *emparejar representaciones sensoriales y motoras de una misma acción*. Sin embargo, como mostraré a lo largo de este capítulo, la congruencia estricta es representativa solo de un grupo específico de neuronas espejo, por lo que el resto de las neuronas no-congruentes o con congruencia lata parecen no tener cabida en una explicación basada en el emparejamiento sensoriomotor. Esto da lugar a lo que yo denomino *el problema de la congruencia*, el cual ha sido tratado de manera indirecta por Campbell & Cunnington (2017), Hickok (2009, 2013, 2014) y Uithol et al. (2008, 2011). Haré una revisión de estas tres propuestas para argumentar en contra de *HES* y retomaré algunos de sus planteamientos para desarrollar una explicación alternativa acerca de otros posibles roles funcionales de las neuronas espejo relacionados con su capacidad de *integrar información sensorial con motora*.

En términos generales, en este capítulo ofreceré varias razones para rechazar *HES* al considerarla una hipótesis sobre la función de las neuronas espejo circunscrita para aquellas que poseen congruencia estricta. Mi propuesta, en cambio, tiene como objetivo explicar las propiedades sensoriomotoras de todas las neuronas espejo, incluyendo las que tienen otra clase de congruencia y las no tradicionales. Además, mostraré que las limitaciones de *HES* tienen implicaciones en la función atribuida al sistema espejo, por lo que es necesario considerar otras posibles funciones vinculadas con el control motor y la realización de acciones conjuntas.

La estructura de este capítulo será la siguiente: en primer lugar, expondré *HES* y discutiré acerca de las limitaciones de esta explicación cuando se consideran todos los tipos de congruencia sensoriomotora. Para dicha exposición retomaré las investigaciones basadas en registros de neuronas individuales en macacos y humanos, ya que este capítulo está centrado en

la discusión respecto a la *función de las neuronas espejo*, por lo que solo se aludirá de manera provisional a la supuesta *función del sistema espejo* (aunque, como veremos, *HES* sugiere que ambas funciones están relacionadas). En segundo lugar, presentaré algunas críticas y respuestas al problema de la congruencia sugeridas por Campbell & Cunnington (2017), Uithol et al. (2008, 2011) y Hickok (2009, 2013, 2014). Aunque Rizzolatti y su grupo no han respondido de forma directa a dicho problema, en diversos artículos han ofrecido una reformulación de *HES* que podría considerarse como una posible explicación para algunos de los casos que discutiremos en este capítulo. Explicaré en qué consiste dicha reformulación y qué clase de evidencia la respalda. Finalizaré el capítulo con el esbozo de mi propuesta acerca de otras posibles funciones de las neuronas espejo, la cual está basada en la evidencia y en la integración de propiedades y funciones diferentes a la congruencia sensoriomotora. Esta propuesta alternativa será retomada en el capítulo 4 y a partir de esta discutiré la hipótesis de la homología funcional de los sistemas espejo de los primates.

3.1 La hipótesis del emparejamiento sensoriomotor directo (*HES*)

En varios reportes como los de Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996) se sugirió un conjunto de *posibles funciones* de las neuronas espejo basándose en las propiedades sensoriomotoras que poseían y en las supuestas conexiones entre las áreas parietofrontales donde fueron encontradas, a saber: (1) la preparación motora, (2) la selección de acciones, (3) la generación de representaciones motoras de cierta clase de movimientos (principalmente manuales y transitivos), (4) la imitación (o aprendizaje por imitación), (5) la comprensión de intenciones de las acciones, (6) el emparejamiento de representaciones sensoriales con motoras, (7) el reconocimiento de acciones y gestos, y (8) la simulación de acciones. Entre estas alternativas, la (6) ha sido la más aceptada debido a que el *emparejamiento* fue concebido por el grupo de Rizzolatti como un proceso simple que ocurre a nivel de la neurona y parece estar bien respaldado por la evidencia recabada a través de los registros de neuronas individuales. Dicho emparejamiento, además, ha sido defendido por Rizzolatti y su grupo como la base de otras funciones como (7) y (8), cuyo soporte en el cerebro no son las neuronas individuales sino el conjunto de regiones que probablemente integran el sistema espejo. En este apartado haré una caracterización de cómo, de acuerdo con el grupo de Rizzolatti, las neuronas espejo llevan a cabo dicha función de emparejamiento. A esta propuesta me referiré como *hipótesis del*

emparejamiento sensoriomotor directo (HES). Como veremos, el grupo de Rizzolatti ha argumentado que la función (7) de *reconocimiento de las acciones en el sistema espejo* se desprende de la función (6) de *emparejamiento en las neuronas espejo*, es por ello que, al exponer *HES* aludiré brevemente a la relación entre ambas funciones²¹. Una vez hecha esta caracterización, en la siguiente sección explicaré cómo surge el problema de la congruencia dentro de una propuesta como *HES* basada en el supuesto de que la congruencia sensoriomotora es la propiedad fundamental de las neuronas espejo.

De acuerdo con *HES*, las neuronas espejo²² del área F5c de la corteza premotora ventral (PMv) del macaco *representan* o *codifican*²³ información motora sobre el *qué* y el *cómo* de cierta clase de acciones (en su mayoría, de *acciones manuales y transitivas* que involucran la interacción de la mano con el objeto y que forman parte del repertorio motor del macaco). El *qué* de la acción es su *objetivo*, por ejemplo, agarrar un trozo de comida, sostener una esfera, etc.; mientras que el *cómo* es el *tipo particular de agarre* con el que pueden realizarse las acciones, a saber: agarre de fuerza, de precisión y con los dedos (por ejemplo, agarrar un trozo de comida con agarre de precisión). Es decir, en términos motores, las neuronas espejo representan los objetivos y el tipo de agarre con el cual se llevan a cabo las acciones. Además, *HES* plantea que las neuronas espejo codifican los mismos aspectos de las acciones cuando estas se presentan *visualmente*. Por ejemplo, una neurona espejo descarga al agarrar un trozo de comida con agarre de precisión y al observar a otro agarrando un trozo de comida con agarre de precisión.

Dado que en las neuronas espejo la codificación de las acciones es motora y visual, cuando una acción se presenta al macaco visualmente y esta es *similar o igual* –en cuanto al *qué* y al *cómo*– a alguna de las acciones contenidas en su repertorio motor, ocurre un *emparejamiento sensoriomotor*; es decir, la representación de la acción observada se empareja con su respectiva representación motora generando la recuperación de dicha acción en la corteza

²¹ Recordemos que, partiendo de la noción de ‘función’ de Cummins (1975), las neuronas espejo pueden ser entendidas como componentes de un sistema *s* más amplio (en este caso, son parte del sistema espejo), cuya función ϕ es relativa al análisis funcional de *s* para llevar a cabo Ψ . Es decir, ϕ es el emparejamiento, el cual contribuye para que *s* lleve a cabo Ψ (el reconocimiento de las acciones hechas por otros).

²² Aquí nos referiremos a *HES* como una propuesta centrada en la atribución de la función de las *neuronas espejo tradicionales de F5c*, es decir, las neuronas registradas en los primeros estudios cuyas propiedades fundamentales fueron descritas en el capítulo 1.

²³ Como mencionamos en el capítulo anterior, en este tipo de estudios se apela a la noción de ‘representación’ al analizar la actividad neuronal registrada para atribuirle cierto rol funcional.

premotora ventral: “el área F5 está provista con un sistema de emparejamiento de observación/ejecución. Cuando el mono observa una acción motora que pertenece (o se parece) a su repertorio de movimientos, esta acción se recupera de manera automática. La acción recuperada no necesariamente llega a ser ejecutada. Solo se representa en el sistema motor” (Rizzolatti et al., 1996b: 132).

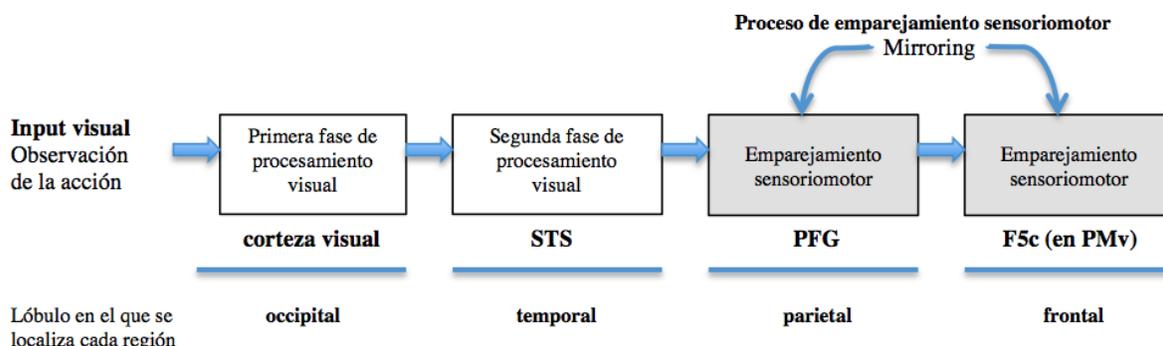


Imagen 3.1 Diagrama de elaboración propia que muestra las regiones del sistema espejo del macaco: STS-PFG-F5c. El surco temporal superior (STS) es una región intermedia entre la corteza visual y el área PFG en el lóbulo parietal, esta última a su vez se conecta con el área F5c de la corteza premotora ventral (PMv) en el lóbulo frontal. Según el grupo de Rizzolatti, en las áreas PFG y F5c hay neuronas espejo cuya función es el *emparejamiento sensoriomotor*. El proceso denominado *mirroring* es producto del emparejamiento y consiste en generar en el observador la misma representación motora de la acción observada.

Asimismo, el emparejamiento sensoriomotor propio de las neuronas espejo del área F5c del macaco forma parte de un proceso que involucra otras regiones del sistema espejo, como se mencionó en el capítulo 1. En primer lugar, en la corteza parietal del macaco se encontraron neuronas espejo con características sensoriomotoras similares a las del área F5c (Bonini et al., 2010; Fogassi et al., 2005 y Rozzi et al., 2008); por ejemplo, la investigación de Rozzi et al. (2008) mostró que el área parietal denominada PFG tiene *neuronas espejo parietales* y se conecta con el área F5c de la corteza premotora ventral (PMv). En segundo lugar, en el surco temporal superior (STS) del macaco se han encontrado neuronas visuales que responden a la observación de movimiento biológico²⁴, pero no a la ejecución de acciones (Rozzi et al., 2008).

²⁴ Los *movimientos biológicos* son una categoría amplia de movimientos corporales como los gestos, las expresiones faciales, la locomoción, entre otros, propios de los animales y que están asociados con conductas de supervivencia inmediatas como la detección de depredadores, el cortejo y la selección de presas (Blakemore & Decety, 2001; Giese & Poggio, 2003); por ejemplo, las conductas de escape cuando se presenta algún depredador involucran la realización de movimientos de este tipo. En cambio, las acciones a las cuales responden las neuronas espejo de PMv se definen como conjuntos de movimientos encaminados a lograr un objetivo, siendo el más común el agarre del objeto.

Si bien dicha región no posee neuronas espejo, se considera relevante porque parece conectar las cortezas visual y parietal. De acuerdo con *HES*, las tres regiones (STS-PFG-F5c) forman parte del *sistema espejo del macaco*, el cual vincula la observación con la ejecución de las acciones. En la primera fase, las acciones observadas son codificadas en las neuronas de STS de acuerdo con sus propiedades visuales, lo cual da lugar a representaciones meramente visuales; en una segunda fase, estas son emparejadas con sus respectivas representaciones motoras en las neuronas espejo parietales de PFG; y, en la fase final, el emparejamiento sensoriomotor genera la recuperación de la acción observada en las neuronas espejo premotoras de F5c (véase la imagen 3.1).

De acuerdo con *HES*, el emparejamiento sensoriomotor cuya base son las neuronas espejo de PFG-F5c es necesario para que el sistema espejo lleve a cabo su función principal: *el reconocimiento de las acciones*. Al observar una acción siendo ejecutada por otro, se genera una representación visual en el observador que, al ser emparejada con su correspondiente representación motora, permite que este *reconozca* dicha acción porque corresponde con su propia representación interna de la acción:

¿Cuál puede ser el papel funcional de las neuronas espejo? Se ha propuesto la hipótesis de que estas neuronas son parte de un sistema que *reconoce* [recognizes] las acciones realizadas por otros. Este *reconocimiento* se logra al *emparejar la acción observada en las neuronas que codifican de forma motriz la misma acción*. Por medio de dicho sistema de emparejamiento neural, durante la observación de la acción, el observador se coloca en la misma situación “interna” [motora] que cuando se ejecuta activamente la misma acción. (cursivas añadidas) (Umiltà et al., 2001: 155)

Este *reconocimiento* ocurre, según el grupo de Rizzolatti, de forma *automática y directa* cuando la representación sensorial de la acción es emparejada con la representación motora porque ambas *coinciden* en cuanto al *objetivo* y al *tipo de agarre*. El reconocimiento es *directo* porque, según *HES*, ocurre dentro del sistema motor y no está mediado por procesos cognitivos inferenciales; y es *automático* porque la observación de una acción desencadena en el observador su respectiva representación motora sin que haya mediación del control cognitivo voluntario o conciencia (Gallese et al., 1996).

Se denomina *mirroring* (Iacoboni, 2009a; Iacoboni & Dapretto, 2006), *resonancia motora* (Gallese et al., 2011; Rizzolatti & Craighero, 2004) o *actividad neural vicaria* (Keysers & Gazzola, 2009) al proceso de emparejamiento mediante el cual la observación de una acción desencadena en el observador la actividad neural asociada con la *misma acción* ‘*como si él*

mismo estuviera actuando'. Los términos “mirror” (espejo) y “mirroring” fueron usados originalmente en el reporte de Gallese et al. (1996) para referirse a la supuesta capacidad de las neuronas de F5c de *reflejar* en el observador las acciones realizadas por otros, dando lugar al *colocarse en el lugar de quien ejecuta la acción* y, por ende, generar el *reconocimiento de dicha acción*. Como veremos, Campbell & Cunnington (2017) y Uithol et al. (2008) han argumentado que estos conceptos han oscurecido y exagerado otras de las propiedades y funciones de las neuronas encontradas en PMv. Retomaré esta crítica después de explicar en qué consiste el problema de la congruencia.

En síntesis, el grupo de Rizzolatti propuso *HES* como una posible explicación sobre la función de las neuronas espejo, la cual contempla varios supuestos, como la presencia de sistemas espejo homólogos en el humano y en el macaco cuya función es el reconocimiento de las acciones; no obstante, como explicaré más adelante en este capítulo, *HES* es una propuesta sobre la función de cierta categoría de neuronas espejo tradicionales, pero no parece adecuada para explicar la diversidad de propiedades de las neuronas espejo no tradicionales. Además, no es claro que todos los supuestos de *HES* puedan respaldarse considerando la evidencia empírica con la que se cuenta en la actualidad. Los incisos *i-x* sintetizan *HES* tal como se expuso en esta sección:

- (i) Las neuronas espejo de F5c de los macacos son un tipo de neuronas premotoras que representan el *qué (objetivo)* y el *cómo (tipo de agarre)* de las acciones tanto motora como visualmente.
- (ii) En el área PFG hay *neuronas espejo parietales* con las mismas propiedades sensoriomotoras que las espejo de F5c.
- (iii) Las neuronas espejo de PFG y F5c llevan a cabo la misma función de *emparejamiento sensoriomotor*.
- (iv) STS, PFG y F5c conforman el *sistema espejo del macaco*.
- (v) Cuando una acción es presentada visualmente, se desencadena una representación sensorial (*X'*) en STS, la cual después es *emparejada* con su respectiva representación motora (*X*) primero en PFG y luego en F5c.
- (vi) El emparejamiento es posible porque las neuronas espejo codifican las *mismas* acciones ya sea motora o sensorialmente (*X* y *X'* representan la misma acción).
- (vii) La función del *sistema espejo del macaco* es el reconocimiento de las acciones hechas por otros.
- (viii) Las neuronas de las áreas PFG-F5c del sistema espejo *contribuyen* a la realización de dicha función emparejando representaciones sensoriales con motoras.
- (ix) El emparejamiento sensoriomotor permite el reconocimiento porque da lugar a la generación en el observador de una representación *automática y directa* de la

acción *como si* él mismo la estuviera realizando (este proceso es denominado *mirroring*).

- (x) El *sistema espejo humano* (STS-IPL-PMv-BA44/IFG) es similar al del macaco en cuanto a su función y localización en la corteza (de manera preliminar expongo aquí esta propuesta, la retomaré en el capítulo 4 como parte de la discusión sobre la homología anatómica y funcional del sistema espejo de los primates).

3. 2 La congruencia sensoriomotora y el problema de la congruencia

Tal como lo sugiere el inciso (vi), el grupo de Rizzolatti propuso la función de emparejamiento apelando a que las neuronas *representan* la *misma* acción visual y motoramente. Como vimos en el capítulo 2, parten de este supuesto basándose en los registros de neuronas individuales que mostraron patrones de actividad similares durante las condiciones de observación/ejecución; es decir, cuando el macaco realizaba la acción u observaba a otro realizándola, la neurona descargaba en la misma fase y con intensidad semejante. Si bien Rizzolatti y su grupo han insistido en que la codificación sensoriomotora ocurre a nivel de la neurona, se debe enfatizar que, en un sentido técnico, los registros solo nos permiten concluir que la actividad obtenida durante la observación y la ejecución podría estar *correlacionada*, pero no que la neurona *representa* la misma acción tanto sensorial como motoramente. El grupo de Rizzolatti adoptó una interpretación de la actividad neural basada en el concepto de representación como correspondencia que, si bien es común en las investigaciones en neurociencias (Brette, 2019; deCharms & Zador, 2000), puede dar lugar a atribuciones excesivas de propiedades y funciones de las neuronas. En el capítulo 2 concluí que se requiere de una noción más amplia de representación y que la atribución de funciones en los estudios basados en registros puede apoyarse de criterios como los sugeridos por Baker et al. (2021).

La idea de que debe haber *semejanza respecto al contenido*, entre las representaciones sensorial y motora para que ocurra el emparejamiento, está presente desde los primeros reportes de Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996): “[c]uando la observación de una acción realizada por otro individuo evoca una actividad neuronal que corresponde a aquella que, cuando se genera internamente, representa una acción determinada, se *reconoce el significado* de esta debido a la *similitud entre las dos representaciones*” (cursivas añadidas) (Gallese et al., 1996: 606). Sin embargo –como veremos– en los registros realizados en PMv, el grupo de Rizzolatti encontró algunos grupos de neuronas que no parecían responder a *las mismas acciones ejecutadas y observadas*. Estas también fueron catalogadas como “espejo” y se

clasificaron dependiendo del tipo de respuesta que mostraban en ambas condiciones (ejecución/observación) bajo la propiedad denominada *congruencia sensoriomotora*²⁵. En un sentido amplio, la *congruencia* se define como la capacidad que poseen las neuronas espejo de responder durante la observación de una acción *igual, similar o relacionada con* aquella que ha sido ejecutada (Di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996).

El análisis de la congruencia se volvió crucial en la atribución de la posible función de las neuronas espejo en las primeras investigaciones con macacos (Di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1992), en otras posteriores (por ejemplo: Ferrari et al., 2003; Fogassi et al., 2005; Rozzi et al., 2008) e, incluso, en el único registro realizado en humanos (Mukamel et al., 2010). Todos estos estudios muestran que la congruencia está presente en diferentes grados entre las neuronas espejo de regiones como F5c, PFG y M1 en los macacos, y en otras áreas fuera del supuesto sistema espejo humano (Mukamel et al., 2010). Aunado a esto, debe considerarse que en los registros más recientes en macacos se han identificado otras propiedades de las neuronas espejo, como las encontradas en los grupos de neuronas espejo no tradicionales expuestas en el capítulo 1, las cuales no suelen considerarse en la discusión sobre la función de las neuronas espejo porque esta se ha centrado en la congruencia; por ejemplo, el grupo de neuronas investigadas por Caggiano et al. (2011) que se activan dependiendo de la perspectiva desde la cual es observada la acción ejecutada. En lo que resta de esta sección expondré con detalle las dos primeras clasificaciones de los tipos de congruencia (estricta y lata) descritas en los reportes de Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996), y mostraré por qué *HES* es una explicación plausible, pero circunscrita para el caso de las neuronas espejo congruentes en sentido estricto, lo cual deja sin explicar los grupos de neuronas congruentes en sentido lato y da lugar al problema de la congruencia.

En la investigación de Di Pellegrino et al. (1992) se ofreció la primera distinción entre *congruencia sensoriomotora estricta* y *lata*. La primera se presenta cuando hay una *correspondencia estricta* entre la acción efectiva observada y la ejecutada; por ejemplo, la misma acción de “agarrar un objeto con la boca” desencadena un patrón de actividad similar en

²⁵ Mas adelante veremos que, aunque esta propiedad es la más importante de las neuronas espejo y sobre la cual se atribuyó una posible función, esta no se presenta del mismo modo entre los grupos de neuronas registradas. Esto da lugar a que la denominación de “espejo” sea apropiada para las neuronas que poseen cierto tipo de congruencia (estricta), pero el resto de las neuronas no puede considerarse “espejo”, aunque estas tienen ciertas características sensoriomotoras. Discutiré esto con más detalle para tratar de explicar las propiedades de todos estos tipos de neuronas.

una neurona espejo durante la observación y la ejecución. La *congruencia lata* ocurre cuando una acción desencadena la actividad de una neurona durante la observación y la ejecución, pero también otras acciones pueden generar actividad similar en la fase de observación. Por ejemplo, Di Pellegrino et al. (1992) registraron una neurona que respondía tanto al agarrar un objeto como al observar a un investigador realizando el mismo agarre o colocando un objeto sobre la mesa. Aparte de estos dos grupos de neuronas espejo congruentes, Di Pellegrino et al. (1992) identificaron otras clases de neuronas en la corteza premotora; las *cuasi espejo* que responden solo durante la observación de acciones (por ejemplo, una neurona de este tipo descarga cuando el macaco observa el agarre de un trozo de comida, pero no cuando realiza esa misma acción) y las *espejo lógicamente relacionadas*. Estas últimas no fueron consideradas como congruentes porque se activaban cuando el macaco observaba a otro realizando una acción que no era la misma que desencadenaba la respuesta durante la ejecución; no obstante, ambas acciones parecían estar vinculadas a través de lo que el grupo de Rizzolatti denominó “*relación lógica*”. Por ejemplo, una neurona registrada por Di Pellegrino et al. (1992) descargaba cuando se observaba al experimentador colocando un objeto sobre la mesa, así como cuando el macaco tomaba el mismo objeto puesto sobre la mesa. Ambas acciones guardan una *relación lógica* porque a la observación de una (“colocar el objeto sobre la mesa”) regularmente le sigue la ejecución de la otra (“asir el objeto colocado sobre la mesa”).

La primera caracterización de la congruencia de Di Pellegrino et al. (1992) fue modificada y expuesta en el reporte posterior de Gallese et al. (1996). Aunque en dicho reporte se conservó la distinción entre congruencia estricta y lata, se definieron ambas categorías considerando otros aspectos y se añadió la *no-congruencia*. En primer lugar, la *congruencia estricta* es aquella que se presenta cuando la acción observada y la ejecutada coinciden tanto “en términos de la *acción general* (por ejemplo, agarrar) como en términos de la *forma en que se ejecutó* esa acción (por ejemplo, con agarre de precisión)” (cursivas añadidas) (Gallese et al., 1996: 601). Por ejemplo, una neurona espejo registrada por Gallese et al. (1996) se activaba cuando el macaco observaba al experimentador sacando un pedazo de comida de un agujero con el dedo índice y al realizar exactamente la misma acción (“sacar la comida con el dedo índice”). En la *congruencia lata*, en cambio, *hay un vínculo* (o *similitud* en ciertos aspectos) *pero no una identidad* entre la acción observada y la ejecutada. Gallese et al. (1996) distinguieron tres grupos con este tipo de congruencia.

