



Universidade da Coruña

Departamento de Educación Física e Deportiva

TESIS DOCTORAL

**Funcionalidad del Sistema de Neuronas
Espejo y su implicación en los procesos de
Aprendizaje Motor por Observación**

Ángel Lago Rodríguez

Dirigida por el Dr. Miguel Ángel Fernández Del Olmo

A Coruña, Marzo 2012

Don Miguel Ángel Fernández del Olmo, Doctor en Educación Física y Profesor Titular del Departamento de Educación Física y Deportiva de la Universidad de A Coruña

HACE CONSTAR:

Que el Licenciado en Ciencias de la Actividad Física y el Deporte D. Ángel Lago Rodríguez ha realizado bajo su dirección el trabajo titulado “Funcionalidad del sistema de neuronas espejo y su implicación en los procesos de aprendizaje motor por observación”, el cual reúne todas las condiciones para ser defendido y optar al grado de Doctor en Ciencias de la Actividad Física y el Deporte.

Y para que así conste, firma el presente documento en A Coruña, a 19 de Marzo de 2012.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Miguel A. Fernández del Olmo', is written over a horizontal line. The signature is stylized and cursive.

Fdo. Miguel A. Fernández del Olmo

A mi familia...

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi gratitud a la Facultad de Ciencias del Deporte y la Educación Física (Inef-Galicia) así como al Departamento de Educación Física y Deportiva, por todos estos años de formación académica y personal. Gracias por haberme brindado la oportunidad de formarme como investigador.

Gracias a todas las personas que de alguna manera han colaborado y colaboran con el grupo de investigación al que tengo el orgullo de pertenecer: Grupo de Aprendizaje y Control del Movimiento Humano; Rafa, José Andrés, Olalla, Lalo, Xavi, Popi, Luis, Juako, Milagros... En especial a su director, Miguel Fernández del Olmo, por haberme ayudado durante este viaje compartiendo conmigo sus conocimientos y su experiencia.

Quiero dar especialmente las gracias a mi familia, por haber estado a mi lado en los momentos buenos y en los malos. Gracias a mis padres, José Ángel y Marisa, por haberme educado con esfuerzo y dedicación, lo cual me ha permitido llegar a donde hoy en día me encuentro. Gracias a mis hermanas, María y Paula, por haberme aguantado durante todos estos años, comprendiendo mis defectos y manías, y a su vez respetándolas.

Y por supuesto, gracias a ti Sara, por haberme acompañado, por haberme permitido robar parte de “nuestro” tiempo para dedicárselo a esta tesis, y por haber soportado mi especial carácter con mucha comprensión y amor. Espero poder devolverte parte del esfuerzo que tú has realizado para que yo pudiera dedicarme a lo que me apasiona.

PRODUCCIÓN CIENTÍFICA RESULTADO DE LOS ESTUDIOS DE DOCTORADO

En la presente tesis doctoral se incluyen los resultados de los siguientes artículos:

- Lago, A., Koch, G., Cheeran, B., Marquez, G., Sanchez, J. A., Ezquerro, M., . . . Fernandez-del-Olmo, M. (2010). Ventral premotor to primary motor cortical interactions during noxious and naturalistic action observation. *Neuropsychologia*, 48(6), 1802-1806.
- Lago, A., & Fernandez-del-Olmo, M. (2011). Movement observation specifies motor programs activated by the action observed objective. *Neurosci Lett*, 493(3), 102-106.

El doctorando ha participado también en diferentes trabajos de investigación que han resultado en las siguientes publicaciones y comunicaciones en congresos:

Artículos:

- Marquez, G., Aguado, X., Alegre, L. M., Lago, A., Acero, R. M., & Fernandez-del-Olmo, M. (2010). The trampoline aftereffect: the motor and sensory modulations associated with jumping on an elastic surface. *Exp Brain Res*, 204(4), 575-584.

Comunicaciones en congresos:

- Bello, O., Marquez, G., Cambor, M., Lago, A., Sanchez, J.A., Fernandez-del-Olmo, M. Mechanisms involved in treadmill walking improvements in Parkinson's disease patients. En el congreso Progress in Motor Control (7ª edición). Marsella, 2009.