En el primer grupo de neuronas espejo con congruencia lata, la similitud puede darse en *términos de la acción, pero no en el tipo de agarre*; por ejemplo, una neurona registrada por Gallese et al. (1996) se activaba cuando el macaco observaba “agarrar un objeto con precisión” o “agarrar con toda la mano”, pero durante la ejecución solo respondía a la primera acción (“agarrar un objeto con precisión”). Es decir, dicha neurona espejo es *congruente* porque responde durante la observación y la ejecución de una misma acción (agarrar); no obstante, se considera congruente en sentido lato porque su actividad en la fase de observación se relaciona con varios tipos de agarre.

Un segundo grupo de neuronas con congruencia lata descargaba durante la ejecución de *una acción manual*, pero en la observación, *dos o más acciones manuales* podían desencadenar actividad neural similar (Gallese et al., 1996); por ejemplo, una neurona espejo respondía al “agarrar un objeto” (el macaco tomaba un trozo de comida con la mano), así como al observar esa misma acción u otras como “sostener un objeto” (el experimentador tomaba una esfera y la sujetaba durante cierto tiempo). Las neuronas espejo de este grupo son congruentes en sentido lato porque responden a varias acciones durante la observación, aunque en ambas condiciones parecen responder exclusivamente a *acciones manuales*.

Un último grupo de neuronas congruentes en sentido lato se activa al *ejecutar acciones con la mano* y al observar las mismas acciones hechas con cualquier efector (mano o boca), por ejemplo: una neurona descargaba cuando el macaco realizaba el agarre de un trozo de comida con la mano y al observar el agarre del mismo objeto con la mano o la boca. En este grupo, la actividad de las neuronas espejo es similar durante la ejecución y la observación porque parecen responder al *objetivo más general de la acción con independencia del efector utilizado para su realización*.

Gallese et al. (1996) también registraron un grupo reducido de neuronas que denominaron *no-congruentes*, en el cual –a diferencia de las congruentes en sentido lato y estricto– no parece haber una relación clara de semejanza entre las acciones que desencadenan la actividad durante la ejecución y la observación. A pesar de este hecho, tales neuronas fueron incluidas dentro de la categoría “espejo” basándose en la primera definición de “neuronas espejo” expuesta en el capítulo 1, a saber: “[las neuronas espejo son aquellas que] descargaron tanto cuando el mono hizo movimientos activos como cuando observó *acciones específicas significativas* hechas por el experimentador” (cursivas añadidas) (Gallese et al., 1996: 595).

Algunos críticos han señalado que la supuesta propiedad de las neuronas espejo de activarse ante la misma acción en la ejecución y la observación solo corresponde, propiamente hablando, a las que son congruentes en sentido estricto (Uithol et al., 2008; 2011). Por lo que la variación en cuanto a los tipos de congruencia que poseen las neuronas registradas debería considerarse en la discusión acerca de la función de las neuronas y del sistema espejo del macaco. Más adelante en esta sección y en el capítulo 4 retomaré este tema.

Como se mencionó en la sección anterior, la función que el grupo de Rizzolatti atribuyó a las neuronas espejo se basa en la hipótesis de que estas emparejan las representaciones sensoriales y motoras de las acciones cuando hay una *similitud* entre ellas. Recordemos que en el capítulo 2 expliqué que esta similitud se estableció experimentalmente como una correlación entre el estímulo (la acción) y el patrón de actividad neural. Dado que los patrones obtenidos en las tareas de observación y ejecución son semejantes, se asumió que la respuesta de la neurona estaba relacionada con la misma acción, aunque fuera presentada bajo diferentes modalidades. En ese capítulo concluí que esa atribución es problemática y, además, como he mostrado a lo largo de esta sección, los resultados de los experimentos del mismo grupo de Rizzolatti revelan que esta *supuesta similitud* identificada en el laboratorio se presenta en diferentes grados bajo la propiedad denominada *congruencia sensoriomotora*. En el caso de las neuronas espejo con congruencia estricta –según la caracterización de Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996)– la *similitud* necesaria para el emparejamiento asemeja, más bien, a una relación de *igualdad* entre la acción ejecutada y la observada. Por el contrario, en el resto de las neuronas espejo con congruencia lata donde hay similitud solo en algunos aspectos, no es evidente el modo en que podría ocurrir ese supuesto emparejamiento.

Veamos un ejemplo de un tipo de neurona congruente en sentido lato, aunque lo dicho sobre esta puede generalizarse para el resto de la categoría. La neurona registrada por Di Pellegrino et al. (1992) responde al agarre de un objeto y, tanto a la observación de esa misma acción como a “colocar un objeto sobre la mesa”; es decir, su actividad parece mostrar que codifica sensorial y motoramente la acción de “agarrar” pero, ¿por qué la neurona también descarga cuando el macaco observa al experimentador colocando un objeto sobre la mesa?, ¿cómo puede emparejarse la representación sensorial de “colocar” con la representación motora de “agarrar” si no son acciones similares respecto al objetivo o tipo de agarre?, ¿cómo puede explicarse la actividad de dicha neurona espejo congruente en sentido lato? *HES* no parece

ofrecer una explicación plausible para estos casos en los que tal similitud atribuida no es manifiesta; esta limitación constituye lo que aquí denomino “*el problema de la congruencia*”.

Además, según los registros de Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996), las neuronas estrictamente congruentes representan alrededor un tercio de las neuronas espejo del área F5, lo que evidencia que en la mayoría de estas hay congruencia solo en sentido lato, por lo que la supuesta similitud necesaria para el emparejamiento sería posible solo en un grupo reducido de neuronas de F5. Estudios como el de Rozzi et al. (2008) confirman los porcentajes de dichos registros; otros, como el de Mukamel et al. (2010), mostraron cantidades más modestas y variadas de neuronas con congruencia estricta, pero debe acotarse que dicho registro se realizó en humanos y en diferentes regiones de la corteza. Otro caso relevante para lo que se discute aquí lo constituyen las *neuronas espejo de la boca comunicativas* investigadas por Ferrari et al. (2003), las cuales poseen únicamente congruencia en sentido lato. Por ejemplo, algunas neuronas de este tipo descargaban cuando el macaco succionaba jugo de una jeringa y cuando observaba el chasquido de labios; dado que estas dos acciones no parecen guardar ningún tipo de relación o similitud, ¿cómo puede ocurrir en estas el emparejamiento sensoriomotor? Dados estos hallazgos, es acertado sostener que las neuronas espejo con congruencia estricta no son una clase representativa de todas las neuronas espejo, pues de entre todas las neuronas registradas, la mayoría son congruentes en sentido lato y una minoría son no-congruentes (Campbell & Cunnington, 2017; Newman-Norlund et al., 2007; Uithol et al., 2008, 2011).

Aunado a esto, debemos considerar las investigaciones recientes del grupo de Rizzolatti que revelaron la existencia de las neuronas espejo no tradicionales con propiedades diferentes a las descritas por Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996). Por ejemplo, en el capítulo 1 mencioné que todavía persiste la discusión acerca de la posible función de las neuronas espejo registradas en el área M1. Algunas de estas neuronas descargan durante la ejecución y la observación de acciones similares, de manera semejante a las espejo tradicionales de F5c, pero otras descargan cuando el macaco realiza una acción y reducen su actividad durante la observación de la misma. Esta *reducción* o *supresión* de actividad se ha considerado como una propiedad de esta clase de neuronas espejo de M1, lo cual sugiere que estas podrían ser parte de un mecanismo neural necesario para el *control de la imitación excesiva* de las acciones observadas. No obstante, hasta el momento no hay un consenso respecto a tal función

(Vigneswaran et al., 2013). De igual modo, en la serie de investigaciones dirigidas por Vittorio Caggiano (Caggiano et al., 2009; 2011; 2012) se han encontrado otras cualidades de las neuronas espejo tradicionales (por ejemplo, la selectividad al punto de vista del observador y el valor de la recompensa), las cuales no han recibido especial atención en la discusión sobre la función debido a que, en sus primeras investigaciones, el grupo de Rizzolatti propuso que la congruencia era la propiedad determinante.

Varios críticos del grupo de Rizzolatti han señalado que las neuronas espejo congruentes en sentido lato, las no-congruentes [incluyendo a las neuronas lógicamente relacionadas encontradas en la investigación de Di Pellegrino et al. (1992)] y los grupos de neuronas espejo no tradicionales, no tienen cabida en una explicación única como *HES* basada en el supuesto de que las neuronas espejo emparejan dos representaciones de una misma acción, las cuales guardan una similitud estricta aunque se presenten bajo diferente modalidad (sensorial o motora) (Campbell & Cunnington, 2017; Hickok, 2014; Newman-Norlund et al., 2007a; Uithol et al., 2008, 2011).

Asimismo, es necesario considerar que la clasificación de las neuronas basada en los tipos de congruencia propuestas por Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996) intentaba dar cuenta de las propiedades sensoriomotoras complejas encontradas en los primeros registros, no obstante, dada la evidencia actual, dicha clasificación podría no ser adecuada para analizar la complejidad de los rasgos descubiertos recientemente en las neuronas espejo no tradicionales de F5, las parietales y las de M1. En síntesis, el problema de la congruencia muestra que *HES* es una explicación circunscrita a una supuesta función de una clase específica de neuronas espejo tradicionales (las congruentes en sentido estricto). En la siguiente sección expondré algunas de las formas en que ha sido tratado este problema y discutiré algunas de las ventajas y desventajas que ofrecen respecto a *HES*.

3.3 El problema de la congruencia: algunas aproximaciones

En este apartado expondré por separado las propuestas de Campbell & Cunnington (2017), Uithol et al. (2008, 2011) y Hickok (2014) como posibles explicaciones del problema de la congruencia. Al final de este capítulo trataré de integrar parte de estas tres soluciones para ofrecer mi propia explicación sobre las propiedades y posibles funciones que pueden atribuirse tanto a las neuronas como al sistema espejo.

3.3.1 Asociaciones sensoriomotoras y acciones conjuntas no-imitativas

De acuerdo con la caracterización de *HES* expuesta arriba, la función de reconocimiento de las acciones atribuida al sistema espejo está basada en un proceso sensoriomotor *automático* y *directo*, por lo que *HES* tiende a rechazar la posibilidad de que dicho sistema esté mediado por procesos cognitivos de nivel superior cuya base cerebral sean regiones fuera del sistema espejo. En un artículo reciente, Campbell & Cunnington (2017) propusieron una explicación alternativa acerca de cómo y cuáles funciones lleva a cabo el sistema espejo. A diferencia de *HES*, Campbell & Cunnington (2017) conciben el sistema espejo como un *bucle de percepción de acciones-respuestas motoras* cuya actividad es *dinámica* y está *modulada* por procesos de *control cognitivo* (es decir, por funciones ejecutivas de alto nivel encargadas de coordinar tareas de nivel más bajo). Las neuronas espejo que conforman dicho sistema no *emparejan*, sino que *asocian* información de diferente índole dependiendo de diversos factores como la tarea y el contexto. Campbell & Cunnington (2017) parten de la propuesta de Cecilia Heyes, según la cual, las neuronas espejo son producto de la *asociación sensoriomotora* (Heyes, 2010a, 2010b, 2014). De acuerdo con Heyes, las neuronas espejo surgen durante el desarrollo a través de un proceso de *aprendizaje asociativo*:

El individuo comienza la vida con neuronas visuales que responden a la observación de acciones, y un conjunto distinto de neuronas motoras que descargan durante la ejecución de acciones. Algunas de las neuronas motoras se convierten en neuronas espejo si el individuo obtiene la experiencia en la cual, la observación y la ejecución de *acciones similares* están *correlacionadas*, [es decir] cuando ocurren relativamente juntas en el tiempo, y una predice a la otra. (cursivas añadidas) (Heyes, 2010b: 789)

A diferencia del emparejamiento propuesto por el grupo de Rizzolatti, el concepto de *asociación* enfatiza la *correlación temporal* entre la acción observada y la ejecutada más que la similitud entre las representaciones de las acciones, por lo que esta explicación admite la posibilidad de que se asocien acciones diferentes durante la ejecución y la observación, como en los casos de congruencia lata que expusimos en la sección anterior. Como veremos, Campbell & Cunnington (2017) retoman el concepto de ‘asociación’ porque permitiría explicar este y otros casos.

De modo análogo a *HES*, Campbell & Cunnington (2017) reconocen que las asociaciones posibilitan que la observación de una acción desencadene una representación motora relacionada a un mismo tipo de acción en el observador (*mirroring*), sin embargo, sostienen que las neuronas espejo también asocian representaciones de acciones no-similares.

Para Campbell & Cunnington (2017), la supuesta función basada en la *similitud* entre las representaciones tiende a simplificar las propiedades encontradas en las neuronas espejo, por lo que otros aspectos poco atendidos e incluidos bajo la denominación “espejo” deberían ser considerados en el debate acerca de su función. Entre estos aspectos, Campbell & Cunnington (2017) se centran en las neuronas con congruencia lata, las cuales podrían ser relevantes para otras tareas cognitivas. Para defender su propuesta, Campbell & Cunnington (2017) hacen una revisión de la evidencia que muestra la participación de los procesos de tipo espejo en diversas tareas cognitivas. De entre estas, retomaré únicamente las *acciones conjuntas no-imitativas*, dado que son relevantes para esta investigación.

De modo general, las *acciones conjuntas* son entendidas como aquellas que se llevan a cabo entre dos o más agentes e involucran un *procedimiento* y un *objetivo compartido*; estas pueden ser de dos tipos: *imitativas* o *no-imitativas*. Aquí nos centraremos en las no-imitativas, las cuales son acciones realizadas en coordinación para alcanzar un objetivo común. Entre esta categoría de acciones, un subgrupo lo constituyen las *acciones opuestas o contraimitativas*, las cuales implican la realización de acciones consideradas opuestas; por ejemplo, al tratar de bajar un mueble a través de una escalera, dos agentes realizan las acciones opuestas de “caminar hacia adelante” y “caminar hacia atrás” (Vesper et al., 2017). En otro tipo de acciones no-imitativas, los agentes realizan acciones diferentes que, no obstante, guardan una relación porque una complementa a la otra; estas se denominan *acciones complementarias*. Por ejemplo, un agente coloca un trozo de comida sobre la mesa y otro lo agarra para llevárselo a la boca. Aquí no discutiré con más detalle otras formas de definir a las acciones conjuntas y las categorías de acciones imitativas y no-imitativas; este tema ha sido abordado ampliamente en la filosofía y la psicología cognitiva en las últimas décadas, por ejemplo: Bekkering et al., 2009; Bratman, 2014; Butterfill, 2016; Butterfill & Sebanz, 2011; Newman-Norlund et al., 2007b; Pacherie, 2011; Pacherie & Dokic, 2006; Sebanz et al., 2006.

De acuerdo con Campbell & Cunnington (2017), las neuronas espejo *congruentes en sentido lato* podrían ser el soporte neural de las acciones conjuntas no-imitativas dado que parecen asociar representaciones sensoriomotoras de acciones diferentes que, no obstante, guardan cierta relación. Las neuronas con *congruencia estricta*, en cambio, podrían *asociar* representaciones de acciones semejantes, por lo que es posible que jueguen un rol en las acciones de tipo imitativas. Un hallazgo que respalda la propuesta de Campbell & Cunnington (2017) son

las llamadas *neuronas espejo lógicamente relacionadas* identificadas en los registros de Rizzolatti, las cuales descargan cuando el macaco observa a otro colocando un objeto sobre la mesa y cuando el macaco extiende la mano para alcanzar ese objeto. Estas neuronas asocian dos acciones diferentes pero complementarias, ya que comúnmente a la colocación de un objeto sobre la mesa le sigue el agarre. Aunque con limitaciones, la investigación con imágenes cerebrales de Newman-Norlund et al. (2007a) también ofrece respaldo empírico a favor de la explicación de Campbell & Cunnington (2017). En este estudio se comparó la actividad del sistema espejo humano durante la realización de acciones complementarias o imitativas. Dado que los registros han mostrado que, en promedio, hay más neuronas con congruencia lata que estricta en la corteza premotora, Newman-Norlund et al. (2007a) supusieron que la actividad del sistema espejo sería mayor durante la realización de acciones complementarias; los patrones de actividad obtenidos confirmaron esta hipótesis. Asimismo, en una investigación posterior, Newman-Norlund et al. (2008) encontraron mayor actividad en el giro frontal inferior (IFG) del sistema espejo humano durante la realización de acciones conjuntas en comparación con acciones hechas individualmente. Esta evidencia, sin embargo, debe tomarse con cautela, ya que Newman-Norlund et al. (2007a) analizaron la actividad del sistema espejo humano durante la ejecución, pero no en la observación de acciones; o que, como señaló Sartori (2016), este estudio no descarta la posibilidad de que la actividad generada durante la ejecución de acciones complementarias se debiera a otros factores, como la intervención de neuronas canónicas de la corteza premotora.

Asimismo, las investigaciones con TMS de Catmur et al. (2007, 2011) descritas en el capítulo 1, mostraron que el sistema espejo humano podría estar involucrado en la observación tanto de acciones iguales (imitación) como de opuestas (contraimitación). Los experimentos de Catmur et al. (2007, 2011) evidenciaron que las regiones del sistema espejo son sensibles a la experiencia sensoriomotora, ya que luego de un periodo de entrenamiento, la actividad muscular registrada evidenció que estas regiones están implicadas en la observación de acciones opuestas (lo que fue llamado “efecto contraespejo”)²⁶. Según Campbell & Cunnington (2017), su

²⁶ Catmur et al. (2007, 2011) entrenaron a sujetos para realizar acciones que denominaron “espejo” (por ejemplo, mover el dedo meñique cuando se observaba esta acción realizada por otro) y “opuestas” (como mover el dedo índice al observar a otro moviendo el dedo meñique). Luego del entrenamiento, encontraron que había actividad muscular en el dedo de los sujetos al observar las acciones. En la condición “espejo”, la actividad se presentaba al observar la acción realizada con ese mismo dedo; mientras que, en las “opuestas”, la actividad muscular ocurría en el dedo meñique al observar acciones hechas con el índice y viceversa. Catmur et al. (2007, 2011) llamaron “efecto

propuesta permite explicar casos como el de las neuronas congruentes en sentido lato y, además, está en consonancia con hallazgos previos como la flexibilidad del sistema espejo en tareas que son producto del entrenamiento como el “efecto contraespejo” y las acciones hechas con herramientas, tal como mostraron los experimentos expuestos en el capítulo 1 (Catmur et al., 2007, 2011; Ferrari et al., 2005).

En síntesis, Campbell & Cunnington (2017) proponen que: (1) las neuronas espejo *asocian* información sensoriomotora de diferente tipo. Dichas asociaciones no están establecidas, dependen del contexto, del tipo y relevancia de la tarea, del aprendizaje sensoriomotor previo y están sujetas al *control cognitivo*; (2) en algunos casos se asocian representaciones de acciones similares (neuronas espejo estrictamente congruentes) y en otros, de acciones opuestas y complementarias (neuronas espejo congruentes en sentido lato); (3) aquello que asocian siempre depende de y está modulado por el control cognitivo (como las funciones ejecutivas), y varía de acuerdo con la función que lleve a cabo todo el sistema espejo; (4) el sistema espejo debe concebirse como un bucle sensoriomotor dinámico. De acuerdo con Campbell & Cunnington (2017), es necesario redirigir la investigación sobre neuronas espejo para analizar de qué modo los procesos de control cognitivo se integran con el *mirroring* para llevar cabo diversas funciones cognitivas. Por ejemplo, deben realizarse experimentos para indagar en la participación de las regiones prefrontales vinculadas con el control cognitivo en la modulación de acciones no-imitativas, así como las posibles conexiones de las áreas del sistemas espejo con dichas regiones.

Cabe aclarar que la propuesta de Campbell & Cunnington (2017) y la evidencia con la cual la defienden (por ejemplo: Catmur et al. 2007) están centradas en el sistema espejo humano, de ahí que enfatizan procesos de control cognitivo que involucran regiones prefrontales. Es una cuestión abierta si los sistemas espejo de otras especies de primates pueden estar mediados por mecanismos que ejerzan algún tipo de control cognitivo y qué regiones estarían involucradas. Independientemente de esta limitación, una aportación de los planteamientos de Campbell & Cunnington (2017) es que representan un intento por explicar todas las clases de neuronas espejo bajo el concepto de ‘asociación sensoriomotora’ propuesto por Heyes (2010a, 2010b, 2014) y sugieren una posible vínculo con las acciones conjuntas.

contraespejo” al fenómeno según el cual la actividad espejo puede revertirse a través del entrenamiento sensoriomotor, es decir, la observación de una acción desencadena actividad motora asociada con una acción diferente a la observada. Véase el inciso f) de la sección 1.4.2 (capítulo 1).

Como vimos, Campbell & Cunnington (2017) defienden su propuesta con evidencia limitada; no obstante, a diferencia de *HES*, considero que esta podría resolver el problema de la congruencia (es decir, casos como las neuronas espejo con congruencia lata y las lógicamente relacionadas) e, incluso, permitiría explicar las propiedades de las neuronas espejo no tradicionales cuya función queda al margen de propuestas como *HES*. De igual modo, como veremos, otra ventaja es que esta propuesta es compatible con otras, por lo que podría ser incluida como parte de una explicación más completa. Retomaré algunos planteamientos de Campbell & Cunnington (2017) para incorporarlos a mi propuesta, la cual será discutida con detenimiento en la última sección de este capítulo.

3.3.2 El problema del contenido representacional de las neuronas espejo

La propuesta de Uithol et al. (2008, 2011) consiste en una crítica a las primeras investigaciones del grupo de Rizzolatti; en específico, rechazan la categorización de las neuronas espejo basada en la congruencia sensoriomotora. Su argumentación parte de un análisis del rol que desempeñaron los conceptos de ‘representación’, ‘espejo’ y ‘congruencia’ en la clasificación de las neuronas espejo de F5 identificadas en el laboratorio y la atribución de la supuesta función de emparejamiento sensoriomotor. De modo semejante a la exposición que realicé en el capítulo 2 sobre la noción de representación, Uithol et al. (2008, 2011) hacen una distinción de los componentes de las representaciones²⁷ e identifican cada uno de estos para el caso concreto de las neuronas espejo registradas en el laboratorio; tales componentes son:

1. La *representación propia*, la cual está conformada por el *vehículo* (o el medio físico portador de cierta información) y el *contenido* que es la información acerca del objeto llevada por el vehículo.
2. El *objeto* es un fenómeno, situación o evento del mundo exterior que es representado.
3. El *usuario* es un sistema o proceso que hace uso de la representación para llevar a cabo alguna otra tarea (véase la imagen 3. 2).

En el caso de las neuronas espejo, el *objeto* de la representación es el movimiento realizado por el macaco o por el experimentador, mientras que el *vehículo* es la actividad neural similar

²⁷ Dado que su objetivo es discutir el supuesto contenido que se atribuyó a las neuronas espejo, Uithol et al. (2008, 2011) se limitan a hacer una distinción de los componentes de las representaciones tal como son entendidas en los registros de neuronas individuales. En ese sentido, no se comprometen con alguna postura respecto a alguno de los debates filosóficos que mencioné en el capítulo 2, por ejemplo: si existen o no las representaciones neurales y cómo llegan a tener cierto contenido.

desencadenada ante los dos objetos presentados bajo diferentes dominios (perceptual y motor), pero que parecen tener el mismo *contenido*. Según Uithol et al. (2008, 2011), el usuario posiblemente es otro sistema cerebral, aunque no explican con más detalle este componente porque su propuesta está centrada en el contenido de las neuronas espejo. En el siguiente capítulo veremos que es probable que el usuario sea un sistema que tenga una función que abarque la función o funciones espejo entendidas como partes funcionales de ese sistema; por ejemplo, la imitación.

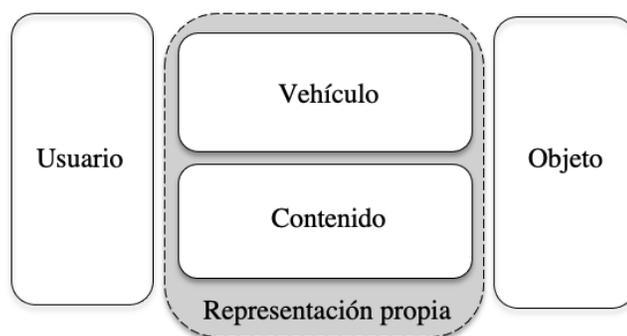


Imagen 3.2 Los componentes de la representación según Uithol et al. (2011). Derechos reservados© 2011 por Taylor & Francis. Imagen adaptada y traducida con permiso.

Una vez expuestos los componentes de la representación, Uithol et al. (2008, 2011) discuten acerca del contenido representacional de las neuronas espejo y cómo a partir de este se denominó “espejo” a las neuronas registradas en los primeros estudios de Rizzolatti. Como se mencionó previamente, el objeto de la representación es el movimiento (el que es ejecutado por el macaco o por el experimentador) y, cuando la actividad neural registrada en la observación y la ejecución es similar, se asume que la neurona tiene congruencia sensoriomotora y se clasifica como “espejo” porque, aunque el objeto sea presentado bajo dos dominios diferentes, hay cierta similitud en cuanto al *contenido representacional*. Dicho contenido es una *acción específica*, es decir, la acción realizada con un agarre específico; por ejemplo, ‘agarrar un trozo de comida con agarre de precisión’. Recordemos que en el capítulo 2 expliqué que la atribución del contenido ocurre a través de la identificación de correlaciones entre el estímulo y el patrón de actividad neural; en este caso, el contenido es la acción específica porque experimentalmente se establece que el patrón de actividad se presenta únicamente al observar o ejecutar esa acción en concreto. Por otro lado, de acuerdo con Uithol et al. (2008, 2011), al considerar las clases de neuronas

espejo categorizadas a partir de la congruencia, solo en las congruentes en sentido estricto puede decirse que el contenido es una acción específica, mientras que en las otras dicho contenido no es evidente. Por esta razón, Uithol et al. (2008, 2011) sugirieron esclarecer el contenido representacional de las neuronas congruentes en sentido lato mediante el análisis de los perfiles de respuesta registrados en los experimentos de Gallese et al. (1996).

Asimismo, como vimos, el problema del esclarecimiento del contenido representacional va aunado al de la categorización de las neuronas que fueron subsumidas bajo la denominación de “espejo” aunque tuvieran propiedades sensoriomotoras diferentes, tal como se hace patente en la distinción entre tipos de congruencia. Según Uithol et al. (2008, 2011), la categoría de “espejo” es apropiada solo para las neuronas estrictamente congruentes porque su contenido representacional es específico, no obstante, las congruentes en sentido lato fueron incluidas dentro de la misma categoría a pesar de que su contenido no parece ser específico. Esto tiene implicaciones en la discusión sobre la función de las neuronas espejo, ya que el supuesto rol que juegan en el emparejamiento sensoriomotor según *HES* se asume como propio de todas las neuronas espejo, sin considerar que dentro de la misma categoría hay neuronas espejo congruentes en sentido lato cuyo contenido representacional parece ser de diferente índole.

Tipo de neurona espejo	Perfil de respuesta (M=Motor, V= Visual)	Propiedad común más baja en el perfil de respuesta motor y visual
No congruente	M: Varias acciones V: Varias acciones	Acciones relacionadas con objetos
Grupo 3 de congruente en sentido lato	M: Acción específica V: Varias acciones manuales o bucales	Objetivos específicos de la acción Ejemplo: agarrar para comer
Grupo 2 de congruente en sentido lato	M: Acción manual específica V: Varias acciones manuales	Categoría específica de acciones (acciones manuales) Ejemplos: agarrar, sostener con la mano
Grupo 1 de congruente en sentido lato	M: Acción específica V: Acción realizada con varios tipos de agarre	Acción general Ejemplo: agarrar con la mano
Estrictamente congruente	M: Acción específica V: Acción específica	Acción específica Ejemplo: agarrar con agarre de precisión

Tabla 3.1 Tabla en la que se muestran los grupos de neuronas registrados por Gallese et al. (1996). En la primera columna aparecen los 5 grupos clasificados según el tipo de congruencia; en la segunda se describe el perfil de respuesta neural: visual (V) o motor (M); en la tercera se especifica la propiedad común que codifica cada grupo. Adaptada y traducida de Uithol et al. (2008).

Según Uithol et al. (2008, 2011), el análisis de los perfiles de respuesta muestra que hay ciertas *propiedades comunes* que parecen ser codificadas por las neuronas congruentes en sentido lato,

aunque no hay una relación de *igualdad* entre las acciones que desencadenan actividad en la ejecución/observación en los grupos registrados por Gallese et al. (1996). Dichas propiedades comunes se evidencian cuando se apela a niveles de abstracción; desde el más bajo donde las neuronas estrictamente congruentes responden a acciones específicas (hechas con cierto efector y tipo de agarre), hasta el más abstracto en el cual las neuronas espejo no congruentes codifican diferentes acciones transitivas (que involucran la interacción del efector con un objeto). Los tres grupos de congruentes en sentido lato se ubican en los niveles intermedios. Como muestra la tabla 3.1, las neuronas del grupo 1 codifican *acciones específicas* (pero no los tipos de agarre), las del grupo 2 responden a una *categoría específica de acciones* y, en las del grupo 3, la codificación es más abstracta porque su actividad se relaciona con los *objetivos específicos de las acciones*.

Uithol et al. (2008, 2011) sostienen que, aunque es posible especificar cuál es la propiedad común que todos los grupos de neuronas espejo codifican tanto en términos motores como sensoriales, es necesario apelar a niveles de abstracción en los que la categoría de *espejo* pierde valor explicativo al pasar de un nivel a otro donde el contenido representacional debe ser más general para que las neuronas registradas puedan seguirse considerando “espejo”. La categorización de las neuronas a partir de la congruencia pierde valor explicativo en la medida en que *HES* parte del supuesto de que las neuronas representan la misma acción, aunque se presenten motora o sensorialmente. Es decir, mientras que en las estrictamente congruentes el contenido representacional fue establecido a través de la supuesta correlación entre la actividad de la neurona y la ejecución/observación de una acción específica, en los otros grupos dicho contenido solo puede dilucidarse postulando propiedades en común más abstractas. En síntesis, en el primer caso la denominación “espejo” hace referencia a un contenido específico, pero en los otros grupos no es apropiada dado que muestran una variedad de *posibles contenidos*.

Del análisis de los perfiles de respuestas de cada grupo, Uithol et al. (2008, 2011) concluyeron que la categorización de las neuronas espejo basada en la supuesta congruencia no es fructífera para tratar de establecer cuál podría ser la función de estas células. Uithol et al. (2008) proponen reconsiderar el rol funcional de las neuronas espejo concibiéndolas como parte de representaciones neurales distribuidas. Respecto a la supuesta función del sistema espejo defendida por el grupo de Rizzolatti (es decir, el reconocimiento de las acciones observadas a través de un proceso de *mirroring* que involucra la generación de la misma representación de la

acción en el observador), Uithol et al. (2008) sostienen que tal función no puede basarse en el emparejamiento automático y directo propuesto por *HES*, sino que requiere la intervención de cierta clase de procesos inferenciales (*top down*). El *mirroring*, en cambio, puede ser concebido como un subproceso de bajo nivel sensible al contexto que podría contribuir, pero no ser la base de funciones como la *inferencia de objetivos y el reconocimiento de acciones*:

[A]demás de caracterizar la naturaleza de las representaciones motoras espejo, desentrañar la interacción entre diferentes partes del cerebro es un paso necesario para abordar el problema de cómo las personas son capaces de comprender las acciones observadas e inferir los objetivos de esas acciones. Subsumir procesos complejos bajo la etiqueta de "mirroring" no hace justicia a la complejidad del proceso de inferir objetivos a partir de las acciones observadas. (Uithol et al., 2011: 618)

Aunque indirectamente, los planteamientos de Uithol et al. (2008, 2011) nos ofrecen una posible solución al problema de la congruencia. Como vimos, al analizar los perfiles de respuesta neural, todos los grupos de neuronas congruentes y no congruentes parecen estar relacionadas con ciertas *propiedades en común* en ambas condiciones de observación y ejecución. Sin embargo, esta forma de proceder conlleva reconocer que, dado que todos los grupos poseen cierto contenido sensoriomotor dependiendo del nivel de abstracción en el que se encuentren, la distinción en grupos de neuronas basada en los tipo de congruencia podría no ser relevante para atribuir una función a las neuronas espejo como propuso el grupo de Rizzolatti. Esto es así porque siempre que no sea evidente la congruencia sensoriomotora estricta de una neurona, se puede apelar a un nivel de abstracción donde se identifique algún elemento relacionado con la actividad neural en las condiciones de observación y ejecución.

Aunque Uithol et al. (2008, 2011) concluyeron con una valoración negativa de la congruencia, su análisis nos muestra que todas las neuronas premotoras estudiadas por Gallese et al. (1996) tienen ciertas cualidades sensoriomotoras complejas que pueden ser explicadas fuera de las categorías de *HES* como "espejo" y "congruencia". Esta propuesta es significativa para esta investigación porque cuestiona el modo en que fueron categorizadas las neuronas espejo y las implicaciones de esto en la atribución de su supuesta función a partir de la noción de representación. Asimismo, es relevante porque no rechaza la posible participación del *mirroring* defendido por el grupo de Rizzolatti, aunque lo vincula con ciertos factores contextuales. Queda abierta la cuestión de la participación de procesos inferenciales y su relación con la actividad de las neuronas o el sistema espejo –de modo semejante a como

sugirieron Campbell & Cunnington (2017)–. En la última sección de este capítulo retomaré algunas propuestas de Uithol et al. (2008, 2011) como parte de mi propia respuesta al problema de la congruencia.

3.3.3 Una función alternativa de las neuronas espejo: la selección de acciones

En varios artículos y en su libro *The myth of mirror neurons*, Gregory Hickok ha ofrecido diversos argumentos en contra de la supuesta función de *reconocimiento de acciones* que, como vimos, el grupo de Rizzolatti le atribuye al sistema espejo del macaco y del humano (véase: Hickok, 2009, 2013, 2014; Hickok & Hauser, 2010; Hickok & Sinigaglia, 2013). Una revisión detallada de estos argumentos está fuera de los objetivos de este capítulo, aquí me centraré en explicar brevemente en qué consiste la función de *selección de acciones* que Hickok propone como una alternativa al reconocimiento de acciones. Aunque esta es una función atribuida al *sistema y no a las neuronas espejo individuales*, es relevante porque replantea el rol de las neuronas espejo ofreciéndonos una forma de abordar el problema de la congruencia. En primer lugar, explicaré en qué consiste tal función de selección de acciones del sistema espejo según Hickok y discutiré cual podría ser el rol de las neuronas espejo como parte de este sistema; en segundo lugar, describiré algunas de las implicaciones de esta propuesta para abordar el problema de la congruencia.

Hickok (2014) argumenta que la función del sistema espejo no es el reconocimiento sino la selección de acciones basándose en una revisión de los primeros estudios del grupo de Rizzolatti. Como expuse en el capítulo 1, Di Pellegrino et al. (1992) reportaron el hallazgo de dos clases de neuronas premotoras que, además de activarse durante la ejecución de acciones dirigidas a objetivos, respondían durante la observación de objetos estáticos (neuronas canónicas) o de acciones ejecutadas por otros (neuronas espejo). Una de las posibles funciones que Di Pellegrino et al. (1992) consideraron fue la *selección de acciones*:

Una de las funciones fundamentales de la corteza premotora es la de recuperar los actos motores apropiados en respuesta a los estímulos sensoriales. Se ha proporcionado evidencia de que la recuperación de acciones puede ocurrir en respuesta a patrones bidimensionales, color, tamaño y forma de objetos tridimensionales [como en el caso de las neuronas canónicas]. Los datos actuales indican que, además de estos factores físicos, la recuperación también puede ocurrir en respuesta al significado de los gestos realizados por otras personas. Si se consideran las ricas interacciones sociales dentro de un grupo de monos, la comprensión por parte de un mono de las acciones realizadas por otros monos debe ser un factor muy importante para determinar la *selección de acciones*. Por lo tanto, *la capacidad de las neuronas premotoras inferiores para seleccionar*

acciones de acuerdo con los significados de los gestos encaja bien en el marco conceptual de la teoría actual sobre las funciones de la corteza premotora y la expande para incluir la selección de movimientos relacionados con las relaciones interpersonales. (cursivas añadidas) (Di Pellegrino et al., 1992: 179)

De acuerdo con Di Pellegrino et al. (1992), ambas clases de neuronas premotoras (canónicas y espejo) codifican información sensoriomotora necesaria para, dado cierto estímulo sensorial, seleccionar de entre posibles respuestas motoras. Esta función fue atribuida a partir del supuesto de que la corteza premotora ventral (PMv) de la cual forman parte, tiene como función primaria el *control de las acciones transitivas* hechas con la mano o la boca y estas requieren de cierta información sensorial que oriente la ejecución correcta de las acciones. Investigaciones como la de Murata et al. (1997) parecen respaldar esta función para las neuronas canónicas, pues mostraron que estas codifican información sensorial sobre los objetos (como el tamaño, la forma y la orientación), desencadenando en el observador la representación de la acción y el tipo de agarre necesarios para interactuar con estos (*selección de posibles acciones durante la interacción con objetos*). De modo análogo, según el estudio de Di Pellegrino et al. (1992), las neuronas espejo se activan durante la observación de acciones hechas por otros, generando en el observador las *acciones potenciales* más apropiadas con las cuales podría responder dada la acción observada (*selección de posibles acciones durante la interacción social*).

De acuerdo con Hickok (2014), aunque la función de *selección de acciones* parece explicar de forma parsimoniosa todas las propiedades encontradas en las neuronas de PMv²⁸ y los sistemas neurales de los que son parte, el grupo de Rizzolatti mantuvo esta función para el sistema AIP-F5 de las neuronas canónicas, pero la descartó para el sistema espejo. Además, la selección de acciones para las neuronas canónicas fue denominada *comprensión de objetos* (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006) y se concibió como un proceso *pragmático de comprensión para la acción* a través del sistema AIP-F5, cuya función era la elección de entre posibles acciones dados ciertos rasgos del estímulo, más que un *reconocimiento semántico* del objeto. En cambio, aunque inicialmente el grupo de Rizzolatti definió la *comprensión de acciones* como un *proceso pragmático* (por ejemplo, en Rizzolatti et al., 1996a), en artículos posteriores

²⁸ Por ejemplo, en el área F4 de PMv hay neuronas que, además de codificar los movimientos del cuello, la cara y el brazo, responden a la estimulación somatosensorial y visual. A estas se les ha atribuido un rol en la construcción de un “mapa de los movimientos potenciales que realiza el cuerpo” (Iacoboni, 2009a: 24). También en regiones adyacentes como F3 se han registrado neuronas que se activan durante estimulación somatosensorial (Luppino & Rizzolatti, 2000) y las propiedades que poseen han sido explicadas destacando la contribución de la información sensorial en el control de acciones de diferente índole.

tiende a ser concebido como un *proceso semántico*²⁹ cuyo objetivo es el reconocimiento de las acciones y de las intenciones de los agentes (véase: Gallese et al., 2011; Iacoboni et al., 2005; Ocampo & Kritikos, 2011). En síntesis, Hickok (2014) argumentó que, aunque las investigaciones iniciales del grupo de Rizzolatti mostraron que los grupos de neuronas espejo de PMv que codifican información sensorial juegan un rol en la *selección de acciones* necesarias para la interacción social, esta posible interpretación se descartó favoreciendo el *reconocimiento de acciones* tal como sugiere HES.

Sin embargo, la función de selección de acciones propuesta por Hickok (2014) puede ofrecernos una solución al problema de la congruencia en la medida en que le atribuye a las neuronas espejo una función que no presupone las propiedades que tienen en común las representaciones que son emparejadas. De modo análogo a la función de *asociación sensoriomotora* defendida por Campbell & Cunnington (2017) y Heyes (2010a, 2010b, 2014), Hickok (2014) sugiere concebir a las neuronas espejo como la base del proceso de *integración sensoriomotora* necesario para orientar y controlar cierta clase de acciones (principalmente transitivas y hechas con la mano o la boca). Es decir, más que emparejar representaciones sensoriomotoras de acciones específicas, las neuronas espejo integran información sensoriomotora de diferente índole, incluso información contextual como sugieren Campbell & Cunnington (2017). A partir de esta integración sensoriomotora se pueden explicar todas las clases de congruencia, desde la congruencia estricta donde la información integrada es semejante y podría ser el resultado de cierto procesamiento jerárquico, hasta las neuronas no-congruentes que parecen integrar información sensoriomotora que depende de las necesidades y posibilidades de acción. Por ejemplo, las neuronas *anti-espejo* –que Hickok (2014) también denomina *neuronas de “tú-haces-esto, yo-hago-eso”*– y las lógicamente relacionadas integran la información sensoriomotora que es relevante para la realización de acciones como “bloquear o huir de un ataque, o someterse ante una señal de posible acicalamiento” (Hickok, 2014: 199). Estas acciones anti-espejo son acciones contraimitativas u opuestas que, como vimos, forman parte de la categoría de acciones conjuntas comunes en el ámbito social.

²⁹ En el caso de las neuronas canónicas, Rizzolatti & Sinigaglia (2006) se refieren a la *comprensión pragmática* de los objetos para dar a entender que no se reconoce el objeto en términos de la categoría a la que pertenece (*comprensión semántica*), sino que su observación desencadena posibles formas de interacción. De modo similar, el grupo de Rizzolatti sugirió que las neuronas espejo posibilitan la *comprensión pragmática*: al observar la acción se desencadenan posibles acciones de respuesta en el observador. Sin embargo, en artículos posteriores se asumió que esta comprensión es *semántica*, se reconoce el objetivo de la acción y la intención del agente.

En concordancia con Campbell & Cunnington (2017) y Uithol et al. (2008, 2011), Hickok (2014) señala que la función de emparejamiento de las neuronas espejo solo explica el grupo de neuronas con congruencia estricta, por lo que es necesario reconsiderar otras funciones como *la asociación* o *la integración sensoriomotora*:

El grupo Parma construyó un granero de neuronas espejo usando solo la mitad de la madera. Se centraron en aquellas neuronas que mostraban respuestas congruentes de ejecución-observación y excluyeron a las neuronas que mostraban respuestas no-espejo (tú-haces-esto, yo-hago-eso). Enfatizaron la centralidad del sistema motor en la cognición, excluyendo los sistemas sensoriales, los sistemas multimodales de alto nivel y la arquitectura dual del cerebro. El resultado fue un establo estilo Hollywood: solo se veía bien desde un ángulo. Aventúrese por la espalda o por dentro, y se hace evidente el hecho de que es simplemente una fachada. Pero partes de la fachada, como las características de *asociación sensoriomotora* relacionadas con la acción, son bastante atractivas y pueden reciclarse en el proyecto de renovación del establo actualmente en curso en los laboratorios de todo el mundo. (cursivas añadidas) (Hickok, 2014: 241)

A manera de conclusión de este apartado debe señalarse que las posibles soluciones al problema de la congruencia de Campbell & Cunnington (2017), Uithol et al. (2008, 2011) y Hickok (2014) asumen que es necesario reevaluar la función de emparejamiento basada en la congruencia. Campbell & Cunnington (2017) enfatizan la capacidad relativamente simple de las neuronas espejo de *asociación sensoriomotora*, mientras que Hickok (2014) sugiere que la función de estas células es la *integración sensoriomotora*. Ambas propuestas tienen en común el que no implican emparejamiento basado en la semejanza entre aquello que es asociado o integrado; sin embargo, se diferencian porque la asociación sensoriomotora fue sugerida originalmente por Cecilia Heyes (para mayores detalles, véase: Cook, 2012; Cook et al., 2014; Heyes, 2010a, 2010b, 2013; 2014; Heyes & Catmur, 2021) para explicar cómo surgen las propiedades de las neuronas espejo a través del aprendizaje sensoriomotor en el transcurso del desarrollo, mientras que Hickok (2014) defiende la integración como parte de una explicación más amplia acerca de la función de todas las neuronas de la corteza PMv. Es decir, estas propuestas no son incompatibles y podrían estar relacionadas en la medida en que pretenden explicar diferentes aspectos de las neuronas espejo: su ontogenia y su función cognitiva.

Algunas de las limitaciones de estas explicaciones son: (1) la escasa evidencia empírica a su favor, por ejemplo, se requieren más investigaciones para indagar en la posible participación del sistema espejo en las acciones complementarias, así como para explicar cuál es el rol que juega el control cognitivo en las acciones conjuntas cuya base podría ser el sistema espejo; y (2) no contemplan como parte de su explicación a los grupos de neuronas espejo no tradicionales,

como las neuronas espejo de la boca y las supresivas. Al final de este capítulo expondré mi propia solución al problema de la congruencia que, aunque retoma parte de las propuestas descritas en esta sección, tiene como objetivo explicar otros casos, así como los hallazgos más recientes sobre las propiedades de las neuronas espejo no tradicionales.

3.4 Una posible respuesta del grupo de Rizzolatti al problema de la congruencia

Aunque Rizzolatti y su grupo no han respondido de forma directa a las críticas que aquí hemos descrito como parte del problema de la congruencia, en varios artículos han argumentado que todas las neuronas, independientemente del tipo de congruencia que posean, juegan un rol en el reconocimiento de las acciones porque codifican información sobre los *objetivos de los actos motores*. Por ejemplo, Rizzolatti & Sinigaglia (2010) sostienen que las neuronas espejo congruentes en sentido estricto codifican del *objetivo específico* de las acciones, mientras que las congruentes en sentido lato lo hacen con diferente grado de *generalidad*:

[C]uando [las neuronas espejo] se activan en respuesta a la observación del acto motor, envían información sobre el objetivo de los actos motores observados. Esta información puede codificarse con diferentes grados de *generalidad*: algunas neuronas espejo (neuronas espejo estrictamente congruentes) descargan cuando los actos motores observados y ejecutados son los mismos (por ejemplo, agarrar con precisión), mientras que otras neuronas espejo (neuronas espejo ampliamente congruentes) se activan *cuando el acto motor observado tiene el mismo objetivo que el acto motor ejecutado* (por ejemplo, agarre), pero puede lograrse de una manera diferente (por ejemplo, con precisión y agarre con toda la mano). (cursivas añadidas) (Rizzolatti & Sinigaglia, 2010: 267)

Por su parte, Iacoboni (2009a) y Umiltà et al. (2001) también apelan a la capacidad que parecen poseer las neuronas espejo de *abstraer* o *generalizar* el objetivo de las acciones que, en apariencia, no son semejantes:

[H]ay otras neuronas que muestran una relación menos estricta entre lo ejecutado y lo observado. Son las neuronas “*ampliamente congruentes*”. Se activan al ver un movimiento que no es necesariamente idéntico al ejecutado, *pero que logra un objetivo similar*. Por ejemplo, una neurona espejo ampliamente congruente puede activarse cuando el mono toma un alimento con la mano y cuando ve que alguien toma un alimento con la boca. (cursivas añadidas) (Iacoboni, 2009a: 32)

Estas *neuronas ampliamente congruentes* son de particular interés porque *generalizan* el objetivo de la acción observada a través de muchas instancias de esta. (cursivas añadidas) (Umiltà et al., 2001: 155)

Es decir, las neuronas espejo pueden llevar a cabo la función de emparejamiento porque todas codifican el *qué* de las acciones; es decir, el objetivo. En las estrictamente congruentes, el

emparejamiento ocurre entre dos representaciones semejantes en cuanto al *qué* y al *cómo* de la acción, mientras que en las congruentes en sentido lato solo se emparejan los objetivos, los cuales coinciden a pesar de las diferencias en cuanto al *cómo*. En el ejemplo que ofrece Iacoboni (2009a), una neurona espejo con congruencia lata puede responder a la ejecución de una acción manual (agarrar) y a la observación de misma acción, pero realizada con la boca, ya que la neurona codifica la acción de agarrar, pero no la forma en que esta es ejecutada. El grupo de Rizzolatti ha defendido esta explicación apelando a la evidencia empírica que parece mostrar que, *independientemente de cómo se logre la ejecución de una acción, las neuronas espejo codifican los objetivos de dichas acciones*. Esta evidencia comprende los siguientes estudios:

1. Estudio de Köhler et al. (2002) sobre las neuronas espejo audiovisuales (véase el capítulo 1): muestra que las neuronas espejo codifican el objetivo de las acciones con independencia de la modalidad en que se presenta la acción, ya sea visual o auditiva.
2. “Estudio de la parte final oculta” (Umiltà et al., 2001): las neuronas espejo representan el objetivo final de una acción porque se activan, aunque no se observe la acción completa, es decir, el macaco reconoce anticipadamente que la acción está siendo dirigida a un objetivo.
3. Neuronas espejo que responden a la realización de acciones hechas con herramientas [estudio con macacos de Ferrari et al. (2005)] o con una mano robótica [estudio con humanos de Gazzola et al. (2007)]: las neuronas espejo muestran descargas similares cuando las acciones son ejecutadas con efectores biológicos, artificiales o herramientas, ya que estas representan el objetivo de la acción y no la forma en que es realizada.
4. “Estudio del contenedor” (Fogassi et al., 2005): dado que las neuronas espejo codifican los objetivos de las acciones, son capaces de discriminar entre dos acciones cuya realización involucra los mismos movimientos, pero que tienen diferentes objetivos. Por ejemplo, agarrar un objeto para colocarlo en un contenedor versus agarrar para llevar el objeto a la boca.
5. Estudio de agarre con pinzas normales e invertidas (Cattaneo et al., 2009): la actividad neural es semejante durante la realización de acciones que tienen el mismo objetivo, aunque estas se logren empleando movimientos diferentes (el agarre con pinzas normales requiere flexión de los dedos, mientras que el agarre con las pinzas invertidas se ejecuta extendiendo los dedos).