RESUMEN

Funcionalidad del Sistema de Neuronas Espejo y su implicación en los procesos de aprendizaje motor por observación.

El descubrimiento de las denominadas neuronas espejo, a comienzos de los años 90 del siglo XX, ha dado pie a la realización de un gran número de investigaciones en las que se han utilizado técnicas de examen neurofisiológico (p.ej.: Estimulación Magnética Transcraneal) y de neuroimagen cerebral (p.ej.: Resonancia Magnética Funcional) con el objeto de explorar cuáles son las funciones que desempeñan, cuales son las propiedades de los estímulos que logran activarlas, y en qué áreas cerebrales se encuentran localizadas las neuronas espejo.

Ciertos autores han planteado que este tipo especial de neuronas visuo-motoras, que se activan tanto durante la ejecución, como durante la observación de acciones, permiten al ser humano comprender las intenciones y objetivos que los demás persiguen cuando ejecutan una acción. Otros autores han sugerido que el Sistema de Neuronas Espejo, formado por el conjunto de regiones corticales que responden ante la ejecución y observación de acciones, está activamente implicado en la transformación de información visual en comandos motores, lo cual ha resultado en la propuesta del Sistema de Neuronas Espejo como base del aprendizaje motor por observación.

El trabajo que a continuación se presenta consta de dos estudios. En el primero se pretendió conocer cuáles son las características que un estímulo visual ha de presentar para lograr que el Sistema de Neuronas Espejo se active. Con el segundo estudio se quiso analizar el aprendizaje motor por observación y su posible relación con el Sistema de Neuronas Espejo.

Para el primer estudio se llevaron a cabo dos experimentos. En el primero se estudió la modulación que sufren las interacciones cortico-corticales existentes entre la Corteza Premotora Ventral y la Corteza Motora Primaria durante la observación de acciones. Mediante un segundo experimento se analizó si la activación de representaciones motoras por parte del Sistema de

Neuronas Espejo se basa en el procesamiento del objetivo de la acción observada o en la musculatura implicada en su ejecución.

En el primer experimento se ha probado que la conectividad entre la Corteza Premotora Ventral y la Corteza Motora Primaria se modula durante la observación de acciones ejecutadas por otro individuo, y que dicha modulación se ve condicionada por la voluntad del observador de ejecutar activamente la acción observada. Los resultados del segundo experimento sugieren que el Sistema de Neuronas Espejo activa un programa motor general cuando al observador se le muestran las primeras fases temporales de un movimiento, mientras que el programa motor se vuelve muscularmente específico cuando se observan las fases finales del movimiento, en las cuales se está a punto de alcanzar el objetivo planteado.

Para el segundo estudio se realizaron un total de tres experimentos con los que se pretendió estudiar el resultado de realizar un protocolo de aprendizaje motor por observación, desde un punto de vista conductual (exp. 3), de capacidad predictiva (exp. 4), y neurofisiológico (exp. 5). En el experimento 3 se comprobó si la realización de un protocolo de aprendizaje motor por observación permite alcanzar mayor nivel de rendimiento motor que la práctica física, durante el aprendizaje de una tarea novedosa que presente una única estrategia de ejecución. En los dos experimentos finales se analizó si el tipo de protocolo de aprendizaje motor experimentado por un sujeto ejerce influencia sobre su capacidad de predecir el resultado de la acción aprendida (exp. 4), así como sobre la activación del Sistema de Neuronas Espejo durante la observación de dicha acción (exp. 5).

Los resultados de esta serie de tres experimentos prueban que el aprendizaje motor por observación no es más eficiente que la práctica física a la hora de aprender a ejecutar una tarea que presente una única estrategia de ejecución. Sin embargo, el modelo de ejecución observado en el período de práctica motriz permite a un sujeto predecir con mayor precisión el resultado de la acción aprendida. Finalmente, se ha demostrado que combinando observación de un modelo y ejecución de la acción a aprender, durante el

período de práctica motriz, se provocan alteraciones en la respuesta mostrada por el Sistema de Neuronas Espejo durante la observación de la acción previamente practicada.

ABSTRACT

Mirror Neuron System functionality and its implication in observational motor learning processes.

In the first 90's of the past century, it has been found the Mirror Neurons, which have resulted on the realization of many investigations which using neurophysiological (e.g.: Transcranial Magnetic Stimulation) and neuroimaging (e.g.: Functional Magnetic Resonance) techniques have explored what are the functions of mirror neurons, which are the properties of the stimuli that make them become active, and the brain areas in which they are located.

Some authors have suggested that this special kind of visuo-motor neurons, that discharged both when a person execute and observe an action, let humans to understand what intentions and objectives other persons want to reach when executing an action. Other authors have putted forward that Mirror Neuron System, formed by brain regions in which mirror neurons are localized, is actively implicated in the transformation of visual information into motor commands. This has made them to propose that Mirror Neuron System is on the basis of the observational motor learning.

This body of work is composed by two studies. The first tried to known what are the visual stimuli characteristics necessary to make the Mirror Neuron System became active. The second study had been done to analyze the observational motor learning and its possible relation with the Mirror Neuron System.

For the first study it has been done two experiments. In the first experiment we studied the modulations that different visual stimuli caused in the ventral Premotor Cortex-Primary Motor Cortex interactions. With a second experiment it has been analyzed if the activation of motor representations by the Mirror Neuron System is based on the codification of the action observed objective or on the codification of the muscles involved in the execution of the observed action.

Results reveal that ventral premotor-primary motor cortex interactions are modulated during the observation of other's actions. This modulation is conditioned by the observer desire to execute actively the action observed. The results of the second experiment suggest that the Mirror Neuron System activates a general motor representation when subjects observe the initial temporal phases of the observed action, while this motor representation becomes muscle specific when they observe the end of the movement, when the action objective is near to be reached.

For the second study we did three experiments in order to know the consequences of an observational motor learning protocol, in behavioral (exp. 3), prediction capacity (exp. 4), and neurophysiological (exp. 5) terms. In the third experiment it had been tested whether the behavioral level reached by doing an observational motor learning protocol was higher than the one reached by a physical practice protocol, during a novel task learning process. In the last two experiments it had been analyzed the influence that different types of motor learning protocols had on subjects' capacity to predict the result of the action learned (exp. 4), and on the Mirror Neurons System activity during action learned observation (exp. 5).

Results showed that observational motor learning does not allow subjects to reach a better behavioral level than physical practice, for a task that has only one execution strategy. However, the execution model presented to the subjects in the practice period allows them to better predict the result of the action learned before. Finally, it has been shown that the combination between model observation and physical practice, during the practice period, produce alterations in the response showed by the Mirror Neuron System during the observation of the action practiced before

LISTADO DE ABREVIATURAS

ABREVIATURA	SIGNIFICADO
3D	3 dimensiones
A	Adaptación
ADM	Abductor del dedo meñique
AMS	Área Motora Suplementaria
Anova-MR	Análisis de la varianza de medidas repetidas
AO	Aprendizaje por Observación
B	Bloque
C	Control
CFi	Cisura Frontal Inferior
cm	Centímetros
CPd	Corteza Premotora dorsal
CPm	Corteza Premotora
CPP	Corteza Parietal Posterior
CPv	Corteza Premotora ventral
EC	Estímulo Condicionante
EEG	Electroencefalografía
EET	Estimulación Eléctrica Transcraneal
EMG	Electromiografía
EMS	Error Estándar Medio
EMT	Estimulación Magnética Transcraneal
ET	Estímulo Test
fig.	figura
GOADI	Imitación dirigida por objetivos
LPI	Lóbulo Parietal Inferior

M1	Corteza Motora Primaria
ms	Milisegundos
PA	Postero-anterior
PDI	Primer Dorsal Interóseo
PF	Práctica Física
PME	Potencial Motor Evocado
PO	Práctica por Observación
R	Retención
RMF	Resonancia Magnética Funcional
SNE	Sistema de Neuronas Espejo
STS	Surco Temporal Superior
T	Transferencia
UMa	Umbral Motor activo
Umr	Umbral Motor en reposo
V	Voltios