Un análisis detallado de este conjunto de estudios está fuera de los objetivos de este capítulo. La discusión desarrollada hasta aquí se ha centrado en mostrar que la supuesta función de emparejamiento no parece capturar las diferencias entre los grupos de neuronas espejo con congruencia lata y estricta. Una explicación posible propuesta por el grupo de Rizzolatti (a la que denominaremos “*reformulación de HES*”) es que las neuronas con congruencia estricta codifican los objetivos de las acciones y adicionalmente su modo de ejecución; los grupos de

neuronas con congruencia lata, en cambio, *generalizan* los objetivos de las acciones por lo que las supuestas diferencias descritas por la congruencia no son relevantes dado que todas las neuronas llevan a cabo la función de emparejamiento sensoriomotor de los objetivos de las acciones.

El grupo de Rizzolatti ha defendido dicha explicación con los cinco estudios descritos arriba; sin embargo, considero que apelar a esta supuesta capacidad de las neuronas de *generalizar los objetivos de las acciones* sigue siendo una explicación parcial de las diferencias entre los grupos de neuronas espejo con congruencia lata y con no-congruencia. En primer lugar, esta explicación solo es plausible para las neuronas con congruencia lata del primer y el tercer grupo del estudio de Gallese et al. (1996). Como vimos, las del primer grupo responden a las mismas acciones durante la ejecución y la observación aunque con diferencias en cuanto al tipo de agarre, mientras que las del tercer grupo responden a las mismas acciones aunque realizadas con diferentes efectores; no obstante, las del segundo grupo se activan ante la observación y ejecución de acciones manuales que no son similares (en cuanto al objetivo, aunque tienen en común el que todas son acciones manuales), las no-congruentes –como mostraron Uithol et al. (2008, 2011)– responden a diferentes acciones transitivas y en las lógicamente relacionadas no hay semejanza aunque sí puede haber cierta relación entre las acciones en la medida en que de la observación de una, se sigue la ejecución de la otra. La reformulación de HES, además, no considera otros casos como las neuronas espejo de la boca comunicativas donde la relación entre las acciones que desencadenan actividad en la ejecución y la observación es mucho más compleja.

En síntesis, aún aceptando que la evidencia provista por el grupo de Rizzolatti muestra que todas las neuronas espejo generalizan los objetivos de las acciones, esta supuesta capacidad no permite explicar las propiedades registradas por Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996) de las neuronas espejo congruentes en sentido lato del grupo 2, de las no-congruentes, de las lógicamente relacionadas y de otras clases de neuronas espejo estudiadas en investigaciones más recientes. En el siguiente apartado concluiré este capítulo con el esbozo de una explicación alternativa sobre la función de las neuronas espejo que tiene como objetivo ser lo suficientemente amplia como para abarcar los casos que suelen quedar fuera de propuestas como *HES* y su reformulación.

3.5 Discusión: esbozo de una explicación sobre las funciones de las neuronas espejo

Como vimos, la categoría de *neuronas espejo* descrita en los estudios de Di Pellegrino et al. (1992) y Gallese et al. (1996) incluye grupos de neuronas con diferencias en cuanto a la propiedad que el grupo de Rizzolatti denominó *congruencia sensoriomotora*. A estas neuronas espejo se le atribuyó la función de emparejamiento de representaciones sensoriomotoras similares de acuerdo con la hipótesis del emparejamiento sensoriomotor directo (*HES*) pero, como vimos, esta y su reformulación dejan fuera varios casos de neuronas con congruencia en sentido lato, de lógicamente relacionadas y no-congruentes. Campbell & Cunnington (2017), Hickok (2014) y Uithol et al. (2008, 2011) han sugerido algunas explicaciones sobre dicho problema que, sin embargo, todavía son parciales porque no se han adaptado para explicar las posibles funciones de otras clases de neuronas espejo, así como de otras propiedades encontradas en las investigaciones más recientes. Este es justamente el objetivo de mi propuesta, el ofrecer una explicación que incluya estos casos y que, además, admita no una sino *varias posibles funciones*. Mi propuesta contempla la siguiente:

1. En sus inicios, el grupo de Rizzolatti investigó la corteza premotora ventral (áreas F4 y F5) bajo el supuesto de que la función de esta región era el *control motor* de las acciones transitivas realizadas con cierta clase de efectores (mano, boca, cuello, etc.) (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006; Rizzolatti & Voza, 2007). La función de las neuronas somatosensoriales de F4 y las canónicas de F5 fue establecida considerando que, como son parte de dicha región, estas *contribuyen* de algún modo a dicha función de control motor. Es decir, las propiedades sensoriales que mostraban fueron explicadas en relación con la función ya conocida de la corteza premotora. En los primeros registros, la atribución de la función de las neuronas espejo –como ha argumentado Hickok (2014)– fue establecida sobre la misma base, aunque posteriormente la explicación más aceptada (*HES*) se centró en la congruencia como la propiedad fundamental de las neuronas espejo. En el siguiente capítulo discutiré con más detalle esta posible función de control motor atribuida a la corteza premotora ventral. Por otro lado, considero que es necesario reevaluar la función de las neuronas espejo atribuida por *HES* y retomar el supuesto inicial de las investigaciones del grupo de Rizzolatti. Esto permitirá esclarecer de qué modo las distintas propiedades que poseen todas las clases de neuronas espejo

*contribuyen a dicha función de control motor. Una posible función que debe ser considerada es la sugerida por Hickok (2014): la integración de información sensoriomotora de diferente tipo y para diversos fines*³⁰.

2. Las neuronas espejo de F5 son neuronas premotoras que tienen en común la respuesta a cierta clase de acciones y tipos de agarre durante la ejecución. Las variaciones que presentan en cuanto a sus propiedades sensoriales, sin embargo, pueden obedecer a que están involucradas en la realización de *diversas funciones y no solo el emparejamiento sensoriomotor encaminado al reconocimiento de las acciones como propone HES*. Por ejemplo, las neuronas espejo congruentes en sentido estricto, como sostienen Campbell & Cunnington (2017), parecen asociar representaciones sensoriales con motoras relacionadas con una misma acción, y podrían desempeñar un rol en el control motor de acciones conjuntas imitativas (selección de acciones durante tareas de imitación). Las congruentes en sentido lato, en cambio, asocian información sensoriomotora relevante para el control de acciones conjuntas opuestas y complementarias (selección de acciones opuestas o complementarias en el ámbito social). Otras clases de neuronas como las neuronas espejo supresivas de F5 y M1, que suprimen su actividad durante la observación de acciones, pueden integrar información sensoriomotora necesaria para la inhibición durante el control motor de acciones imitativas como ya se ha reconocido previamente (Kraskov et al., 2009; Vigneswaran et al., 2013). Las neuronas espejo de la boca comunicativas con congruencia lata pueden ser casos de neuronas cuya función de codificación de información sensorial no guarda una relación con sus posibles funciones motoras, o, incluso, como en el grupo de neuronas canónicas-espejo registradas por Bonini et al. (2014a) pueden integrar información sensorial de diferente grado de complejidad para llevar a cabo funciones combinadas. La función de integración sensoriomotora que defiende, sin embargo, no rechaza en su totalidad que algunos grupos de neuronas espejo cuya actividad parece estar relacionada con los objetivos de las acciones, lleven a cabo una función semejante al emparejamiento. Por ejemplo, una

³⁰ En este caso, retomando la noción de ‘función’ de Cummins (1975) expuesta en el capítulo 2, las neuronas espejo son componentes de un sistema s más amplio (el sistema espejo) y su función ϕ es relativa al análisis funcional de s para realizar Ψ . Lo que propongo aquí es que ϕ es la integración sensoriomotora, la cual contribuye para que s lleve a cabo Ψ (que no es reconocimiento de las acciones sino el control motor para la realización de acciones conjuntas).

misma neurona puede descargar durante la ejecución y la observación de esa misma acción –como sugiere *HES*– porque el input visual es relevante para una tarea de *imitación*, pero no para que ocurra un proceso de *mirroring* que permitiría otra clase de funciones como el reconocimiento de las acciones. Además, mi propuesta tiene como objetivo el ofrecer una explicación más general que considere otras funciones de estas y de otras clases de neuronas que no suelen considerarse por *HES* o su reformulación. En el siguiente capítulo sugeriré algunas posibles funciones para cada una de las clases de neuronas espejo que he descrito brevemente en este apartado.

3. En concordancia con Campbell & Cunnington (2017), la función de integración sensoriomotora que defiende asume la participación de otros procesos cognitivos involucrados en el control *top down* (por lo menos para el caso específico de los humanos, donde se han analizado algunas funciones ejecutivas). Esto implica el rechazo del supuesto de *HES*, según el cual el reconocimiento de acciones es un proceso automático y directo, para favorecer una explicación que adopte la modulación de la actividad del sistema espejo a partir de procesos implícitos –cuyo soporte neural no es el sistema motor– como las expectativas del sujeto, la memoria de trabajo, la atención, entre otros.
4. Asimismo, como han señalado Uithol et al. (2008, 2011), se debe evaluar el valor teórico y empírico de la categoría “*espejo*”. Como vimos, la denominación de “espejo” es apropiada solo para una clase de neuronas (espejo con congruencia estricta), pero excluye otros grupos de neuronas que tienen características sensoriomotoras variadas. La designación de *espejo* centrada en la propiedad fundamental de emparejamiento de representaciones sensoriales y motoras congruentes puede obstaculizar la discusión sobre la función de las neuronas con propiedades sensoriomotoras de otra índole.
5. Si bien mi propuesta todavía cae en el ámbito de la especulación, la evidencia más reciente recabada de los registros de neuronas espejo en macacos, podría proveer cierto soporte empírico. Como vimos en el capítulo 1, las investigaciones de Caggiano et al. (2009, 2011, 2012) y Maranesi et al. (2013) han mostrado que las neuronas espejo de F5 se activan ante otra clase de estímulos sensoriales. Tradicionalmente se consideró que codifican solo información relativa al qué y al cómo de las acciones, sin embargo, estos registros muestran que la actividad de las neuronas espejo puede ser modulada por

información contextual relacionada con las acciones. Los estudios de Caggiano et al. (2009, 2011, 2012) y Maranesi et al., (2013) mostraron que las neuronas espejo de F5 en el macaco responden dependiendo del punto de vista del observador, el valor de la recompensa, el espacio desde el que se realiza la acción observada y la dirección de la mirada. Pomper et al. (2015) han argumentado que esta evidencia muestra que las neuronas espejo son sensibles a la modulación, pues requieren información sensorial de este tipo para llevar a cabo la selección de acciones. Dicha información sensorial relacionada con aspectos contextuales de las acciones puede ser relevante para otras tareas cognitivas propias del sistema espejo, como es el caso del control motor durante la realización de acciones; en particular, en el ámbito social, se llevan a cabo acciones conjuntas que involucran a varios individuos con objetivos comunes. La relación de las neuronas y el sistema espejo con la cognición social radica en su posible participación en este tipo de capacidad primaria entre los primates sociales de llevar a cabo acciones de manera conjunta. En el capítulo 4 retomaré esta propuesta y analizaré la evidencia que he descrito brevemente en este párrafo.

En el siguiente capítulo retomaré la propuesta que he esbozado aquí y la vincularé con la discusión final del capítulo acerca de la homología del sistema espejo de los primates. Las nociones de homología anatómica y funcional, la evidencia expuesta en el capítulo 1 y la discusión sobre la congruencia desarrollada en este capítulo, me permitirán evaluar la hipótesis de homología anatómica y funcional del sistema espejo de los primates.

Capítulo 4. Homología anatómica y funcional del sistema espejo de los primates

En este capítulo continuaré con la discusión esbozada en el capítulo 3 acerca de la función de las neuronas espejo y cómo esta contribuye a la función de control motor llevada a cabo por el sistema espejo. Ofreceré algunas razones a favor de la integración sensoriomotora y sugeriré cuál puede ser la función específica de cada una de las clases de neuronas espejo que han sido identificadas en los macacos. Una vez hecho esto, retomaré las investigaciones y los criterios de homología anatómica y funcional que fueron descritos en el capítulo 1 (secciones 1.2, 1.3 y 1.4) para discutir si la evidencia respalda la existencia de un sistema espejo homólogo en los primates, tal como ha propuesto el grupo de Rizzolatti. De modo general concluiré que, aunque con ciertas limitaciones, las hipótesis de homología anatómica y funcional de los primates cuenta con cierto respaldo empírico, por lo menos para las especies que han sido estudiadas.

4.1 La función de las neuronas y del sistema espejo: una propuesta alternativa

En última sección del capítulo 3 propuse que –en concordancia con los planteamientos de Hickok (2014)– la función de las neuronas y del sistema espejo puede reconsiderarse a partir de una revaloración de los hallazgos obtenidos en los primeros registros realizados por el grupo de Rizzolatti (por ejemplo: Rizzolatti et al., 1981; Rizzolatti et al., 1987; Rizzolatti et al., 1988). Como veremos, en los macacos se identificaron varias regiones de la corteza premotora que fueron vinculadas con cierta clase de funciones motoras. Dentro de estas regiones destaca el área F5 donde se encontraron los primeros grupos de neuronas espejo, a las cuales –en estudios posteriores– el grupo de Rizzolatti les atribuyó la función de *emparejamiento sensoriomotor* tal como mostré en el capítulo anterior. Partiendo de las primeras investigaciones de Rizzolatti, en este apartado argumentaré que estas evidencian que las neuronas espejo del área F5 del macaco juegan un rol en la *integración sensoriomotora* que es necesaria para el *control motor* de varias clases de acciones. Más adelante discutiré cuál puede ser la función específica de cada una de las categorías de neuronas espejo que describí en el capítulo 1³¹. Mi propuesta aún es muy general (porque, por ejemplo, no distingue entre las clases de neuronas espejo de F5 respecto a la congruencia), sin embargo, partiré de esta porque se encuentra bien respaldada por la

³¹ Por ejemplo, en el capítulo 3 vimos que las neuronas congruentes en sentido estricto podrían estar relacionadas con la integración de información sensoriomotora necesaria para la realización de acciones conjuntas imitativas, mientras que, las congruentes en sentido lato posiblemente se vinculan con acciones conjuntas no imitativas (puestas o complementarias).

evidencia recabada por Rizzolatti. Una vez expuesta esta argumentación, retomaré parte de la evidencia que expondré en este apartado en la discusión final del capítulo sobre la homología funcional del sistema espejo de los primates. Es necesario aclarar que aquí únicamente analizaré la evidencia obtenida a través de los registros en macacos, por lo cual, la discusión sobre la función de las neuronas espejo está circunscrita para el caso específico de los macacos; no obstante, esta puede tener implicaciones en la atribución de la función de las neuronas y del sistema espejo de otras especies de primates.

Mi argumentación está basada en una revalorización de los siguientes hallazgos empíricos acerca de las propiedades funcionales de las neuronas de distintos sectores de la corteza premotora, para establecer –por analogía– otras posibles funciones de las neuronas y del sistema espejo:

1. La corteza premotora del macaco está conformada por seis áreas que se distinguen por sus características funcionales y las conexiones que tienen con F1 y otras regiones fuera de la corteza motora, tales áreas son: F2 y F7 en la corteza premotora dorsal (PMd), F4 y F5 en la corteza premotora ventral (PMv), mientras que F3 y F6 se localizan en el sector mesial (Luppino & Rizzolatti, 2000; Rizzolatti et al., 1988; Rizzolatti et al., 1998; Rizzolatti & Sinigaglia, 2006).
2. Las neuronas de las regiones premotoras tienen propiedades motoras y, algunas de ellas, también responden a cierta clase de estímulos sensoriales: en las áreas F2, F3 y F4 se han encontrado neuronas sensoriomotoras que se activan durante estimulación somatosensorial, por ejemplo, cuando se aproxima un objeto al cuerpo del macaco; en las áreas F4, F5 y F6 hay neuronas que responden a estímulos visuales, por ejemplo, cuando el macaco observa un objeto estático; y las neuronas sensoriomotoras de F2 descargan ante estímulos propioceptivos.
3. Originalmente se propuso que las *funciones motoras* que llevan a cabo dichas regiones premotoras son diversas e incluyen el control de la postura durante la realización de movimientos voluntarios (F3), la planeación y la ejecución de ciertos movimientos del brazo y la pierna (F2), el control de movimientos realizados con el brazo, la cara y el cuello (F4), y el control de acciones manuales y bucales dirigidas a objetivos (principalmente el agarre de objetos) (F5).

4. Las áreas premotoras tienen diversas conexiones con otras regiones de la corteza, sin embargo, Rizzolatti investigó específicamente las conexiones de las áreas F5 y F4 de la corteza premotora ventral (PMv) con diversos sectores de la corteza parietal, las cuales dan lugar a lo que denominó “*circuitos parietofrontales*” (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006), a saber: (1) el circuito *VIP-F4* conformado por el área intraparietal ventral (VIP) y F4; (2) el circuito *AIP-F5* que une al área intraparietal anterior (AIP) con F5; y (3) el circuito *PF-F5* conformado por el área parietal denominada PF y F5 (después se confirmó que este circuito conecta PFG y F5c, y ambas regiones son consideradas parte del sistema espejo de los primates). Dado que en F4 y F5 hay neuronas con propiedades sensoriomotoras, el grupo de Rizzolatti propuso que los circuitos *VIP-F4*, *AIP-F5* y *PFG-F5c* están involucrados en la “*transformación sensoriomotora particular*, la esencia de la cual es la transformación de una descripción del estímulo en términos sensoriales en su descripción en términos motores” (cursivas añadidas) (Luppino & Rizzolatti, 2000: 220). Esta supuesta función también ha sido defendida basándose en investigaciones posteriores que evidenciaron que las neuronas parietales de las áreas VIP, AIP y PFG tienen características sensoriomotoras similares a las de la corteza premotora (Ishida et al., 2010; Murata & Ishida, 2007).
5. La función de *transformación sensoriomotora* es relevante para diferentes propósitos dependiendo del circuito involucrado. Según Rizzolatti, la ‘*transformación sensoriomotora*’ es “una particular «traducción» de una descripción del estímulo realizada en términos sensoriales a otra descripción realizada en términos motores” (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006: 27); es decir, es un proceso en el cual la información sensorial se convierte en información motora. Sin embargo, la *transformación* difiere de la *integración sensoriomotora* que yo defiendo aquí porque no asume un proceso de “traducción” de la información sensorial a la motora; más bien, la *integración* es una combinación de información sensorial (acerca de diferentes aspectos contextuales de las acciones) con cierta información motora.

Las neuronas parietales y premotoras del circuito *VIP-F4* descargan cuando un objeto se aproxima al campo receptivo visual o somatosensorial del macaco, y esta información sensorial es necesaria para la *configuración del espacio que rodea el cuerpo*, permitiendo así la organización de las secuencias de movimientos a partir de dicha

información visual y somatosensorial durante el curso de las acciones (Fogassi et al., 1996; Rizzolatti & Sinigaglia, 2006). Las neuronas parietales y premotoras del circuito *AIP-F5* se activan cuando el macaco realiza diversos tipos de agarres de objetos y cuando observa objetos estáticos. En el capítulo 3 vimos que estas neuronas de *AIP-F5* son conocidas como *canónicas* y el grupo de Rizzolatti propuso que su función es la *codificación de información sensorial sobre el tamaño, la forma y la orientación de los objetos*, desencadenando en el observador la representación de la acción y el tipo de agarre necesarios para interactuar con este (Murata et al., 1997; Rizzolatti & Sinigaglia, 2006). Por último, al circuito *PPG-F5c* se le atribuyeron varias funciones, siendo la más aceptada el *reconocimiento de las acciones hechas por otros* debido a que ahí se encontraron neuronas espejo vinculadas con el emparejamiento sensoriomotor directo (sección 3.1 del capítulo anterior).

Una revisión exhaustiva de las investigaciones expuestas líneas arriba excede los objetivos de este capítulo, sin embargo, los resultados descritos brevemente revelan que *la respuesta a estímulos sensoriales y motores es una característica común de varios grupos de neuronas de las cortezas parietal y premotora*, por lo que las neuronas espejo son una categoría de este tipo, es decir, de neuronas sensoriomotoras de dichas regiones. Asimismo, vemos que hay –por lo menos– tres circuitos parietofrontales que unen a las cortezas parietal y premotora, y cuyas funciones atribuidas son: la configuración del espacio que rodea el cuerpo para la posterior realización de acciones (circuito *VIP- F4*), la codificación de información sensorial sobre propiedades de los objetos para posibilitar la interacción con estos (circuito *AIP- F5*) y el reconocimiento de las acciones hechas por otros (circuito *PPG- F5c*). Es decir, las neuronas espejo de las áreas *PPG- F5c* y la conexión entre estas regiones son un caso entre otros análogos que fueron identificados en las mismas porciones de las cortezas parietal y premotora; no obstante, a dicho circuito se le asignó una función que parece diferir de aquellas que fueron atribuidas a *VIP- F4* y *AIP- F5*.

En general, de acuerdo con los primeros estudios de Rizzolatti, las neuronas premotoras y parietales tienen propiedades sensoriales adicionales a las motoras, porque *se requiere de cierta información sensorial para la realización de acciones de cierto tipo*, por ejemplo: la información sensorial acerca del espacio que rodea al cuerpo es crucial para la interacción con

los objetos aproximándose al cuerpo (*VIP- F4*) y la información sobre la orientación o tamaño de un objeto es relevante para poder asirlo (*AIP- F5*). No obstante, en el caso de *PFG- F5c*, la función sugerida fue el *reconocimiento de la acciones* y, como vimos en el capítulo 3, a las neuronas espejo de esas regiones se les atribuyó el *emparejamiento sensoriomotor*, el cual es necesario para que ocurra dicho reconocimiento. Lo que intento mostrar con esto es que a las neuronas espejo y a las regiones *PFG-F5* –que son parte del sistema espejo del macaco– se les asignaron funciones que difieren significativamente de las funciones motoras que fueron propuestas para otras neuronas y circuitos localizados en los mismos sectores de las cortezas parietal y premotora. Es decir, la atribución de la función de las neuronas y del sistema espejo no parece ser consistente con los propios hallazgos y propuestas del grupo de Rizzolatti.