ÍNDICE

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	1
1.1.- El Sistema de Neuronas Espejo.	3
1.1.1.- <i>El SNE en primates no humanos.</i>	4
1.1.2.- <i>El SNE en el ser humano:</i>	5
1.1.2.1.- Estudios con imagen cerebral: descripción anatómica del SNE.	6
1.1.2.2.- Estudios neurofisiológicos, propiedades de activación y funcionalidad del SNE.	7
1.1.2.3.- Mecanismo de resonancia motora.	9
1.1.3.- <i>Funcionalidad de las áreas espejo.</i>	12
1.1.3.1.- Corteza prefrontal dorsolateral o Cisura frontal inferior.	13
1.1.3.2.- Corteza Premotora	14
1.1.3.3.- Lóbulo Parietal Inferior:	14
1.1.3.4.- Surco Temporal Superior:	15
1.2.- Estimulación Magnética Transcraneal	17
1.2.1.- <i>Principios de la EMT</i>	18
1.2.2.- <i>Paradigmas de aplicación de EMT:</i>	20
1.2.2.1.- Pulsos simples de EMT:	21
1.2.2.2.- Pulsos pareados:	23
CAPÍTULO 2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS DEL TRABAJO DE INVESTIGACIÓN.	27
2.1.- Experimento 1	29
2.1.1.- <i>Hipótesis:</i>	29
2.1.2.- <i>Objetivos:</i>	29
2.2.- Experimento 2	29
2.2.1.- <i>Hipótesis</i>	29
2.2.2.- <i>Objetivo</i>	29
2.3.- Experimento 3	30
2.3.1.- <i>Hipótesis</i>	30

2.3.2.- Objetivo	30
2.4.- Experimento 4	30
2.4.1.- Hipótesis	30
2.4.2.- Objetivo	30
2.5.- Experimento 5	31
2.5.1.- Hipótesis	31
2.5.2.- Objetivos	31

CAPÍTULO 3. ESTUDIO DE LAS PROPIEDADES DE ACTIVACIÓN DEL SISTEMA DE NEURONAS ESPEJO EN HUMANOS.

3.1.- Experimento 1: “Interacciones entre la Corteza Motora Primaria y la Corteza Premotora Ventral durante la observación de acciones nocivas y naturales”	35
3.1.1.- Resumen:	35
3.1.2.- Introducción	36
3.1.3.- Hipótesis:	38
3.1.4.- Objetivos:	38
3.1.5.- Material y método	39
3.1.5.1.- Participantes.	39
3.1.5.2.- Videos.	39
3.1.5.3.- Procedimiento general.	40
3.1.5.4.- Procedimiento EMT.	42
3.1.5.5.- Adquisición de datos.	43
3.1.5.6.- Análisis estadístico.	44
3.1.6.- Resultados	44
3.1.7.- Discusión	47
3.1.7.1.- Cambios en la excitabilidad de M1	48
3.1.7.2.- Modulación CPv-M1	49
3.1.8.- Conclusiones	52
3.2.- Experimento 2: “Activación de programas motores durante la observación de acciones”	53

3.2.1.- Resumen	53
3.2.2.- Introducción	54
3.2.3.- Hipótesis	56
3.2.4.- Objetivo	56
3.2.5.- Material y método	56
3.2.5.1.- Participantes	56
3.2.5.2.- Vídeos	57
3.2.5.3.- Procedimiento general	58
3.2.5.4.- Protocolo de EMT	59
3.2.5.5.- Adquisición de datos	59
3.2.5.6.- Análisis estadístico	60
3.2.6.- Resultados	61
3.2.7.- Discusión	64
3.2.8.- Conclusiones	67

CAPÍTULO 4. ESTUDIO DEL SISTEMA DE NEURONAS ESPEJO COMO BASE DEL APRENDIZAJE MOTOR POR OBSERVACIÓN. ____ 69

4.1.- Resumen	71
4.2.- Introducción	72
4.2.1.- Experimento 3: “Aprendizaje motor por observación en tareas discretas, con interacción efector-objeto y objetivo extrínseco”	77
4.2.1.1.- Justificación:	77
4.2.1.2.- Hipótesis	78
4.2.1.3.- Objetivo	79
4.2.1.4.- Material y método	79
4.2.1.4.A.- Participantes y asignación de grupos	79
4.2.1.4.B.- Procedimiento general y protocolos	79
4.2.1.4.C.- Tarea	81
4.2.1.4.D.- Vídeos	81
4.2.1.4.E.- Adquisición y análisis de datos	82
4.2.1.4.F.- Análisis estadístico	83
4.2.1.5.- Resultados	83

4.2.1.5.A.- Error absoluto de ejecución _____	83
4.2.1.5.B.- Variabilidad del error absoluto de ejecución _____	85
4.2.1.6.- Discusión _____	86
4.2.1.7.- Conclusión _____	88
<i>4.2.2.- Experimento 4: “Procesamiento cognitivo durante la observación de un modelo de ejecución de una tarea discreta novedosa, con interacción efector-objeto y objetivo extrínseco” _____</i>	<i>89</i>
4.2.2.1.- Justificación: _____	89
4.2.2.2.- Hipótesis _____	91
4.2.2.3.- Objetivo _____	91
4.2.2.4.- Material y método _____	91
4.2.2.4.A.- Participantes _____	92
4.2.2.4.B.- Tareas _____	92
4.2.2.4.C.- Vídeos _____	93
4.2.2.4.D.- Procedimiento general y protocolos _____	95
4.2.2.4.E.- Adquisición de datos _____	95
4.2.2.4.F.- Análisis estadístico _____	96
4.2.2.5.- Resultados _____	97
4.2.2.6.- Discusión: _____	98
4.2.2.7.- Conclusión _____	101
<i>4.2.3.- Experimento 5: “Procesamiento motor durante la observación de un modelo de ejecución de una tarea discreta novedosa, con interacción con objeto y objetivo extrínseco” _____</i>	<i>103</i>
4.2.3.1.- Justificación: _____	103
4.2.3.2.- Hipótesis _____	104
4.2.3.3.- Objetivos _____	105
4.2.3.4.- Material y método _____	105
4.2.3.4.A.- Participantes: _____	105
4.2.3.4.B.- Vídeos _____	105
4.2.3.4.C.- Procedimiento general _____	106
4.2.3.4.D.- Procedimiento EMT _____	107
4.2.3.4.E.- Adquisición y análisis de datos _____	108

4.2.3.4.F.- Análisis estadístico	109
4.2.3.5.- Resultados	110
4.2.3.6.- Discusión	115
4.2.3.7.- Conclusiones	120
4.2.4.- <i>Discusión general</i>	121
CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES.	125
CAPÍTULO 6. LIMITACIONES DEL TRABAJO DE INVESTIGACIÓN	129
CAPÍTULO 7. BIBLIOGRAFÍA.	135
CAPÍTULO 8. ANEXOS	169

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

1.1.- El Sistema de Neuronas Espejo.

A finales del siglo XX un grupo de investigadores italianos, dirigidos por el Dr. Giacomo Rizzolatti, halló un tipo especial de neuronas visuo-motoras en la corteza de primates de la especie *Macaca nemestrina*, que se activaban tanto durante la ejecución de acciones como durante la observación de otro individuo ejecutando acciones similares (di Pellegrino, Fadiga, Fogassi, Gallese, & Rizzolatti, 1992). Estas clase de neuronas se encontraban albergadas en el área F5 de la corteza premotora de primates no humanos, y en base a sus propiedades se las denominó *Neuronas Espejo*. Al conjunto de regiones cerebrales en las que se encuentran albergadas esta clase especial de neuronas visuo-motoras se lo ha denominado *Sistema de Neuronas Espejo* (SNE) (para revisión consultar Craighero, Metta, Sandini, & Fadiga, 2007).