Mi propuesta aquí, siguiendo a Hickok (2014), es que *la función del circuito PFG-F5c (que es parte del sistema espejo del macaco) debe ser entendida del mismo modo que los otros circuitos parietofrontales, con relación al ámbito meramente motor*; y una posible función que sugerí en el capítulo 3 es el *control de las acciones conjuntas*. Recordemos que, en términos motores, el área F5 parece jugar un rol en el control de las acciones manuales y bucales, lo que nos lleva a la siguiente pregunta: ¿por qué la información visual acerca de lo que están haciendo otros puede ser relevante para la realización de esta función? Como vimos, para que dos o más agentes realicen una acción coordinada, se requiere de cierto tipo de información visual sobre las acciones ejecutadas por el otro. De igual modo, es pertinente preguntarnos cuál podría ser la función de cada una de las clases de neuronas encontradas en F5c que han sido categorizadas como “espejo”, aunque exhiben una variedad de características más allá de la congruencia sensoriomotora. Como argumenté en el capítulo 3, los diferentes grupos de neuronas espejo pueden estar involucrados en diversas funciones vinculadas con la *integración sensoriomotora* y su rol no es el emparejamiento sensoriomotor atribuido específicamente a las neuronas espejo tradicionales con congruencia estricta.

Previamente distinguí entre ‘*integración*’ y ‘*transformación*’, pero también cabe diferenciar entre ‘*asociación*’ y ‘*emparejamiento sensoriomotor*’. La propuesta de Heyes (2010a, 2010b, 2014) sobre la ‘*asociación*’ fue sugerida para explicar cómo, durante el desarrollo, las neuronas espejo adquieren la propiedad de responder a estímulos sensoriales y motores a través del aprendizaje asociativo. Esta hipótesis pues, no es acerca de la función, sino sobre el origen ontogénico de las neuronas espejo. El *emparejamiento*, en cambio, es una

hipótesis sobre la función de las neuronas espejo que asume similitud entre las representaciones sensorial y motora de una misma acción. Por el contrario, la *integración* que defiende es la combinación de información sensorial con motora para diferentes propósitos motores; dicha información puede ser de diversa índole (sobre las acciones hechas por otros, sobre los objetos manipulados, etc.) y no requiere similitud. Por ejemplo, para agarrar una taza se requiere de información relacionada con el tipo de agarre necesario para asirla, con el tamaño y otras características de la taza, o sobre el contexto en el cual ocurre el agarre (la taza contiene algún líquido caliente, la taza es ofrecida por otro agente, etc.). Esta información es tanto sensorial como motora y se integra para posibilitar el agarre.

Una forma de lidiar con las diferencias en cuanto a las propiedades de las neuronas espejo es dejar de llamarlas “espejo” dado que esta denominación parece ser apropiada solo para las neuronas espejo tradicionales estrictamente congruentes; una posibilidad es denominarlas “neuronas sensoriomotoras de PFG y de F5c” del macaco. Es decir, estas son una categoría de neuronas sensoriomotoras de esas regiones del sistema espejo, aunque también pueden considerarse las neuronas espejo no tradicionales que han sido identificadas en regiones fuera del sistema espejo, por ejemplo: las neuronas espejo de F1 podrían denominarse ‘neuronas sensoriomotoras supresivas de F1’ y las de la corteza premotora ventral (PMd) podrían llamarse ‘neuronas sensoriomotoras de PMd’. Otra alternativa es seguirlas nombrando “espejo” para dar a entender una categoría amplia de neuronas sensoriomotoras de las áreas PFG-F5c (que son parte del sistema espejo) y posiblemente de otras regiones, las cuales exhiben una variedad de propiedades sensoriomotoras y no solo congruencia estricta o lata. En este último sentido, al hablar de la función de las neuronas espejo del macaco, más bien habría que considerar las *funciones de las neuronas espejo*, dado que estamos hablando de varias categorías con diferencias en cuanto a sus características funcionales. En particular, me inclino por la segunda opción de mantener la denominación de “espejo”, pero enfatizando las diferencias de cada clase; en la última parte de esta sección expondré las propiedades y las funciones que se atribuyen a cada categoría (véase la tabla 4.2).

En el siguiente sección discutiré un caso concreto de ‘neuronas espejo no tradicionales’ identificadas en el área F5 del macaco y mostraré cómo sus propiedades evidencian que estas llevan a cabo la función de *integración sensoriomotora*, la cual es crucial para la función de control motor de acciones conjuntas atribuida al sistema espejo. Una vez discutido esto

finalizaré esta sección con mi propuesta acerca de las posibles funciones de cada una de las clases de neuronas espejo identificadas en los macacos.

4.1.1 Propiedades sensoriomotoras de las neuronas no tradicionales de F5

En la sección 1.3.2 del capítulo 1 expuse los hallazgos de una serie de experimentos dirigidos por Vittorio Caggiano, en los cuales se examinaron algunas propiedades de neuronas espejo no tradicionales del área F5 de macacos Rhesus. En la tabla 4.1 se presenta un resumen de tales estudios, no retomaré todos los detalles experimentales que ya han sido descritos previamente, me limitaré a discutir algunas de las funciones que fueron atribuidas a estos grupos de neuronas espejo.

Estudio	Tipo de neurona	Propiedades sensoriales
Caggiano et al. (2009)	Primer grupo: neuronas espejo que descargan dependiendo del <i>espacio donde se realiza la acción observada</i> .	<ul style="list-style-type: none"> • Un conjunto respondía a la observación de acciones realizadas dentro del <i>espacio peripersonal</i> del macaco. • Otro grupo descargaba cuando la acción observada se realizaba en el <i>espacio extrapersonal</i>. • La actividad de algunas neuronas podía modificarse mediante cierta manipulación experimental.
Caggiano et al. (2011)	Segundo grupo: neuronas espejo que codifican el <i>punto de vista</i> desde el cual se observa la acción.	<ul style="list-style-type: none"> • Neuronas que responden cuando el mono observa la acción desde cierto punto de vista (son selectivas a los puntos de vista subjetivo, frontal o lateral).
Caggiano et al. (2012)	Tercer grupo: neuronas espejo que codifican el <i>valor de la recompensa</i> .	<ul style="list-style-type: none"> • Las neuronas espejo de este tipo descargan dependiendo del objeto con el cual interactúa el macaco. Un grupo descarga cuando el objeto manipulado contiene una <i>recompensa</i> para el mono.

Tabla 4. 1. Características de las neuronas espejo registradas en las investigaciones dirigidas por Vittorio Caggiano. Las *propiedades motoras* de estas neuronas son iguales a las que se identificaron en las neuronas espejo tradicionales de F5 del macaco, mientras que las propiedades sensoriales son diversas, véase la columna del lado derecho.

Sobre el primer grupo de neuronas espejo, Caggiano et al. (2009) propusieron que es posible que jueguen un rol en la *representación del espacio* que rodea al cuerpo del macaco y, además, argumentaron que la codificación del espacio desde el cual se realizan las acciones observadas es relevante para “conductas de interacción posteriores” o para “seleccionar la reacción conductual más apropiada” (Caggiano et al., 2009: 403). Es decir, estas neuronas espejo responden dependiendo del espacio en el cual se realiza la acción porque, aunque esta información no permite el reconocimiento de la acción ejecutada, sí puede ser crucial para seleccionar una respuesta conductual y facilitar la interacción:

Nuestros resultados sugieren un rol cognitivo de las neuronas espejo como un sistema que no solo codifica el significado de las acciones observadas, sino que también contribuye a elegir las respuestas conductuales adecuadas a esas acciones. En particular, una interpretación estimulante (aunque ciertamente especulativa) de nuestros resultados, es que *las neuronas espejo no solo podrían ser un sustrato neuronal para comprender “lo que otros están haciendo”, sino que también pueden contribuir a seleccionar “cómo podríamos interactuar con ellos”*. (cursivas añadidas) (Caggiano et al., 2009: 406)

Respecto a las neuronas espejo del segundo grupo (que descargan dependiendo del punto de vista desde el cual se observa la acción), Caggiano et al. (2011) sugirieron que podrían estar vinculadas con dos funciones. La primera función de estas neuronas es que forman *parte del procesamiento jerárquico de las acciones*, donde la información sobre el punto de vista es relevante solo a un nivel de procesamiento cognitivo bajo, aunque tal información es necesaria para una fase posterior donde la acción es representada independientemente de variaciones contextuales como el punto de vista. Otra posible función es que estas neuronas espejo, “a pesar de su naturaleza motora, *juegan un rol en la percepción de la perspectiva visual de las acciones observadas*” (cursivas añadidas) (Caggiano et al., 2011: 147).

Por último, de modo semejante, al tercer grupo de neuronas (cuya actividad se relaciona con la preferencia del mono por el objeto que es manipulado), se le atribuyó una función que no es plenamente motora, aunque sí está vinculada con la capacidad de reconocer las acciones. En este caso, tales neuronas podrían proveer información acerca del objeto manipulado y esto puede ser crucial para interpretar el significado de la acción o la intención del agente que observa la acción:

Comprender el objetivo de la acción requiere acceso a la semántica del objeto (por ejemplo, comida vs. no comida) tan bien como información contextual. El *valor subjetivo asignado al objeto es un elemento que contribuye a la comprensión de las intenciones de otros*. Así, los datos presentados aquí, muestran una influencia del valor subjetivo que podría proveer de una posible explicación de cómo el sistema espejo del mono puede contribuir a reconocer la intención de un agente observado. (Caggiano et al., 2021: 11852).

Debe aclararse que, en los experimentos dirigidos por Caggiano se registraron estos tres grupos de neuronas con las propiedades que he descrito brevemente, pero también se identificaron neuronas espejo en esa misma porción de F5 que fueron catalogadas como ‘invariantes’. Estas neuronas son espejo tradicionales, pero fueron denominadas de ese modo para distinguirlas de aquellas que responden a *aspectos contextuales*: el espacio desde el cual se realiza la acción, el punto de vista y el valor de la recompensa. Ante esto cabe preguntarse por qué en la misma

región F5 hay neuronas espejo tradicionales y otras cuya actividad parece estar vinculada con el procesamiento sensorial de información contextual, la cual es crucial para la realización de acciones, por ejemplo, durante la interacción social.

En el capítulo 3 argumenté que no todas las clases de neuronas espejo que han sido registradas en los macacos parecen estar relacionadas con la función atribuida a las neuronas espejo tradicionales de *emparejamiento sensoriomotor*, la cual –a su vez– contribuye a la función más amplia del sistema espejo de *reconocimiento de las acciones hechas por otros*. Aquí describí tres tipos de neuronas espejo no tradicionales encontradas en la misma área F5, cuyas propiedades sensoriales apuntan a que su función está vinculada con el ámbito motor, pero esta no es el emparejamiento y, posiblemente, tampoco contribuyen a la supuesta función del sistema espejo de reconocimiento de las acciones. Es decir, estas neuronas parecen desempeñar una función de *integración de información sensorial con motora*, la cual es necesaria para el *control motor de acciones conjuntas manuales y bucales*.

Asimismo, en la sección anterior describí parte de los primeros hallazgos del grupo de Rizzolatti en los cuales se identificaron algunas propiedades sensoriales y motoras de diversos sectores de la corteza premotora de los macacos. Concluí que estos apuntan a la presencia de varias conexiones entre las regiones parietal y premotora, las cuales parecen estar relacionadas con el procesamiento sensoriomotor que subyace a la realización de acciones de diversa índole. La conexión entre las áreas PFG y F5 que son parte del sistema espejo del macaco (el denominado circuito *PFG- F5*) es pues, una entre otras cuya función también podría ser sensoriomotora y a la que, sin embargo, se le atribuyó la función de reconocimiento de las acciones realizadas por otros. De modo semejante, aquí mostré ejemplos de neuronas espejo de F5 del macaco que exhiben otra clase de propiedades que no se limitan a la congruencia sensoriomotora y, aunque sus supuestas funciones siguen siendo especulativas, parecen proveer las bases para la integración sensorial de elementos contextuales que son necesarios para la realización de acciones.

4.1.2 Las funciones de las neuronas espejo del macaco

Basándome en las investigaciones con macacos, hasta aquí he intentado mostrar que la clase de estímulos sensoriales a los cuales responden las neuronas espejo (tanto tradicionales como no tradicionales) es amplia y comprende acciones manuales o bucales hechas por otros, tipos de

agarres, sonidos de las acciones y diversos factores relacionados con el contexto en el que se realizan las acciones (como el punto de vista desde el cual se observa la acción, el valor de la recompensa, entre otros). Dada esta variedad de propiedades sensoriales, lo que propongo es abandonar la función de emparejamiento y considerar *la integración sensoriomotora como una función común de las neuronas espejo de las áreas F5c y PFG* que, no obstante, puede ser específica para cada clase o subcategoría de las neuronas espejo que han sido encontradas en los macacos. Es decir, la función general de estos grupos de neuronas es la integración sensoriomotora y, en concreto, *cada categoría parece integrar información de diferente índole para diferentes propósitos*. Por ejemplo, las ‘neuronas espejo tradicionales con congruencia estricta’ podrían realizar la función de integración sensoriomotora vinculando información sensorial con motora acerca de la misma acción (aunque esta se presente bajo diferente modalidad). En cambio, ‘las neuronas con congruencia lata’ parecen integrar información sensorial sobre las acciones observadas que no corresponde estrictamente con la acción representada en términos motores. De igual manera, los grupos de neuronas espejo no tradicionales también exhiben propiedades sensoriomotoras relacionadas con el emparejamiento sensoriomotor. En la tabla 4.2 se muestran algunas de las funciones que tentativamente pueden atribuirse a las categorías de neuronas espejo del macaco.

Categoría o tipo de neurona espejo	Propiedades sensoriomotoras*	Posibles funciones de integración/ contribución para funciones del sistema espejo
Tradicionales con congruencia estricta	<i>Congruencia estricta</i> : respuesta a las mismas acciones realizadas y observadas.	Integran información acerca de las mismas acciones presentadas bajo diferente modalidad: sensorial y motora. En el capítulo 3 propuse que esta información puede ser relevante para la realización de acciones conjuntas (imitativas).
Tradicionales con congruencia lata (todas las categorías expuestas en el capítulo 3)	<i>Congruencia lata</i> : su actividad se relaciona con una diversidad de acciones realizadas y observadas (manuales, agarres con la mano o la boca, tipos de agarres, etc.).	Integran información visual de diferente índole sobre las acciones. Es posible que tal información sea crucial para el control de acciones conjuntas (opuestas y complementarias).
Espejo de la boca (comunicativas/digestivas)	<i>Congruencia lata</i> : respuesta a la ejecución y observación de acciones hechas con la boca relacionadas con la ingesta o con cierto valor comunicativo.	Las <i>digestivas</i> integran información sensorial sobre la manipulación de la comida, relevante en el ámbito de la ingesta en grupo. Las <i>comunicativas</i> vinculan información sensorial de carácter comunicativo durante la interacción social.
Audiovisuales	Descargan al realizar acciones y al observar o escuchar los sonidos característicos de estas.	Integración de información sobre el sonido de las acciones, la cual –junto con otra clase de información contextual– permitiría saber qué está haciendo el otro.

Supresivas	Descargan durante la realización de acciones y reducen su actividad cuando se observan las acciones.	Como las tradicionales con congruencia estricta, parecen integrar información sensorial y motora sobre las mismas acciones, pero para diferente propósito. Esta integración puede relacionarse con la función de control de la imitación automática de las acciones observadas.
Neuronas que responden a acciones hechas con herramientas	Respuesta a la realización y observación de acciones hechas con herramientas.	Integran información sobre acciones transitivas (incluyendo el objeto manipulado y el tipo de agarre).
Neuronas que responden al punto de vista del observador	Descargan durante la ejecución y la observación de acciones (dependiendo del punto de vista desde el cual se observa la acción).	Integran información sobre la perspectiva desde la cual se realiza la acción, la cual puede ser relevante para diferentes propósitos durante la realización de acciones.
Neuronas que codifican el espacio desde el cual se realiza la acción	Respuesta en la ejecución y la observación de acciones (entre estas, algunas se activan cuando la acción observada se realiza en el espacio extrapersonal o peripersonal del macaco).	Integran información contextual sobre el espacio desde el cual se realizan las acciones observadas. Esto puede ser relevante para el control de las acciones conjuntas.
Neuronas con respuesta al valor de la recompensa	Descargan durante la realización y observación de acciones. La actividad neural parece relacionarse con el objeto con el que se realiza la acción (por ejemplo, la comida favorita del mono).	Integración de información sobre el objeto manipulado, lo cual puede ser crucial en la interacción entre los sujetos durante la ingesta.
Canónicas- espejo	Descargan durante la realización de acciones manuales y al observar objetos estáticos o acciones.	Integran información sobre las acciones y los objetos con los cuales se está interactuando. La información sobre los objetos puede facilitar el reconocimiento o la predicción de las acciones hechas por otros, de acuerdo con la propuesta de Bach et al., (2014) y Bonini et al. (2014a).

Tabla 4.2. *Tipos de neuronas espejo no tradicionales y posibles funciones de integración sensoriomotora.* *En esta columna se describen brevemente las propiedades motoras y sensoriales de las neuronas espejo halladas en el macaco; en todas estas categorías, las neuronas descargan durante la realización de acciones manuales o bucales, pero difieren respecto a sus rasgos sensoriales (la clase de estímulos sensoriales que desencadenan actividad neural).

Respecto a la función del sistema espejo, argumenté que una posible función es el *control motor de las acciones hechas con la mano y la boca*. Tal función fue propuesta originalmente por el grupo de Rizzolatti para explicar las propiedades de la corteza premotora ventral (PMv) del macaco, de la cual es parte el área F5c donde se encontraron las primeras neuronas espejo. Esta función de control motor es necesaria para la ejecución de una diversidad de acciones y, en concreto, para aquellas acciones realizadas en conjunto y que involucran la manipulación de objetos. Además, como hemos visto en esta sección, los primeros estudios de Rizzolatti apuntan a que el control de las acciones requiere información sensorial y, en el caso particular de las acciones conjuntas, es necesario que haya información contextual sobre las acciones y los agentes que participan (por ejemplo, acerca de qué acción están realizando los otros, dónde se localizan, con qué objetos interactúan, etc.). Mi propuesta es que, las neuronas espejo del

macaco integran información sensorial con motora de diversos tipos, y dicha integración contribuye al *control motor de acciones manuales y bucales que se realizan de manera conjunta*. La tercera columna de la tabla 4.2 muestra la posible función de integración que puede atribuirse a cada clase de neurona espejo y la posible contribución de esta función para la realización de otras tareas motoras relacionadas con el control motor de las acciones hechas de manera conjunta.

Esta es pues la función tentativa que sugiero para el sistema espejo del macaco, aunque también podría ser la función del sistema espejo de todas las especies de los primates que han sido investigados (titís, chimpancés y humanos). En particular, el sistema espejo y su supuesta función pueden ser decisivos para las especies de primates sociales que interactúan y llevan a cabo acciones en conjunto, por ejemplo, aquellas acciones relacionadas con la interacción social durante la ingesta, el juego, el acicalamiento, la crianza, etcétera. Es decir, aunque esta propuesta es tentativa, dicha función parece estar respaldada por la evidencia y porque apela a la capacidad primaria de los primates sociales de relacionarse y realizar acciones grupales de manera cotidiana. Regresaré al tema de la función del sistema espejo del macaco en la última sección de este capítulo, pues es fundamental para la discusión sobre la homología funcional del sistema espejo de los primates.

En los siguientes apartados ofreceré una caracterización del sistema espejo de los primates retomando la evidencia expuesta en el capítulo 1 y cerraré el capítulo con la evaluación de la posible homología anatómica y funcional del sistema espejo a través de los criterios de homología anatómica y funcional propuestos por García (2014a, 2014b).

4.2 El sistemas espejo de los primates

Como vimos en el capítulo 1, la evidencia con la que contamos hoy en día comprende una diversidad de estudios en los que se han examinado las propiedades de las neuronas y los sistemas espejo de varias especies de primates, a saber: (1) cuatro especies de macacos entre las que se incluyen los macacos cola de cerdo sureños (*Macaca nemestrina*), los macacos Rhesus (*Macaca mulatta*), los macacos cangrejeros (*Macaca fascicularis*) y los macacos japoneses (*Macaca fuscata*); (2) titís comunes (*Callithrix jacchus*), (3) chimpancés comunes (*Pan troglodytes*) y (4) humanos. Sin embargo, tal como se explicó previamente, la mayoría de dichas investigaciones se realizó con macacos y humanos, es decir, la evidencia sobre los sistemas

espejo de las otras especies es escasa. Además, debe recalarse que, la experimentación con dichas especies de primates ha arrojado evidencia heterogénea que ha sido recabada mediante una variedad de técnicas y metodologías, lo cual dificulta el análisis y las comparaciones precisas entre la diversidad de hallazgos. Aunque considero que deben reconocerse las limitaciones empíricas y metodológicas, lo que propongo en esta sección es retomar los criterios de homología morfológica y funcional descritos en el capítulo 1 para evaluar la evidencia sobre la supuesta existencia de un sistema homólogo en los primates, o por lo menos de las especies de primates que ya han sido estudiadas.

En primer lugar, antes de discutir qué criterios de homología morfológica y funcional los cumple en cierto grado la evidencia disponible, es necesario distinguir los elementos que conforman el sistema espejo de los primates entendido como un *sistema neural* y como un *sistema funcional*. Como vimos, el grupo de Rizzolatti ha investigado diversas características anatómicas y funcionales de los sistemas espejo de varias especies de primates, pero sin afirmar explícitamente que dichos sistemas son concebidos como *neurocognitivos*, es decir, como *sistemas neurales y funcionales* (véase, por ejemplo: Rizzolatti & Craighero, 2004). Entendido como sistema neural, el sistema espejo de los primates está conformado por un conjunto de regiones de las cortezas temporal, parietal y frontal, las cuales tienen varias conexiones entre sí y, en algunas áreas parietales y premotoras específicas, se han registrado neuronas espejo con diversas propiedades funcionales. Las áreas específicas de los sistemas espejo de los primates son las siguientes:

1. *Titís comunes*. El único estudio sobre el sistema espejo de esta especie identificó dos regiones de las cortezas temporal y frontal: el surco temporal superior (STS) y el área 6V de la corteza frontal ventrolateral (Suzuki et al. 2015). Aunque en el área 6V se registró un grupo de neuronas espejo, no se ha investigado la región parietal de este sistema donde también podría haber neuronas espejo y no se dispone de mayor evidencia sobre las conexiones entre las regiones de dicho sistema (véase la tabla 4.3).
2. *Macacos* (de varias especies). El sistema espejo de los macacos está conformado por el surco temporal superior (STS), el área PFG de la corteza parietal y el área F5c de la corteza premotora ventral (PMv). Cabe mencionar que solo PFG y F5c tienen neuronas espejo, las cuales han sido analizadas principalmente a partir de sus propiedades funcionales. Respecto

a las conexiones, se ha sugerido que entre las regiones del sistema espejo hay varias conexiones principales, siendo las más importantes las que unen las áreas parietal y premotora, y F5 con F1 (corteza premotora con corteza motora primaria) (Luppino & Rizzolatti, 2000; Rizzolatti & Lupino, 2001; Rizzolatti & Sinigaglia, 2006). Asimismo, Hecht et al. (2013b) evidenciaron que la conexión entre las cortezas frontal-temporal (FT) es la más *significativa*³².

3. *Chimpancés*. El estudio de Hecht et al. (2013a) mostró que las áreas denominadas PFD/PF y FCBm (localizadas en la parte anterior del giro supramarginal en la corteza parietal inferior y en la corteza frontal, respectivamente) podrían ser parte del sistema espejo del chimpancé. Asimismo, las conexiones entre las cortezas temporal-parietal (TP) y frontal-parietal (FP) son más robustas que en los macacos (Hecht et al., 2013b), sin embargo, en esta especie destacan la conexión frontal-temporal (FT) y las conexiones frontales y parietales específicas con la corteza temporal inferior (véase la tabla 4.3).

		Regiones y su subsistema correspondiente			Posibles conexiones principales
		Temporal Subsistema sensorial visual	Parietal Subsistema sensoriomotor	Frontal Subsistema sensoriomotor espejo	
Primates no humanos	<i>Titís</i>	Surco temporal superior (STS)	No investigada	Área 6V en la corteza frontal ventrolateral	No investigadas
	<i>Macacos</i>	Surco temporal superior (STS)	Área PFG	F5c en la corteza premotora ventral (PMv)	Varias entre las tres regiones, pero la conexión frontal-temporal (FT) es la más importante.
	<i>Chimpancés</i>	No investigada	PFD/ PF	FCBm	Conexiones temporal-parietal (TP) y frontal-parietal (FT) más robustas que en el macaco, aunque sobresale la conexión frontal-temporal (FT), así como conexiones frontales y parietales específicas con la corteza temporal inferior.
Primates humanos		Surco temporal superior (STS)	Lóbulo parietal inferior (IPL)	Corteza premotora ventral y BA44 en el giro frontal inferior (IFG)	Conexiones más uniformes entre las tres regiones. Conexiones frontales y parietales con la corteza temporal inferior. Conexiones exclusivas con la corteza parietal superior.