Las neuronas espejo se pueden diferenciar en base a sus propiedades de activación, ya que existen diferentes estímulos visuales que logran excitarlas (Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996). Así, en función a las características del estímulo visual que las activa, el conjunto de neuronas que conforman el SNE ha sido dividido en dos grupos (Grezes, Armony, Rowe, & Passingham, 2003; Rizzolatti & Fadiga, 1998):

- *Neuronas canónicas:* son neuronas visuo-motoras que responden ante la observación de objetos. Gracias a estudios con primates no humanos, se ha revelado que las neuronas canónicas activan representaciones motoras que permitieran al observador interactuar en la vida real con el objeto observado (Jeannerod, Arbib, Rizzolatti, & Sakata, 1995). Durante la observación de objetos asibles se produce un incremento en la actividad de áreas premotoras del ser humano (Grafton, Arbib, Fadiga, & Rizzolatti, 1996), mientras que también se ha hallado activación de áreas motoras del cerebro humano durante la observación de objetos (Grezes & Decety, 2002).
- *Neuronas espejo:* son neuronas visuo-motoras que para activarse requieren que el sujeto observe a otro individuo ejecutando un

movimiento. Esta clase especial de neuronas visuo-motoras que responden ante la observación de acciones, ha sido hallada tanto en primates no humanos (Gallese et al., 1996), como en el ser humano (Brighina, La Bua, Oliveri, Piazza, & Fierro, 2000).

Por tanto, mientras la activación de neuronas canónicas se relaciona con la observación de objetos (sin necesidad de que se produzca una acción de interacción con ellos), la activación de neuronas espejo se asocia con la observación de acciones (para más información consultar Craighero et al., 2007).

1.1.1.- El SNE en primates no humanos.

Se ha demostrado que las neuronas del área F5, situada en la parte rostral de la corteza premotora inferior del mono (Matelli, Luppino, & Rizzolatti, 1985), además de descargar durante la ejecución de movimientos manuales dirigidos hacia un objetivo, lo hacen también cuando los monos observan a un investigador ejecutando acciones similares (Gallese et al., 1996) (ver figura 1).

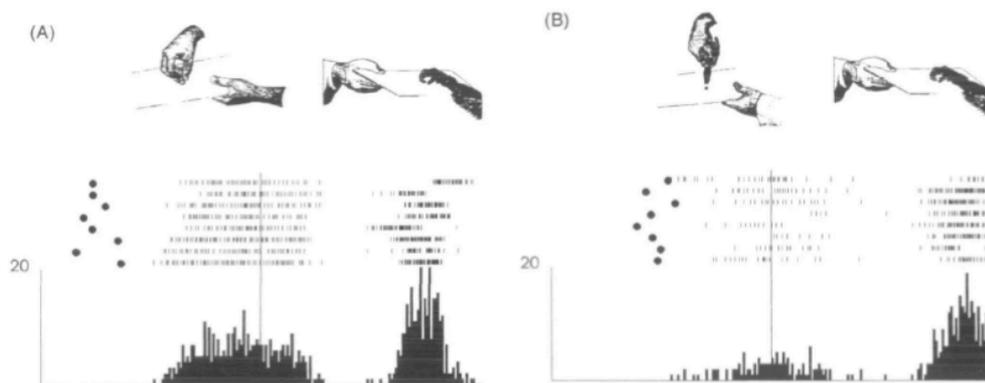


Figura 1 Actividad de las neuronas visuo-motoras de la corteza premotora del mono durante la observación y ejecución de una acción de alcance y agarre. El eje de ordenadas indica en nivel de activación de las neuronas registradas, mientras el eje de abscisas indica el tiempo transcurrido. Se comprueba como la activación durante la observación y ejecución alcanza niveles parejos. (A) Esto no sucede cuando la acción observada es diferente (B). Figura extraída de Gallese et al., (1996).