Tabla 4.3. *Primates en los que se ha identificado un sistema espejo.* La tabla muestra las regiones de las cortezas temporal, parietal y frontal que forman parte de dichos sistemas, así como las posibles conexiones de acuerdo con la investigación de Hecht et al. (2013b).

4. *Humanos*: la evidencia obtenida con imágenes cerebrales indica que el surco temporal

³² Recordemos que el estudio de Hecht et al. (2013b) estuvo basado en imágenes con tensor de difusión (ITD), una técnica con la cual se identificaron tanto las conexiones como sus diferencias o semejanzas cuantitativas y cualitativas, por ejemplo, se analizó la extensión, la distribución e intensidad de las conexiones. Esta técnica permitió investigar las conexiones entre las regiones de los sistemas espejo de macacos, chimpancés y humanos, evidenciando que hay conexiones en cada especie que difieren justamente por las características cualitativas y cuantitativas mencionadas previamente (véase la sección 1.3.3 del capítulo 1).

superior (STS), el lóbulo parietal inferior (IPL), la corteza premotora ventral (PMv) y el área 44 de Broca [parte del giro frontal inferior (IFG)] conforman el sistema espejo humano. Además, de acuerdo con la investigación de Hecht et al. (2013b), las conexiones entre dichas regiones son más uniformes, aunque destacan las conexiones frontales y parietales con la corteza temporal inferior, así como las conexiones exclusivas con la corteza parietal superior (véase la tabla 4. 3).

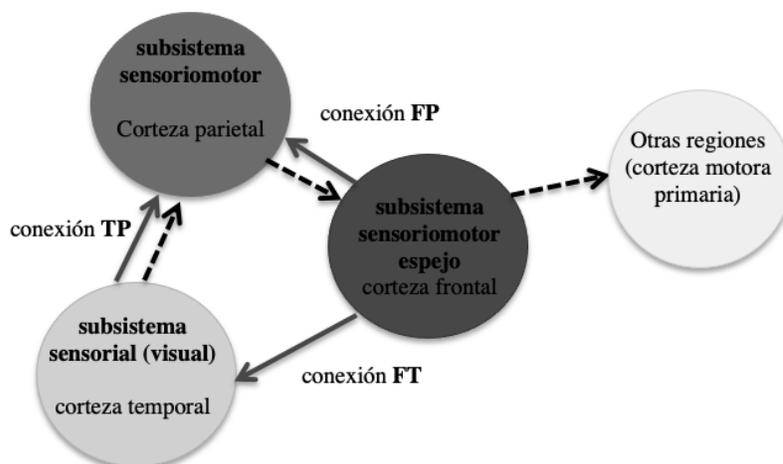


Imagen 4.1. Los subsistemas del sistema espejo de los primates. En la parte inferior se señala la región de la corteza correspondiente a cada uno. Las flechas punteadas indican las conexiones principales entre las regiones del sistema espejo de acuerdo con Hecht et al. (2013b): TP (temporal-parietal), FP (frontal-parietal) y FT (frontal-temporal); las flechas con línea sólida muestran las conexiones principales según Luppino & Rizzolatti (2000) y Rizzolatti & Luppino (2001).

Por otro lado, como sistema funcional, el sistema espejo de los primates puede ser entendido como un *sistema cognitivo-funcionalmente*³³ *estructurado* que está conformado por tres subsistemas cognitivos: (i) un *subsistema sensorial* vinculado con el procesamiento visual de los movimientos corporales, (ii) un *subsistema sensoriomotor* que vincula los inputs visuales con los motores y (iii) un *subsistema sensoriomotor espejo* que, de acuerdo con el grupo de Rizzolatti, *empareja* la información visual de las acciones con su respectiva información motora (véase la tabla 4.3 y la imagen 4.1). Tal como se explicó en el capítulo 3, la propuesta mayormente aceptada ha sugerido que la función del sistema espejo es *el reconocimiento de las acciones hechas por otros* (Fadiga et al., 1995; Grafton et al., 1996; Umiltà et al., 2001), de tal modo que *los subsistemas se encargan de cada una de las fases de un proceso que va de la*

³³ Dado que la función que realizan estos sistemas es cognitiva, parece más adecuado denominarlos ‘cognitivo-funcionalmente estructurados’.

observación de las acciones realizadas por otros, hasta el emparejamiento de la información visual de las acciones con su respectiva información motora.

En síntesis, para el grupo de Rizzolatti, el sistema espejo de los primates es un sistema neurocognitivo conformado por tres subsistemas funcionales cuya base en el cerebro son las áreas de las cortezas temporal, parietal y frontal que han sido identificadas en las investigaciones que describí en el capítulo 1. La imagen 4.1 resume lo que ha sido expuesto en este apartado y muestra los componentes del sistema espejo: sus subsistemas funcionales, las regiones que abarca y las conexiones que han sido estudiadas en varias especies de primates.

4.3 Homología anatómica y funcional del sistema espejo de los primates

Dada la distinción de los elementos que conforman el sistema espejo entendido como un sistema neural, la primera pregunta que podría formularse es si este es un rasgo *morfológicamente homólogo* entre los primates. Además, como sistema cognitivo-funcional, una segunda pregunta que podría plantearse es si el sistema espejo es *funcionalmente homólogo* entre los primates. Como expliqué previamente, el grupo de Rizzolatti sostiene de forma implícita que el sistema espejo de los primates es morfológica y funcionalmente homólogo³⁴. Mi propuesta aquí es que los criterios de homología anatómica y funcional que fueron descritos en el capítulo 1 pueden utilizarse para evaluar la propuesta de Rizzolatti a partir de la evidencia que también fue expuesta en dicho capítulo. A continuación, retomaré dichos criterios empezando con la homología morfológica. De manera preliminar puede decirse que, aunque la evidencia es escasa, en general se cumplen algunos criterios de homología morfológica, por lo que puede aceptarse de forma tentativa la hipótesis de homología primaria para continuar con el segundo paso y confirmar una posible homología secundaria. Respecto a la homología funcional, mostraré que todavía hay cuestiones abiertas relacionadas con el problema de la atribución de la función del sistema espejo; sin embargo, preliminarmente pueden discutirse los tres criterios de homología funcional a partir de la función alternativa que he propuesto en este capítulo. Explicaré brevemente cómo contrasta mi propuesta con la del grupo de Rizzolatti.

³⁴ En el capítulo 1 expliqué que Rizzolatti hace referencia a la noción de homología, pero sin especificar si se refiere a la *homología anatómica* o *funcional*, o si parte de la evidencia a favor de la homología anatómica para atribuir una homología funcional. Lo que sugiero aquí es una revisión de cada una por separado para evaluar qué criterios se cumplen en cada caso.

A) Homología morfológica

Criterios de homología primaria

1. *Criterio de posición relativa.* Como muestra la tabla 4.3, en las especies de primates que han sido investigadas se identificó un conjunto de regiones conectadas entre sí para dar lugar a un sistema neural. Considero que la evidencia resumida en dicha tabla muestra que el criterio de posición relativa se cumple porque las áreas identificadas en los sistemas espejo de los primates se localizan en sectores específicos de las cortezas temporal, parietal y frontal. Estas regiones son claramente diferenciables por su posición cercana a ciertos surcos (como el temporal superior y el frontal inferior) y porque, además, en algunas de estas regiones hay neuronas espejo (principalmente en las áreas de las cortezas parietal y frontal). Si bien en algunas especies falta evidencia sobre algunas regiones y conexiones del sistema (como en los titís y los chimpancés), de modo provisional podemos aceptar que se cumple este criterio.
2. *Criterio de calidad especial.* Los estudios expuestos en el capítulo 1 evidencian que el sistema espejo de los primates es un sistema neural distinguible de otros debido a que está conformado por sectores específicos de las cortezas temporal, parietal y frontal, las cuales tienen conexiones bien definidas: frontal-temporal (FT), temporal-parietal (TP) y frontal-parietal (FP) (Hecht et al., 2013b). En el capítulo 1 vimos que el grupo de Rizzolatti se ha centrado en la identificación de dichas regiones y en la caracterización funcional de las neuronas y del sistema espejo. Esto ha dado lugar a un conjunto significativo de evidencia sobre las propiedades funcionales y las clases de neuronas espejo en los macacos, así como de algunas similitudes funcionales de los sistemas espejo de los primates; sin embargo, no se ha discutido la posibilidad de que dichos sistemas neurales o sus componentes (por ejemplo, las regiones y las neuronas que las conforman) tengan otras propiedades citoarquitectónicas. Esto se debe, en gran medida, a que las investigaciones con titís y chimpancés son escasas. Aquí se han retomado los únicos estudios con estas especies llevados a cabo por Hecht et al. (2013a) y Suzuki et al. (2015), y, aunque partimos de estos para respaldar varios criterios de homología, debe reconocerse que están limitados experimentalmente. Es decir, la evidencia disponible respalda la existencia de un sistema parietofrontal en algunos primates conformado por áreas y conexiones específicas, aunque se requieren más estudios para dar soporte a algunos de los hallazgos que ya se han

realizado. Asimismo, para confirmar que se cumple este criterio hace falta evidencia para determinar: (1) si la citoarquitectura de las cortezas respectivas es relevantemente similar en los primates investigados (titis, macacos, chimpancés y humanos); (2) si las subregiones a las que se alude en las diferentes cortezas son morfológicamente homólogas; y (3) si las neuronas en las regiones que se corresponden son homólogas, o son de distintas clases.

3. *Criterio de continuidad de Remane.* El estudio de Hecht et al. (2013b) mostró que, aunque los sistemas espejo de los primates investigados tienen las mismas conexiones principales, hay algunas diferencias entre ellas que podrían evidenciar ciertas variaciones graduales: (1) la conexión principal en los macacos es la frontal-temporal (FT); (2) en los chimpancés las tres conexiones frontal-temporal (FT), temporal-parietal (TP) y frontal-parietal (FP) son semejantes; (3) en el sistema espejo humano se mantienen las mismas conexiones, aunque también hay conexiones parietales específicas que no se encuentran en las otras especies. Hecht et al. (2013b) propusieron que estas diferencias reflejan cierta gradualidad en los sistemas de los primates, desde el sistema del macaco mayormente centrado en la corteza frontal, pasando por el del chimpancé donde las tres regiones del sistema participan de forma homogénea, hasta el del humano, en el cual destaca la corteza parietal. Para Hecht et al. (2013b), estas diferencias anatómicas también reflejan diferencias funcionales graduales, no obstante, su estudio es único en su tipo, es necesario realizar más estudios e incluir a otras especies como los titís para confirmar estas supuestas diferencias graduales, tanto anatómicas como funcionales.

En síntesis, los tres criterios de homología morfológica primaria cuentan con cierto respaldo empírico, por lo que de forma tentativa podría aceptarse que se cumplen. Sin embargo, es necesario recabar más evidencia para confirmar dicha homología y continuar con el siguiente paso, con la homología morfológica secundaria, la cual consiste en la elaboración del cladograma correspondiente. Para respaldar la hipótesis de homología primaria, considero que podrían desarrollarse algunos experimentos que investiguen lo siguiente:

1. Otras especies de primates también tienen sistemas espejo, los cuales están conformados por las mismas áreas de las cortezas temporal, parietal y frontal. Estos sistemas poseen

conexiones específicas frontal-temporal (FT), temporal-parietal (TP) y frontal-parietal (FP), y tienen neuronas espejo en las cortezas parietal y frontal. Como vimos, únicamente se ha realizado un estudio de esta clase en el que se compararon 3 especies (Hecht et al., 2013b), por lo que podrían llevarse a cabo experimentos similares utilizando la misma técnica, pero incluyendo otras especies que no han sido analizadas. Por ejemplo, no se han investigado las conexiones del sistema espejo del tití.

2. El sistema espejo de los primates tiene otras características citoarquitectónicas que lo diferencian de otros sistemas neurales. Anteriormente mencioné que las investigaciones se han centrado en la especificación de los rasgos funcionales de las neuronas y el sistema espejo, por lo que no se han estudiado otras posibles propiedades anatómicas más allá de las conexiones entre sectores específicos y la identificación de ciertas regiones que los conforman.
3. ¿El sistema espejo de los primates abarca otras regiones fuera de las cortezas temporal, parietal y premotora? En el capítulo 1 expliqué que las investigaciones con macacos mostraron que hay neuronas espejo no tradicionales en áreas que no son parte del sistema espejo [como la corteza motora primaria (M1) y la corteza premotora dorsal (PMd)] y, en los humanos, los estudios con imágenes cerebrales han mostrado actividad durante la observación y la ejecución de acciones en regiones que no son parte del sistema espejo, por ejemplo, el cerebelo y SII (corteza somatosensorial secundaria) (Binkofski et al., 1999; Calvo-Merino et al., 2006; Gatti et al., 2017; Gazzola & Keysers, 2009; Grafton et al., 1996; Grèzes et al., 2003; Leslie et al., 2004). No se ha explorado si tales áreas –y las conexiones que podrían tener con las regiones del sistema espejo– también forman parte del sistema de los primates, o son específicas de los sistemas espejo de cada especie.

B) Homología funcional

Antes de evaluar la hipótesis de homología funcional, es pertinente recordar que la noción de función a la cual me referiré aquí es la de Cummins (1975). De acuerdo con esta propuesta, la función ϕ de un componente x se entiende con relación al sistema s más amplio del cual forma parte y que lleva a cabo una función Ψ (véase la sección 2.4 del capítulo 2). En el caso de las neuronas espejo, estas son componentes del sistema espejo y su función ϕ es la contribución que hacen para llevar a cabo Ψ . De modo semejante, la función del sistema espejo es entendida

con relación al sistema más amplio del cual forma parte. Aquí retomaré esta noción de función combinándola con los planteamientos de García (2014a; 2014b), por lo cual usaré F para referirme a la función del sistema espejo de los primates (que abreviaré como S) y F^* para la función del sistema más amplio (T) del cual forma parte dicho sistema. La discusión aquí estará centrada en cuál puede ser la contribución de F para realizar F^* .

Criterios de homología primaria

1. *Criterio de posición relativa.* En primer lugar, para establecer el criterio de posición relativa debe considerarse que los sistemas espejo del tití, el macaco, el chimpancé y el humano (llamémoslos $S1$, $S2$, $S3$ y $S4$, respectivamente) son sistemas funcionalmente estructurados que llevan a cabo F y que son partes funcionales de otros sistemas más amplios $T1$, $T2$, $T3$ y $T4$ (correspondientes a cada especie de primate) que llevan a cabo F^* . El grupo de Rizzolatti ha sugerido que F es el *reconocimiento de las acciones realizadas por otros*, pero –de acuerdo con lo que he defendido aquí– F es el *control motor de las acciones hechas con la mano o la boca*. Además, en la sección 1.2 expuse que, para aceptar que se cumple este criterio, debe haber ciertas semejanzas en cuanto al modo en que $T1$, $T2$, $T3$ y $T4$ llevan a cabo F^* en los niveles subsistémico e implementacional (García, 2014a; 2014b). Para el caso de los sistemas espejo de los primates, ¿cuáles son dichos sistemas $T1$, $T2$, $T3$ y $T4$ de los cuales son partes funcionales?, ¿qué F^* llevan a cabo dichos sistemas? y ¿qué semejanzas hay en cuanto a la forma en que $T1$, $T2$, $T3$ y $T4$ llevan a cabo F^* a nivel subsistémico e implementacional? Considero que estas preguntas no han recibido atención en la literatura sobre la función del sistema espejo, no obstante, intentaré aproximarme a una posible respuesta partiendo de una de las primeras propuestas del grupo de Rizzolatti.

Como vimos previamente en este capítulo, el grupo de Rizzolatti propuso que, en el macaco, hay varios circuitos parietofrontales que están involucrados en *procesos de transformación sensoriomotora*, es decir, en el procesamiento de inputs sensoriales que se integran con la información motora necesaria para el control y la ejecución de cierta clase de acciones. Uno de estos circuitos en el macaco está conformado por las áreas PF/PFG de la corteza parietal y F5 de la corteza premotora ventral, que actualmente se consideran parte del sistema espejo de dicha especie (Rizzolatti et al., 1998; Rizzolatti &

Luppino, 2001). De acuerdo con Rizzolatti & Sinigaglia (2006), dicho circuito es parte del sistema motor, ya que este no solo está conformado por regiones propiamente motoras sino también por otras como las parietales. En términos funcionales, el circuito PF/PFG-F5 se encarga del procesamiento sensoriomotor que es relevante para funciones motoras como la realización de acciones manuales, así como para “la percepción y el reconocimiento de los actos ajenos, la imitación y las mismas formas de comunicación gestuales o vocales” (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006: 31). Es decir, de acuerdo con esta primera propuesta de Rizzolatti, dos de los componentes del sistema espejo del macaco podrían ser partes funcionales del sistema motor, el cual es un sistema más amplio y cuya función principal (F^*) es la ejecución de las acciones. Si partimos de este planteamiento y debido a la función de *integración sensoriomotora* que realiza, el sistema espejo del macaco podría ser considerado como parte del sistema motor.

Sin embargo, hay dos problemas derivados de esta explicación. En primer lugar, esta fue sugerida para explicar la función de las primeras regiones (PFG y F5) donde se identificaron neuronas espejo en el macaco, por lo que no está claro si todo el sistema espejo como se concibe actualmente (es decir, incluyendo también al surco temporal superior) podría ser parte funcional del sistema motor. En segundo lugar, esta propuesta está restringida para el caso de los macacos y no se ha discutido si todos los sistemas espejo identificados en los primates podrían ser parte de los sistemas motores de cada especie. Esto último es crucial para, posteriormente, poder establecer si hay semejanzas entre los sistemas motores ($T1$, $T2$, $T3$ y $T4$) de los primates –de los cuales podrían ser partes funcionales los sistemas espejo $S1$, $S2$, $S3$ y $S4$ de cada especie de primates donde se han identificado– respecto a la forma en que realizan F^* a nivel subsistémico o implementacional.

En síntesis, la evidencia discutida en este capítulo apunta a que el sistema espejo de los primates (S) lleva a cabo la función (F) de *control motor de las acciones conjuntas*, principalmente de acciones manuales o bucales que involucran la manipulación de objetos entre dos o más agentes. S es parte funcional del sistema motor, el cual es un sistema más amplio (T) y cuya función principal (F^*) es la realización de los movimientos corporales. En este sentido, S contribuye a la realización de ciertas acciones al posibilitar su control mediante la *integración de información sensorial con motora*, tarea que –a su vez– es

llevada cabo en diferentes fases por cada uno de los componentes de S (véase la imagen 4.1): *subsistema sensorial* (S_i), *subsistema sensoriomotor* (S_j) y *subsistema sensoriomotor espejo* (S_k) (cada uno de estos componentes contribuye a la integración a través del procesamiento sensorial en S_i , el primer paso de integración sensoriomotora en S_j y la integración sensoriomotora en S_k). En gran medida, esta propuesta se encuentra respaldada por la evidencia proveniente de los experimentos con macacos, por lo que es necesario darle un mayor soporte mostrando que los sistemas espejo de otros primates ($S1$, $S2$, $S3$ y $S4$) también son parte funcional del sistema motor ($T1$, $T2$, $T3$ y $T4$) de cada especie y llevan a cabo F y F^* de modo semejante.

2. *Criterio de calidad especial.* Anteriormente expliqué que este criterio hace referencia a la especificidad de la función que llevan a cabo los sistemas funcionales o a su complejidad subsistémica y/o implementacional. Para el caso de los sistemas espejo de los primates ($S1$, $S2$, $S3$ y $S4$), la propuesta más aceptada es la del grupo de Rizzolatti, según la cual dicha función es específica (*el reconocimiento de las acciones hechas por otros*) y tales sistemas están conformados por los tres subsistemas funcionales mencionados arriba: *subsistema sensorial* (S_i), *subsistema sensoriomotor* (S_j) y *subsistema sensoriomotor espejo* (S_k) (véase la imagen 4.1). Además, estos subsistemas llevan a cabo funciones determinadas y, en términos implementacionales, estos abarcan el surco temporal superior y ciertos sectores de las cortezas parietal y premotora donde hay neuronas espejo. En síntesis, para el grupo de Rizzolatti, los sistemas espejo de los primates llevan a cabo una función específica y tienen una conformación subsistémica e implementacional semejante. La evidencia con la cual Rizzolatti defiende la supuesta función del sistema espejo de los primates fue expuesta en el capítulo 1 y, de modo general, incluye lo siguiente: (1) estudios con imágenes cerebrales realizados en humanos y chimpancés, los cuales muestran que el sistema espejo se activa durante la observación y la ejecución de acciones, y posee ciertas propiedades funcionales. Por ejemplo, el sistema espejo del humano es sensible a la experiencia sensoriomotora ('efecto contraespejo'), responde a sonidos de acciones y a acciones intransitivas (hechas sin objetos o pantomima), entre otras. Asimismo, el sistema espejo del chimpancé comparte con el del humano la respuesta a la pantomima. (2) Registros de neuronas individuales realizados en macacos y titís en donde se identificaron neuronas espejo que descargan

durante la ejecución y la observación de las mismas acciones, así como neuronas con diversas propiedades funcionales: cuasi espejo, neuronas que responden a acciones hechas con herramientas, a acciones bucales, a sonidos de acciones, etc.

Lo que propongo aquí es que el sistema espejo de los primates (S) tiene una conformación subsistémica e implementacional semejante y lleva a cabo una función específica: *el control motor de las acciones manuales y bucales*. Es decir, considero que los sistemas identificados en los primates tienen ciertas propiedades funcionales y una conformación subsistémica similar, tal como lo sostiene el grupo de Rizzolatti, pero discrepo en cuanto a la atribución de F y respecto a cuál puede ser la contribución de cada subsistema (S_i , S_j y S_k) para que S lleve a cabo F . Previamente expliqué que mi propuesta acerca de la función parte de las primeras investigaciones de Rizzolatti y aquí reitero que esa misma evidencia debe retomarse para darle sustento al criterio de cualidad especial. En concreto, los primeros estudios del grupo de Rizzolatti mostraron que hay tres circuitos parietofrontales que unen ciertos sectores de las cortezas parietal y premotora, uno de estos vincula PFG con F5c, dos de las regiones que son parte del sistema espejo del macaco. Vimos, además, que cada conjunto de neuronas de las áreas parietales y premotoras que conforman estos circuitos (*VIP-F4*, *AIP-F5* y *PFG-F5c*) tiene propiedades sensoriomotoras claramente diferenciables. En síntesis, aunque estos hallazgos son acerca del sistema espejo del macaco, considero que apuntan a que –por lo menos– este sistema tiene características sensoriomotoras y una función específica que lo distinguen de otros que posiblemente existen en regiones análogas de las cortezas parietal y premotora.

Sin embargo, tanto mi propuesta como la de Rizzolatti presentan limitaciones que dificultan el establecimiento pleno de este y de los otros criterios de homología primaria. El principal impedimento para poder sustentar este criterio radica en la heterogeneidad de la evidencia recabada en las especies de primates que han sido estudiadas. En primer lugar, una de las limitaciones de la investigación con chimpancés y títis es que se han realizado pocos experimentos. Por el contrario, en el caso de los humanos, la evidencia sobre el sistema espejo es amplia y ha permitido la identificación de varias propiedades funcionales que parecen respaldar la hipótesis de que este es un sistema funcional distinguible de otros. Y, por último, si bien hay un conjunto extenso de experimentos con macacos, estos se han centrado en el análisis a nivel de las propiedades funcionales de las

neuronas espejo individuales (tradicionales y no tradicionales), pero no del sistema espejo. Además, hay una brecha entre el tipo de evidencia disponible pues, como vimos, se utilizan técnicas diferentes debido a las restricciones éticas y metodológicas para la investigación en el laboratorio con diversas especies. De esto puede concluirse que, aunque hay evidencia con la cual se podría intentar establecer el criterio de cualidad especial, esta consiste en un conjunto significativo de estudios sobre ciertas propiedades funcionales del sistema espejo del humano y del chimpancé; y, en contraste, hay evidencia sobre las propiedades funcionales de las neuronas, pero no del sistema espejo de macacos y titís.

Una forma de resolver el problema de la evidencia heterogénea es la realización de experimentos con varias especies basados en la misma técnica experimental, por ejemplo, los estudios de Hecht et al. (2013a, 2013b) con macacos, chimpancés y humanos que utilizaron técnicas novedosas como FDG-PET e IDT para identificar semejanzas y diferencias funcionales entre los sistemas espejo de estos primates. Igualmente, se han diseñado algunos estudios basados en técnicas que no habían sido utilizadas en los macacos, por ejemplo, Nelissen et al. (2011) usaron fMRI para identificar las regiones activas del sistema espejo de macacos Rhesus durante la observación de acciones. La realización de esta clase de investigaciones es necesaria porque nos permitiría hacer comparaciones más precisas entre los sistemas espejo de los primates.

3. *Criterio de continuidad de Reme*. De acuerdo con el grupo de Rizzolatti, hay ciertas diferencias funcionales entre los sistemas espejo del macaco y del humano que han sido aceptadas comúnmente como evidencia de cierta continuidad gradual entre los sistemas espejo de los primates:
 - a. En primer lugar, los registros mostraron que las neuronas espejo tradicionales del macaco no responden a la observación de acciones manuales o bucales intransitivas (es decir, pantomima o acciones sin objeto)³⁵, mientras que, el sistema espejo humano está activo durante la observación de acciones intransitivas de diferentes clases. Asimismo, el estudio de Hecht et al. (2013a) evidenció que el sistema espejo de los chimpancés

³⁵ Cabe recalcar que algunas neuronas espejo no tradicionales sí responden a acciones intransitivas de otro tipo, por ejemplo, las neuronas espejo de la boca que responden a gestos que tienen cierto valor comunicativo (véase la sección 1.3 del capítulo 1).

responde a la observación de acciones intransitivas como agarres sin objeto.

- b. En segundo lugar, el sistema espejo humano se activa durante la observación de acciones que forman parte de un repertorio motor más amplio, por ejemplo: acciones hechas con distintos efectores y patrones de movimientos complejos. En cambio, las neuronas espejo del macaco descargan principalmente a agarres manuales y bucales.

A partir de estos hallazgos, el grupo de Rizzolatti ha sugerido que la divergencia en las propiedades funcionales refleja una *continuidad gradual* que va desde el sistema espejo del macaco cuya función es el reconocimiento de acciones dirigidas a objetos, pasando por el sistema espejo del chimpancé que posibilita el reconocimiento de acciones transitivas e intransitivas, hasta el sistema espejo humano que es la base del reconocimiento de una variedad de acciones intransitivas y transitivas más complejas o realizadas con distintos efectores (Gallese et al., 2004; Rizzolatti & Craighero, 2004; Rizzolatti & Sinigaglia, 2006). Asimismo, Hecht et al. (2013b) argumentaron que hay una continuidad gradual entre los sistemas espejo del macaco, el chimpancé y el humano basándose tanto en las diferencias funcionales como en las conexiones entre las regiones de dichos sistemas espejo. Sin embargo, como expliqué previamente, Hecht et al. (2013b) y Hecht & Parr (2015) sugirieron que dicha gradualidad se refleja en las diferencias en la capacidad de imitación: los macacos emulan, los chimpancés emulan e imitan y los humanos exhiben imitación verdadera y sobreimitación. De acuerdo con estos autores, la *emulación*, la *imitación verdadera* y la *sobreimitación* se distinguen a partir de los resultados ambientales (las metas de las acciones) y los procedimientos para lograrlos. En la emulación se copia el resultado de la acción, pero no los procedimientos; mientras que en la imitación verdadera se copia tanto el resultado como el procedimiento; en cambio, en la *sobreimitación* se copian procedimientos que son irrelevantes para alcanzar las metas de las acciones (véase la sección 1.3.3 del capítulo 1).

En síntesis, si partimos de las investigaciones de Rizzolatti, podemos identificar cierta gradualidad en la función del sistema espejo de reconocer acciones; sin embargo, también hay otras propuestas que se centran en la capacidad de imitación (Hecht et al., 2013b; Hecht & Parr, 2015). A lo largo de este capítulo he ofrecido varias razones para aceptar que el *control motor* – y no el reconocimiento de las acciones– es la función del

sistema espejo, podemos partir de ahí para reconsiderar el criterio de continuidad conforme lo han propuesto Hecht et al. (2013b) y Hecht & Parr (2015). De acuerdo con estos autores, la gradualidad entre los sistemas espejo de los primates se ve reflejada en las diferencias en cuanto a la capacidad de *imitación*: entre emulación, imitación verdadera y sobreimitación. Recordemos que las acciones conjuntas incluyen a acciones imitativas y no imitativas. Es decir, por lo menos para el caso de las acciones conjuntas imitativas, se ha sugerido que hay diferencias graduales respecto a cómo en las especies de primates con sistemas espejo se lleva a cabo esta función con variaciones en el grado de complejidad, desde la capacidad más simple de emulación hasta la sobreimitación. Es decir, la propuesta de Hecht et al. (2013b) y Hecht & Parr (2015) está en concordancia con la función del sistema espejo (control motor para la realización de acciones conjuntas) que he defendido aquí, por lo cual esta podría adaptarse para explorar de una forma más amplia, las diferencias graduales de los sistemas espejo de varias especies de primates respecto a la realización de acciones conjuntas no imitativas (opuestas y complementarias).

Hasta aquí podemos concluir que los tres criterios de homología funcional primaria tienen cierto respaldo empírico, no obstante, hay algunos aspectos que todavía están sujetos a discusión antes de poder establecer la homología funcional secundaria mediante la elaboración del cladograma correspondiente. Considero que, en gran medida, las dificultades para establecer estos criterios se relacionan con la heterogeneidad de la evidencia y la escasez de estudios en algunas especies de primates. Asimismo, prevalece el debate respecto a la supuesta función de reconocimiento de acciones defendida por Rizzolatti, así como sobre el posible rol de las neuronas o sistema espejo en las capacidades cognitivas de índole social como la teoría de la mente y la empatía (Cook et al., 2014; Gallese et al., 2011; Hickok, 2014). En este capítulo he defendido la función alternativa del sistema espejo de control motor de las acciones hechas con la mano o la boca, e intenté mostrar que a partir de esta función pueden sentarse las bases para el establecimiento de los criterios de homología funcional del sistema espejo de los primates.

4.4 Conclusiones

En la primera parte de este capítulo continué con la discusión esbozada en la sección 3.5, en la cual mostré que la función de *emparejamiento sensoriomotor* atribuida a las neuronas espejo se basa en la congruencia sensoriomotora –la supuesta propiedad fundamental bajo la cual se categorizó a los diferentes tipos de neuronas encontradas en el área F5c del macaco– que está presente con variaciones entre las neuronas espejo, dando lugar al *problema de la congruencia*. Aquí intenté mostrar que, en las mismas regiones del sistema espejo del macaco, se han identificado conexiones y neuronas con propiedades que evidencian que, en general, las neuronas de esta región están involucradas en la *integración sensoriomotora*, la cual contribuye a la función del sistema espejo de control de cierto tipo de acciones manuales y bucales. A diferencia del emparejamiento sensoriomotor propuesto por *HES*, la integración no asume similitud entre la representación de la acción observada y la ejecutada, únicamente implica la combinación de inputs sensoriales con información motora para la realización de diversas acciones. Asimismo, sugerí posibles funciones para las diferentes categorías de neuronas espejo que han sido identificadas en los macacos. En ese sentido, no defendí una función sino varias para cada categoría y mostré que cada una función se relaciona con el ámbito motor. De la función de integración pasé a la discusión sobre la función del sistema espejo y propuse que esta es el *control motor necesario para realizar acciones con la mano y la boca*, principalmente acciones que involucran la participación de dos agentes (acciones conjuntas).

En segundo lugar retomé los criterios de homología morfológica y funcional descritos en el capítulo 1 para evaluar la hipótesis de Rizzolatti según la cual, el sistema espejo es un mecanismo homólogo presente en varias especies de primates. La primera conclusión derivada de este análisis es que, dicho sistema espejo puede ser entendido como un sistema neural morfológicamente homólogo en los primates ya que, de modo tentativo, la evidencia con la que se cuenta actualmente respalda los tres criterios de homología primaria. Sin embargo, para dar mayor sustento a esta homología pueden seguirse algunas de las recomendaciones empíricas que sugerí para recabar la evidencia faltante y atender el problema de la evidencia escasa en ciertas especies, así como el uso heterogéneo de diversas técnicas experimentales. En lo concerniente a la hipótesis de homología funcional, retomé la propuesta de Rizzolatti y la contrasté con otras alternativas. Y, aunque la función de control motor que defendí parece

adaptarse para el análisis de los tres criterios de homología funcional, todavía hay aspectos teóricos y empíricos que deben ser atendidos.

En general, la propuesta que he defendido en este capítulo se basa en una revisión del conjunto de evidencia más amplio con el que contamos (principalmente ofrecí varios argumentos partiendo de los estudios con macacos basados en la técnica de registro de neuronas individuales), por lo que esta puede ser vista como especulativa y debe complementarse con investigaciones que incluyan a otras especies de primates. Esto es necesario para respaldar plenamente todos criterios de homología anatómica y funcional primaria, y así dar paso a la homología secundaria.

Conclusión

En esta tesis mostré que la hipótesis de homología del sistema espejo de los primates propuesta por el grupo de Rizzolatti cuenta con cierto respaldo empírico. La evaluación de dicha hipótesis partió de una exposición de los criterios sugeridos por García (2014a, 2014b), a partir de los cuales distinguí entre homología morfológica y funcional, y evalué ambas homologías por separado en el capítulo 4. Las investigaciones con titís, macacos, chimpancés y humanos muestran que los 3 criterios de homología morfológica primaria se cumplen, aunque con ciertas restricciones empíricas y metodológicas que pueden atenderse siguiendo las recomendaciones esbozadas en la sección 4.3. En cambio, aunque vimos que la homología funcional primaria puede discutirse a partir de la evidencia, todavía prevalece la discusión sobre la función de las neuronas y el sistema espejo. Por esa razón, en el capítulo 3 expuse “el problema de la congruencia” derivado de la hipótesis del emparejamiento sensoriomotor directo (*HES*) defendida por Rizzolatti y sugerí una función alternativa para las neuronas espejo del macaco: *la integración sensoriomotora*. En el capítulo 4 retomé esta función general de integración sensoriomotora y propuse varias funciones específicas para las distintas categorías de neuronas espejo del macaco. De la función de integración de las neuronas pasé al planteamiento de otra posible función para el sistema espejo: el control motor necesario para la realización de acciones opuestas y complementarias.

Mi propuesta acerca de la función tiene como objetivo atender el problema de la congruencia derivado de *HES* para así poder explicar de forma parsimoniosa la evidencia empírica recabada en las investigaciones con macacos. Sin embargo, la atribución de otras posibles funciones – tanto de las neuronas como del sistema espejo– es una cuestión abierta que requiere una discusión más amplia. Aquí he tratado el tema dada su relevancia para la evaluación de la hipótesis de homología funcional, pero no contrasté mi explicación con otras propuestas alternativas sobre la función, por ejemplo, algunas sugeridas por el grupo de Rizzolatti, como la simulación y la preparación motora (véase la sección 3.1). Para que la discusión futura sobre funciones alternativas sea fructífera, debe partir de una noción específica de ‘función’ como la que he expuesto en el capítulo 2.

Por otro lado, una limitación de mi investigación concierne a la evidencia empírica. Para la evaluación de la hipótesis de homología retomé dos grupos significativos de estudios con macacos y humanos, porque ambas especies han sido ampliamente estudiadas. En general,

vimos que hay un contraste entre los primates investigados: los registros de neuronas espejo se han realizado con macacos y títes, mientras que, en los chimpancés y los humanos se han identificado las áreas que conforman el sistema espejo mediante técnicas de imágenes cerebrales. Esta divergencia experimental obedece a las restricciones éticas de los procedimientos altamente invasivos; sin embargo, pueden diseñarse y realizarse investigaciones con técnicas como las imágenes con tensor de difusión (IDT) utilizadas por Hecht et al. (2013b) que, al ser poco invasivas, pueden implementarse en varias especies de primates, incluyendo aquellos donde no se ha mostrado la presencia de neuronas o un sistema espejo. Aunque esta limitación es meramente circunstancial, debe atenderse para corroborar la existencia de un sistema espejo homólogo en tales especies de primates.

Asimismo, la propuesta acerca de la función que defendí en los capítulo 3 y 4 representa un intento por explicar los hallazgos acerca de la variedad de propiedades sensoriomotoras de los distintos grupos de neuronas espejo, no obstante, algunos de los planteamientos desarrollados permanecen como especulativos en la medida en que retomé únicamente los resultados de los experimentos con macacos. Para que mi explicación cuente con un mayor sustento, se requiere confirmar que hay neuronas espejo en otros primates y que estas llevan a cabo la función de emparejamiento. Adicionalmente debe corroborarse que el sistema espejo de los primates tiene como función principal el control motor. Además de estas limitaciones empíricas, hay algunas cuestiones abiertas cuyo abordaje podría tener implicaciones en nuestra comprensión del origen evolutivo del sistema espejo de los primates. Expondré brevemente tales cuestiones en lo que resta de esta conclusión.

En esta tesis revisé la hipótesis de homología del sistema espejo de primates, el cual abarca ciertas áreas de las cortezas temporal, parietal y premotora; sin embargo, se ha propuesto que en otras especies podrían existir sistemas de tipo espejo en otras regiones y relacionados con otra clase de funciones. Por ejemplo, Prather et al. (2008) registraron un conjunto de neuronas en la región HVCx del prosencéfalo de gorriones pantaneros (*Melospina georgiana*) y capuchinos del Japón (*Lonchatura striata domestica*). Estas neuronas fueron consideradas “espejo” porque descargaban cuando el pájaro producía un canto específico y cuando escuchaba ese canto u otro similar realizado por otro pájaro. Prather et al. (2008) sugirieron que estas neuronas tienen una función semejante a la “selección de acciones” que ha sido atribuida a las neuronas espejo de los primates (Hickok, 2014), es decir, permiten que el pájaro *identifique* un

canto al escucharlo y sea capaz de reproducirlo inmediatamente, facilitando así el aprendizaje vocal.

Igualmente, estudios más recientes han explorado la posible presencia de neuronas semejantes a las espejo en el cerebro de los roedores. Por ejemplo, Carrillo et al. (2019) identificaron un grupo de neuronas en el cíngulo anterior (área 24) de las ratas, las cuales se activaban cuando la rata era expuesta a un estímulo que le producía dolor y cuando observaba a otra rata bajo esa misma condición. Carrillo et al. (2019) argumentaron que estas neuronas podrían jugar un rol en capacidades vinculadas con el reconocimiento de los estados emocionales, como la empatía y el contagio emocional. Una investigación publicada en 2021 utilizó microelectrocorticografía para analizar un grupo de neuronas en la corteza motora de los ratones con propiedades sensoriomotoras semejantes a las espejo de los macacos (Viaro et al., 2021). Tales neuronas espejo respondían durante la realización de acciones y al observar la misma acción realizada por otro ratón, por lo cual, Viaro et al. (2021) concluyeron que los mecanismos de tipo espejo podrían estar presentes en otras especies filogenéticamente distantes de los primates y sus funciones cognitivas posiblemente son compartidas y más simples de lo que se ha supuesto.

Esta clase de estudios que contemplan una mayor diversidad de especies puede tener implicaciones para tratar de entender el origen evolutivo de mecanismos espejo o de tipo espejo presentes en varias especies y vinculados con diferentes funciones cognitivas. El único artículo donde se ha abordado este problema es el de Tramacere et al. (2017), no obstante, los últimos hallazgos sobre las neuronas espejo de los roedores deben incluirse para ampliar la discusión sobre las ventajas evolutivas de un mecanismo de este tipo, su función cognitiva y su posible presencia en especies como aves, roedores y primates.

Otra cuestión abierta tiene que ver con las acciones conjuntas. De modo general defendí que el control motor realizado por el sistema espejo de los primates es necesario para la realización de acciones conjuntas (imitativas o no imitativas) comunes en el ámbito social, pero no expliqué detalladamente los distintos tipos de acciones conjuntas y cómo podrían ser llevadas a cabo través del sistema espejo y sus componentes. Por ejemplo, se han propuesto diversos modelos acerca de las acciones conjuntas y cómo las neuronas espejo podrían contribuir de diferente modo a aspectos como la coordinación, la predicción de los movimientos realizados por otros, la selección de acciones y otros procesos motores (Bekkering et al., 2009; Galantucci

& Sebanz, 2009; Knoblich & Jordan, 2002; Kokal et al., 2009; Pezzulo, 2013; Sartori, 2016; Sartori et al., 2013; Sartori & Betti, 2015; Sebanz & Knoblich, 2009; Vesper et al., 2017). De igual modo, vimos que el sistema espejo podría dar soporte a las acciones conjuntas imitativas, pero no expliqué cómo se diferencia esta propuesta de otras relacionadas con la imitación que han sido defendidas por el grupo de Rizzolatti (por ejemplo: Iacoboni, 2009a, 2009b, 2005; Iacoboni et al., 1999). Para finalizar, el estudio de las acciones ha cobrado relevancia no solo en la neurociencia y en la ciencia cognitiva en general, sino también en propuestas naturalistas en la filosofía (por ejemplo: Nanay, 2013). En especial, las acciones conjuntas han empezado a investigarse recientemente y constituyen un área fértil en la filosofía de la mente y la ciencia cognitiva (por ejemplo: Butterfill, 2016; Pacherie, 2011). Lo que he propuesto en esta tesis se suma al interés creciente en las acciones conjuntas y en el posible origen evolutivo de esta y otras capacidades cognitivas de índole social.

Referencias

- Abouheif, E. (1999). Establishing homology criteria for regulatory gene networks: prospects and challenges. En *Homology*, Wiley (Novartis Foundation Symposium 222), 207–225.
- Allen, C. (2010). Mirror, mirror in the brain, what's the monkey stand to gain? *Noûs*, 44(2), 372-391.
- Arbib, M. A. (2005). From monkey-like action recognition to human language: An evolutionary framework for neurolinguistics. *Behavioral and brain sciences*, 28(2), 105-124.
- Arendt, J., & Reznick, D. (2008). Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation? *Trends in Ecology & Evolution*, 23(1), 26-32.
- Aziz-Zadeh, L. et al. (2004). Left hemisphere motor facilitation in response to manual action sounds. *European Journal of Neuroscience*, 19(9), 2609-2612.
- Bach, P. et al. (2014). The affordance-matching hypothesis: how objects guide action understanding and prediction. *Frontiers in human neuroscience*, 8, 254.
- Bailey, P. et al. (1950). *The isocortex of the chimpanzee*. Urbana, Illinois: The University of Illinois
- Baker, B. et al. (2021). *A Philosophical Understanding of Representation for Neuroscience* [manuscrito en preparación]. arXiv.org Cornell University.
- Bechtel, W. (2001). Representations: From neural systems to cognitive systems. En W. Bechtel, P. Mandik, J. Mundale, & R. S. Stufflebeam (eds.), *Philosophy and the neurosciences: A reader* (pp. 332- 348). Basil Blackwell.
- Bechtel, W. (2016). Investigating neural representations: the tale of place cells. *Synthese*, 193(5), 1287-1321.
- Bekkering, H. et a. (2009). Joint action: Neurocognitive mechanisms supporting human interaction. *Topics in Cognitive Science*, 1(2), 340-352.
- Binder, E. et al. (2017). Lesion evidence for a human mirror neuron system. *Cortex*, 90, 125-137.
- Binkofski, F., et al. (1999). A fronto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence from an fMRI-study. *European Journal of Neuroscience*, 11(9), 3276-3286.
- Blakemore, S. J., & Decety, J. (2001). From the perception of action to the understanding of intention. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(8), 561-567.
- Bogdan, R. (1986). *Belief: Form, Content, and Function*. Oxford University Press.

- Bonini, L. et al. (2010). Ventral premotor and inferior parietal cortices make distinct contribution to action organization and intention understanding. *Cerebral Cortex*, 20(6), 1372-1385.
- Bonini, L. et al. (2014a). Space-dependent representation of objects and other's action in monkey ventral premotor grasping neurons. *Journal of Neuroscience*, 34(11), 4108-4119.
- Bonini, L. et al. (2014b). Ventral premotor neurons encoding representations of action during self and others' inaction. *Current Biology*, 24(14), 1611-1614.
- Bonini, L., & Ferrari, P. F. (2011). Evolution of mirror systems: a simple mechanism for complex cognitive functions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1225(1), 166.
- Bowers, J. S. (2009). On the biological plausibility of grandmother cells: implications for neural network theories in psychology and neuroscience. *Psychological review*, 116(1), 220- 251.
- Brass, M. et al. (2007). Investigating action understanding: inferential processes versus action simulation. *Current Biology*, 17(24), 2117-2121.
- Bratman, M. E. (2014). *Shared agency: A planning theory of acting together*. Oxford University Press.
- Brette, R. (2019). Is coding a relevant metaphor for the brain? *Behavioral and Brain Sciences*, 42.
- Breviglieri, R. et al. (2019). Neurons modulated by action execution and observation in the macaque medial parietal cortex. *Current Biology*, 29 (7), 1218-1225.
- Brown, c. (2016). Narrow mental content. En E. N. Zalta (ed.), *The Stanford encyclopedia of philosophy*. <https://plato.stanford.edu/entries/content-narrow/>
- Buccino, G. et al. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, 13(2), 400-404.
- Buccino, G. et al. (2004a). Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspicuous: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(1), 114-126.
- Buccino, G. et al. (2004b). Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study. *Neuron*, 42(2), 323-334.
- Butterfill, S. (2016). Joint action: A minimalist approach. En J. Kiverstein (ed.), *The Routledge Handbook of Philosophy of the Social Mind* (pp. 373-385). Routledge.
- Butterfill, S. A., & Sebanz, N. (2011). Joint action: What is shared? *Review of Philosophy and Psychology*, 2(2), 137-146.

- Caggiano, V. et al. (2009). Mirror neurons differentially encode the peripersonal and extrapersonal space of monkeys. *Science*, 324(5925), 403-406.
- Caggiano, V. et al. (2011). View-based encoding of actions in mirror neurons of area f5 in macaque premotor cortex. *Current Biology*, 21(2), 144-148.
- Caggiano, V. et al. (2012). Mirror neurons encode the subjective value of an observed action. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(29), 11848-11853.
- Calvo-Merino, B. et al. (2005). Action observation and acquired motor skills: an fMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, 15(8), 1243-1249.
- Calvo-Merino, B. et al. (2006). Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Current Biology*, 16(19), 1905-1910.
- Campbell, M. E., & Cunnington, R. (2017). More than an imitation game: Top-down modulation of the human mirror system. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 75, 195-202.
- Carrillo, M. et al. (2019). Emotional mirror neurons in the rat's anterior cingulate cortex. *Current Biology*, 29(8), 1301-1312.
- Caspers, S., et al. (2010). ALE meta-analysis of action observation and imitation in the human brain. *Neuroimage*, 50(3), 1148-1167.
- Cattaneo, L. et al. (2007). Impairment of actions chains in autism and its possible role in intention understanding. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(45), 17825-17830.
- Cattaneo, L. et al. (2009). Representation of goal and movements without overt motor behavior in the human motor cortex: a transcranial magnetic stimulation study. *Journal of Neuroscience*, 29(36), 11134-11138.
- Catmur, C. et al. (2007). Sensorimotor learning configures the human mirror system. *Current Biology*, 17(17), 1527-1531.
- Catmur, C. et al. (2011). Making mirrors: premotor cortex stimulation enhances mirror and counter-mirror motor facilitation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(9), 2352-2362.
- Churchland, P. S. (2011). *Braintrust*. Princeton University Press.
- Cisek, P., & Kalaska, J. F. (2004). Neural correlates of mental rehearsal in dorsal premotor cortex. *Nature*, 431(7011), 993-996.

- Cook, R. (2012). The ontogenetic origins of mirror neurons: evidence from ‘tool-use’ and ‘audiovisual’ mirror neurons. *Biology Letters*, 8, 856–859.
- Cook, R. et al. (2014). Mirror neurons: from origin to function. *Behavioral and Brain Sciences*, 37(2), 177-192.
- Cook, R., & Bird, G. (2013). Do mirror neurons really mirror and do they really code for action goals? *Cortex*, 49(10), 2944-2945.
- Cross, E. S. et al. (2006). Building a motor simulation de novo: observation of dance by dancers. *Neuroimage*, 31(3), 1257-1267.
- Cummins, R. (1975). Functional Analysis. *The Journal of Philosophy*, 72(20), 741-765.
- deCharms, R. C., & Zador, A. (2000). Neural representation and the cortical code. *Annual Review of Neuroscience*, 23(1), 613-647.
- De la Rosa, S. et al. (2016). fMRI adaptation between action observation and action execution reveals cortical areas with mirror neuron properties in human BA 44/45. *Frontiers in Human Neuroscience*, 10 (78).
- de Pinna, M.G.G. (1991). Concepts and Tests of Homology in the Cladistic Paradigm. *Cladistics*, 7(4), 367–394.
- Di Pellegrino, G. et al. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental brain research*, 91(1), 176-180.
- Dietrich, E. (2007). Representation. En D. M. Gabbay, J. Woods, & P. Thagard, *Philosophy of psychology and cognitive science* (pp. 1-29). North-Holland.
- Dinstein, I. et al. (2007). Brain areas selective for both observed and executed movements. *Journal of Neurophysiology*, 98(3), 1415-1427.
- Dushanova, J., & Donoghue, J. (2010). Neurons in primary motor cortex engaged during action observation. *European Journal of Neuroscience*, 31(2), 386-398.
- Egan, F. (2012). Representationalism. En E. Margolis, R. Samuels, & S. Stich (eds.), *The Oxford Handbook of Philosophy and Cognitive Science*. Oxford University Press.
- Fadiga, L. et al. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *Journal of neurophysiology*, 73(6), 2608-2611.
- Ferrari, P. F. et al. (2003). Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *European Journal of Neuroscience*, 17(8), 1703-1714.

- Ferrari, P. F. et al. (2005). Mirror neurons responding to observation of actions made with tools in monkey ventral premotor cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(2), 212-226.
- Ferrari, P. F., & Gallese, V. (2007). Mirror neurons and intersubjectivity. En S. Bråten (ed.), *On being moved: From mirror neurons to empathy* (Vol. 68) (pp. 73- 88). John Benjamins Publishing.
- Fogassi, L. et al. (1996). Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). *Journal of neurophysiology*, 76(1), 141-157.
- Fogassi, L. et al. (2005). Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science*, 308(5722), 662-667.
- Frenkel-Toledo, S. et al. (2016). Dysfunction of the human mirror neuron system in ideomotor apraxia: evidence from mu suppression. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 28(6), 775-791.
- Fujii, N. et al. (2007). Dynamic social adaptation of motion-related neurons in primate parietal cortex. *PloS one*, 2(4).
- Galantucci, B., & Sebanz, N. (2009). Joint action: current perspectives. *Topics in Cognitive Science*, 1(2), 255-259.
- Gallese, V. (2001). The 'shared manifold' hypothesis. From mirror neurons to empathy. *Journal of consciousness studies*, 8(5-6), 33-50.
- Gallese, V. (2009). Mirror neurons, embodied simulation, and the neural basis of social identification. *Psychoanalytic dialogues*, 19(5), 519-536.
- Gallese, V. et al. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 119(2), 593-609.
- Gallese, V. et al. (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends in cognitive sciences*, 8(9), 396-403.
- Gallese, V. et al. (2007). Intentional attunement: Mirror neurons and the neural underpinnings of interpersonal relations. *Journal of the American psychoanalytic Association*, 55(1), 131-175.
- Gallese, V. et al. (2011). Mirror neuron forum. *Perspectives on Psychological Science*, 6(4), 369-407.
- Gallese, V., & Goldman, A. (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in cognitive sciences*, 2(12), 493-501.
- Gallese, V., & Umiltà, M. A. (2006). Cognitive continuity in primate social cognition. *Biological Theory*, 1(1), 25.

- García, C. L. (2014a). La homología de sistemas cognitivos: el caso del reconocimiento de caras en primates humanos y no humanos. En P. King, J. González & E. González (coords.), *Ciencias cognitivas: entre la cooperación y la integración*. UAQ- MA Porrúa.
- García, C. L. (2014b). Funciones y homología funcional en las ciencias cognitivas. *Crítica*, 46(137), 3-36.
- Gatti, R. et al. (2017). The effect of action observation/execution on mirror neuron system recruitment: an fMRI study in healthy individuals. *Brain Imaging and Behavior*, 11(2), 565-576.
- Gazzola, V. et al. (2006). Empathy and the somatotopic auditory mirror system in humans. *Current Biology*, 16(18), 1824-1829.
- Gazzola, V. et al. (2007). The anthropomorphic brain: the mirror neuron system responds to human and robotic actions. *Neuroimage*, 35(4), 1674-1684.
- Gazzola, V., & Keysers, C. (2009). The observation and execution of actions share motor and somatosensory voxels in all tested subjects: single-subject analyses of unsmoothed fMRI data. *Cerebral Cortex*, 19(6), 1239-1255.
- Gessell, B. et al. (2021). Multivariate pattern analysis and the search for neural representations. *Synthese*, 1-21.
- Giese, M. A., & Poggio, T. (2003). Neural mechanisms for the recognition of biological movements. *Nature Reviews Neuroscience*, 4(3), 179-192.
- Giret, N. et al. (2017). Neural mechanisms of vocal imitation: the role of sleep replay in shaping mirror neurons. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 77, 58-73.
- Grafton, S. T. et al. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. *Experimental Brain Research*, 112(1), 103-111.
- Grèzes, J. et al. (2003). Activations related to “mirror” and “canonical” neurons in the human brain: an fMRI study. *Neuroimage*, 18(4), 928-937.
- Hall, B. K. (2007). Homoplasmy and Homology: Dichotomy or Continuum? *Journal of Human Evolution*, 52, 473-479.
- Hamilton, A. F. C., & Grafton, S. T. (2006). Goal representation in human anterior intraparietal sulcus. *Journal of Neuroscience*, 26(4), 1133-1137.
- Hecht, E. E. et al. (2013a). Differences in neural activation for object-directed grasping in chimpanzees and humans. *Journal of Neuroscience*, 33(35), 14117-14134.

- Hecht, E. E. et al. (2013b). Process versus product in social learning: comparative diffusion tensor imaging of neural systems for action execution–observation matching in macaques, chimpanzees, and humans. *Cerebral Cortex*, 23(5), 1014-1024.
- Hecht, E. E., & Parr, L. A. (2015). The chimpanzee mirror system and the evolution of frontoparietal circuits for action observation and social learning. En P. F. Ferrari & G. Rizzolatti (eds.), *New Frontiers in Mirrors Neurons Research* (pp. 153- 181), Oxford University Press.
- Hennig, W. (1950). *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press.
- Heyes, C. (2010a). Where do mirror neurons come from? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 34(4), 575-583.
- Heyes, C. (2010b). Mesmerising mirror neurons. *Neuroimage*, 51(2), 789-791.
- Heyes, C. (2013). A new approach to mirror neurons: developmental history, system-level theory and intervention experiments. *Cortex*, 49(10), 2946-2948.
- Heyes, C. (2014). Tinbergen on mirror neurons. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1644).
- Heyes, C., & Catmur, C. (2021). What happened to mirror neurons? *Perspectives On Psychological Science*, 1-16.
- 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.
- Hickok, G. (2013). Do mirror neurons subserve action understanding? *Neuroscience Letters*, 540, 56-58.
- Hickok, G. (2014). *The myth of mirror neurons: the real neuroscience of communication and cognition*. WW Norton & Company.
- Hickok, G., & Hauser, M. (2010). (Mis) understanding mirror neurons. *Current Biology*, 20(14), R593-R594.
- Hickok, G., & Sinigaglia, C. (2013). Clarifying the role of the mirror system. *Neuroscience Letters*, (540), 62-66.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of physiology*, 160(1), 106-154.

- Iacoboni, M. (2005). Neural mechanisms of imitation. *Current opinion in neurobiology*, 15(6), 632-637.
- Iacoboni, M. (2009a). *Las neuronas espejo: Empatía, neuropolítica, autismo, imitación, o de cómo entendemos a los otros*. Katz Editores.
- Iacoboni, M. (2009b). Imitation, empathy, and mirror neurons. *Annual Review of Psychology*, 60, 653-670.
- Iacoboni, M. et al. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *science*, 286(5449), 2526-2528.
- Iacoboni, M. et al. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *PLoS Biology*, 3(3).
- Iacoboni, M., & Dapretto, M. (2006). The mirror neuron system and the consequences of its dysfunction. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(12), 942.
- Ishida, H. et al. (2010). Shared mapping of own and others' bodies in visuotactile bimodal area of monkey parietal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(1), 83-96.
- Jacob, P. (2008). What do mirror neurons contribute to human social cognition? *Mind & Language*, 23(2), 190-223.
- Jacob, P. (2009a). A philosopher's reflections on the discovery of mirror neurons. *Topics in cognitive science*, 1(3), 570-595.
- Jacob, P. (2009b). The tuning-fork model of human social cognition: a critique. *Consciousness and Cognition*, 18(1), 229-243.
- Jacob, P. (2013). How from action-mirroring to intention-ascription? *Consciousness and Cognition*, 22(3), 1132-1141.
- Jelsone-Swain, L. et al. (2015). Action processing and mirror neuron function in patients with amyotrophic lateral sclerosis: an fMRI study. *PLoS One*, 10(4).
- Keysers, C. et al. (2003). Audiovisual mirror neurons and action recognition. *Experimental Brain Research*, 153(4), 628-636.
- Keysers, C., & Gazzola, V. (2006). Towards a unifying neural theory of social cognition. *Progress in brain research*, 156, 379-401.
- Keysers, C., & Gazzola, V. (2009). Expanding the mirror: vicarious activity for actions, emotions, and sensations. *Current opinion in neurobiology*, 19(6), 666-671.

- Kiely, K. M. (2014). Cognitive Function. En A.C. Michalos (ed.), *Encyclopedia of quality of life and well-being research* (2014 ed.).
https://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007%2F978-94-007-0753-5_426
- Kilner, J. M. et al. (2009). Evidence of mirror neurons in human inferior frontal gyrus. *Journal of Neuroscience*, 29(32), 10153-10159.
- Knoblich, G., & Jordan, J. S. (2002). The mirror system and joint action. En M. Stamenov & V. Gallese, V. (eds.), *Mirror neurons and the evolution of brain and language* (Vol. 42) (pp. 115- 124). John Benjamins Publishing.
- Köhler, E. et al. (2002). Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science*, 297(5582), 846-848.
- Kokal, I. et al. (2009). Acting together in and beyond the mirror neuron system. *Neuroimage*, 47(4), 2046-2056.
- Kraskov, A. et al. (2009). Corticospinal neurons in macaque ventral premotor cortex with mirror properties: a potential mechanism for action suppression? *Neuron*, 64(6), 922-930.
- Leslie, K. R. et al. (2004). Functional imaging of face and hand imitation: towards a motor theory of empathy. *Neuroimage*, 21(2), 601-607.
- Lingnau, A et al. (2009). Asymmetric fMRI adaptation reveals no evidence for mirror neurons in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24), 9925-9930.
- Lui, F. et al. (2008). Neural substrates for observing and imagining non-object-directed actions. *Social Neuroscience*, 3(3-4), 261-275.
- Luppino, G., & Rizzolatti, G. (2000). The organization of the frontal motor cortex. *Physiology*, 15(5), 219-224.
- Maranesi, M. et al. (2013). Monkey gaze behaviour during action observation and its relationship to mirror neuron activity. *European Journal of Neuroscience*, 38(12), 3721-3730.
- Maranesi, M. et al. (2017). Spatial and viewpoint selectivity for others' observed actions in monkey ventral premotor mirror neurons. *Scientific Reports*, 7(1), 1-7.
- Millikan, R. G. (1984). *Language, thought, and other biological categories: New foundations for realism*. MIT press.
- Millikan, R. G. (1989). In defense of proper functions. *Philosophy of science*, 56(2), 288-302.

- Millikan, R. G. (1990). Compare and contrast Dretske, Fodor, and Millikan on teleosemantics. *Philosophical Topics*, 18(2), 151-161.
- Millikan, R. G. (1995). Pushmi-pullyu representations. *Philosophical perspectives*, 9, 185-200.
- Millikan, R. G. (2001). What has Natural Information to do with Intentional Representation? 1. *Royal Institute of Philosophy Supplements*, 49, 105-125.
- Millikan, R. G. (2020). Neuroscience and teleosemantics. *Synthese*, 1-9.
- Molenberghs, P. et al. (2009). Is the mirror neuron system involved in imitation? A short review and meta-analysis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 33(7), 975-980.
- Molenberghs, P. et al. (2012). Brain regions with mirror properties: a meta-analysis of 125 human fMRI studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(1), 341-349.
- Mukamel, R. et al. (2010). Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. *Current Biology*, 20(8), 750-756.
- Murata, A. et al. (1997). Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, 78(4), 2226-2230.
- Murata, A., & Ishida, H. (2007). Representation of bodily self in the multimodal parieto-premotor network. In S. Funahashi, S. (ed.), *Representation and brain* (pp. 151-176), Springer.
- Nanay, B. (2013). *Between perception and action*. Oxford University Press.
- Negri, G. A. et al. (2007). What is the role of motor simulation in action and object recognition? Evidence from apraxia. *Cognitive Neuropsychology*, 24(8), 795-816.
- Nelissen, K. et al. (2011). Action observation circuits in the macaque monkey cortex. *Journal of Neuroscience*, 31(10), 3743-3756.
- Newman-Norlund, R. D. et al. (2007a). The mirror neuron system is more active during complementary compared with imitative action. *Nature Neuroscience*, 10(7), 817-818.
- Newman-Norlund, R. D. et al. (2007b). Exploring the brain basis of joint action: co-ordination of actions, goals and intentions. *Social Neuroscience*, 2(1), 48-65.
- Newman-Norlund, R. D. et al. (2008). Anatomical substrates of cooperative joint-action in a continuous motor task: virtual lifting and balancing. *Neuroimage*, 41(1), 169-177.
- Oberman, L. M. et al. (2005). EEG evidence for mirror neuron dysfunction in autism spectrum disorders. *Cognitive Brain Research*, 24(2), 190-198.

- Oberman, L. M., & Ramachandran, V. S. (2007). The simulating social mind: the role of the mirror neuron system and simulation in the social and communicative deficits of autism spectrum disorders. *Psychological bulletin*, *133*(2), 310.
- Ocampo, B., & Kritikos, A. (2011). Interpreting actions: The goal behind mirror neuron function. *Brain Research Reviews*, *67*(1-2), 260-267.
- O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map: Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, *34*, 171–175.
- Orban, G. A. (2015). The mirror system in human and nonhuman primates: Comparative functional imaging studies suggest multiple systems. En P. F. Ferrari & G. Rizzolatti (eds.), *New Frontiers in Mirrors Neurons Research* (pp. 116-137), Oxford University Press.
- Pacherie, E. (2011). Framing joint action. *Review of Philosophy and Psychology*, *2*(2), 173-192.
- Pacherie, E., & Dokic, J. (2006). From mirror neurons to joint actions. *Cognitive Systems Research*, *7*(2-3), 101-112.
- Parr, L. A. et al. (2009). Face processing in the chimpanzee brain. *Current Biology*, *19*(1), 50-53.
- Pezzulo, G. (2013). Studying mirror mechanisms within generative and predictive architectures for joint action. *Cortex*, *49*, 2968-2969.
- Piccinini, G. (2012). Computationalism. En E. Margolis, R. Samuels, & S. Stich (eds.), *The Oxford Handbook of Philosophy and Cognitive Science*. Oxford University Press.
- Piccinini, G. (2018). Computation and representation in cognitive neuroscience. *Minds and Machines*, *28*(1), 1-6.
- Pitt, D. (2020). Mental representation. En E. N. Zalta (ed.), *The Stanford encyclopedia of philosophy*. <https://plato.stanford.edu/entries/mental-representation/>
- Plata-Bello, J. et al. (2017). The mirror neuron system in relapsing remitting multiple sclerosis patients with low disability. *Brain Topography*, *30*(4), 548-559.
- Pomper, J. K. et al. (2015). New properties of F5 mirror neurons and their implication for response selection. En P. F. Ferrari & G. Rizzolatti (eds.), *New Frontiers in Mirrors Neurons Research* (pp. 39- 57), Oxford University Press.
- Prather, J. F. et al. (2008). Precise auditory–vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. *Nature*, *451*(7176), 305-310.

- Prather, J. F., & Mooney, R. (2015). Mirror neurons in the songbird brain: A neural interface for learned vocal communication. En P. F. Ferrari & G. Rizzolatti (eds.), *New Frontiers in Mirrors Neurons Research* (pp. 182- 197), Oxford University Press.
- Remane, A. (1952). *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Akademische Verlags Gesellschaft.
- Rizzolatti, G. et al. (1981). Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys. I. Somatosensory responses. *Behavioural brain research*, 2(2), 125-146.
- Rizzolatti, G. et al. (1987). Neurons related to goal-directed motor acts in inferior area 6 of the macaque monkey. *Experimental Brain Research*, 67(1), 220-224.
- Rizzolatti, G. et al. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. *Experimental brain research*, 71(3), 491-507.
- Rizzolatti, G. et al. (1996a). Localization of grasp representations in humans by PET: 1. Observation versus execution. *Experimental Brain Research*, 111(2), 246-252.
- Rizzolatti, G. et al. (1996b). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3(2), 131-141.
- Rizzolatti, G., et al. (1998). The organization of the cortical motor system: new concepts. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 106(4), 283-296.
- Rizzolatti, G., & Arbib, M. A. (1998). Language within our grasp. *Trends in neurosciences*, 21(5), 188-194.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 169-192.
- Rizzolatti, G., & Fabbri-Destro, M. (2008). The mirror system and its role in social cognition. *Current opinion in neurobiology*, 18(2), 179-184.
- Rizzolatti, G., & Fogassi, L. (2014). The mirror mechanism: recent findings and perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1644), 1-12.
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, 31(6), 889-901.
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2006). *Las neuronas espejo. Los mecanismos de la empatía emocional*. Paidós.
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2010). The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: interpretations and misinterpretations. *Nature reviews neuroscience*, 11(4), 264-274.

- Rizzolatti, G., & Vozza, L. (2007). *Nella mente degli altri. Neuroni specchio e comportamento sociale*. Zanichelli Editore IT.
- Rochat, M. J. et al. (2010). Responses of mirror neurons in area F5 to hand and tool grasping observation. *Experimental Brain Research*, 204(4), 605-616.
- Rowlands et al. (2020). Externalism about the mind. En E. N. Zalta (ed.), *The Stanford encyclopedia of philosophy*. <https://plato.stanford.edu/entries/content-externalism/>
- Roy, E. (2013). Cognitive Function. En M.D. Gellman & J. R. Turner (eds.), *Encyclopedia of behavioral medicine* (ed. 2013).
https://link.springer.com/referenceworkentry/10.1007%2F978-1-4419-1005-9_1117
- Rozzi, S. et al. (2008). Functional organization of inferior parietal lobule convexity in the macaque monkey: electrophysiological characterization of motor, sensory and mirror responses and their correlation with cytoarchitectonic areas. *European Journal of Neuroscience*, 28(8), 1569-1588.
- Sakata, H. et al. (1995). Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cerebral Cortex*, 5(5), 429-438.
- Sartori, L. (2016). Complementary Actions. En S. S. Obhi & E. S. Cross (eds.), *Shared representations: Sensorimotor foundations of social life* (pp. 392- 416). Cambridge University Press.
- Sartori, L. et al. (2013). When mirroring is not enough: that is, when only a complementary action will do (the trick). *Neuroreport*, 24(11), 601-604.
- Sartori, L., & Betti, S. (2015). Complementary actions. *Frontiers in psychology*, 6, 557.
- Sebanz, N. et al. (2006). Joint action: bodies and minds moving together. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(2), 70-76.
- Sebanz, N., & Knoblich, G. (2009). Prediction in joint action: What, when, and where. *Topics in Cognitive Science*, 1(2), 353-367.
- Shapiro, L. (2009). Making sense of mirror neurons. *Synthese*, 167(3), 439-456.
- Shea, N. (2018). *Representation in cognitive science*. Oxford University Press.
- Sinigaglia, C. (2013). What type of action understanding is subserved by mirror neurons? *Neuroscience letters*, 540, 59-61.

- Smortchkova, J., Dołrega, K., & Schlicht, T. (2020). Introduction. En J. Smortchkova, K. Dołrega, & T. Schlicht (eds.), *What are Mental Representations?* (pp. 1-25). Oxford University Press.
- Striedter, G. F., & Northcutt, G. R. (1991). Biological Hierarchies and the Concept of Homology. *Brain, Behavior and Evolution*, 38(4-5), 177–189.
- Sullivan, J. A. (2010). A role for representation in cognitive neurobiology. *Philosophy of Science*, 77(5), 875-887.
- Suzuki, W. et al. (2015). Mirror neurons in a new world monkey, common marmoset. *Frontiers in neuroscience*, 9 (459).
- Talbot, S. A., & Marshall, W. H. (1941). Physiological studies on neural mechanisms of visual localization and discrimination. *American Journal of Ophthalmology*, 24(11), 1255-1264.
- Tkach, D. et al. (2007). Congruent activity during action and action observation in motor cortex. *Journal of Neuroscience*, 27(48), 13241-13250.
- Thomson, E., & Piccinini, G. (2018). Neural representations observed. *Minds and Machines*, 28(1), 191-235.
- Tramacere, A. et al. (2017). Mirror neurons in the tree of life: mosaic evolution, plasticity and exaptation of sensorimotor matching responses. *Biological Reviews*, 92(3), 1819-1841.
- Turella, L. et al. (2009). Mirror neurons in humans: Consistent or confounding evidence? *Brain and Language*, 108(1), 10-21.
- Uithol, S. et al. (2008). *When do we stop calling them mirror neurons?* [manuscrito inédito]. Radboud Repository of the Radboud University Nijmegen.
- Uithol, S. et al. (2011). What do mirror neurons mirror? *Philosophical Psychology*, 24(5), 607-623.
- Ukezono, M., & Takano, Y. (2021). An experimental task to examine the mirror neuron system in mice: Laboratory mice understand the movement intentions of other mice based on their own experience. *Behavioural Brain Research*, 398, 112970.
- Umiltà, M. A. et al. (2001). I know what you are doing: A neurophysiological study. *Neuron*, 31(1), 155-165.
- Vesper, C. et al. (2017). Joint action: mental representations, shared information, and general mechanisms for coordinating with others. *Frontiers in Psychology*, 7.

- Viaro, R. et al. (2021). Neurons of rat motor cortex become active during both grasping execution and grasping observation. *Current Biology*, 31(19), 4405-4412.
- Vigneswaran, G. et al. (2013). M1 corticospinal mirror neurons and their role in movement suppression during action observation. *Current Biology*, 23(3), 236-243.
- Vilarroya, O. (2017). Neural representation. A survey-based analysis of the notion. *Frontiers in Psychology*, 8, 1458.
- Wagner, G. (1989). The Biological Concept of Homology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 51-69.
- Werner, J. M. et al. (2012). Neural Correlates of Developmental Coordination Disorder: The Mirror Neuron System Hypothesis. *Journal of Behavioral and Brain Science*, 2 (2), 258-268.
- Yoshida, K. et al. (2011). Representation of others' action by neurons in monkey medial frontal cortex. *Current Biology*, 21(3), 249-253.