Sabemos que el circuito neuronal más importante del SNE en primates no humanos está formado por conexiones cortico-corticales generadas entre el área F5 de la corteza premotora ventral (CPv) y el área PF del lóbulo parietal inferior (LPI) (Fogassi et al., 2005; Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 2002). Además, se ha demostrado que el área PF recibe información del Surco Temporal Superior (STS), encargado de procesar la información visual relativa a la postura y al movimiento de individuos de la misma especie que el observador (Allison, Puce, & McCarthy, 2000; Jellema, Baker, Oram, & Perrett, 2002; Keysers & Perrett, 2004). Se ha sugerido que el conjunto de circuitos parieto-premotores, entre los cuales se encuentra el circuito F5c-PF, se encargan de transformar la información sensitiva en comandos motores (Jeannerod et al., 1995; Rizzolatti, Luppino, & Matelli, 1998).

1.1.2.- El SNE en el ser humano:

Las primeras evidencias de que el ser humano posee un tipo de neuronas visuo-motoras con propiedades similares a las neuronas espejo del área F5 de los primates no humanos fueron reveladas por Fadiga y colaboradores (Fadiga, Fogassi, Pavesi, & Rizzolatti, 1995). Sin embargo, hasta casi 20 años más tarde no se hallaron las primeras pruebas directas de que en el cerebro humano existen neuronas visuo-motoras con propiedades “espejo”. Mukamel y sus colaboradores registraron de forma directa la actividad de células albergadas en la corteza frontal medial y en la corteza temporal de 21 pacientes, llegando a registrar en total 1177 neuronas mientras los sujetos observaban y ejecutaban acciones de agarre y movimientos faciales (Mukamel, Ekstrom, Kaplan, Iacoboni, & Fried, 2010). Sus resultados revelaron que una proporción significativa de neuronas albergadas en el Área Motora Suplementaria (AMS), además de en el hipocampo y sus alrededores, respondían cuando los sujetos ejecutaban una acción, así como cuando observaban a otro individuo ejecutando una acción similar.

1.1.2.1.- Estudios con imagen cerebral: descripción anatómica del SNE.

Con el propósito de conocer dónde se localizan las neuronas espejo en el cerebro humano se han realizado estudios en los que se registró la actividad cerebral durante la observación y ejecución de acciones. La principal herramienta de registro ha sido la Resonancia magnética funcional (RMF) (Logothetis, 2008). Gracias a este grupo de estudios sabemos que el Sistema de Neuronas Espejo humano está compuesto por cuatro regiones principales (Craighero et al., 2007; Rizzolatti & Craighero, 2004): la circunvolución frontal inferior, el lóbulo parietal, la corteza temporal superior, y la corteza premotora (ver figura 2).

El núcleo central del sistema de neuronas espejo humano está formado por una red de conexiones parieto-frontales compuesta, en esencia, por la región inferior del lóbulo parietal, así como por la corteza premotora ventral y la cisura frontal inferior, ambas albergadas en el lóbulo frontal (Buccino, Vogt, et al., 2004; Grezes et al., 2003). Estas áreas parieto-frontales son las que presentan mayor nivel de activación durante la observación y ejecución de acciones (Iacoboni et al., 1999; Vogt et al., 2007). Además, Buccino y colaboradores probaron que los circuitos parieto-frontales activados durante la observación de acciones se encuentran organizados de manera somatotópica (Buccino et al., 2001), distribuidos de forma similar al homúnculo de Penfield (Penfield & Rasmussen, 1952).

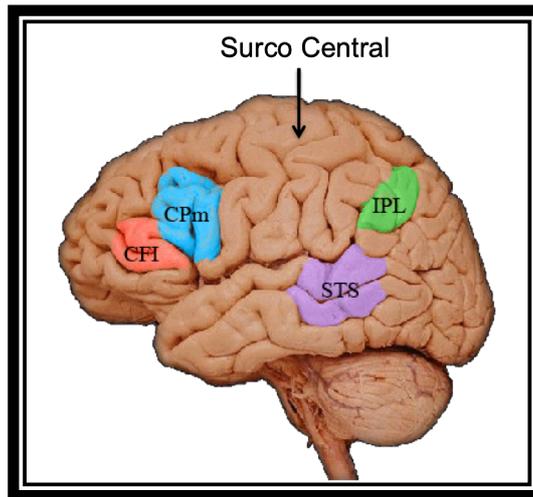


Figura 2 Principales áreas del SNE: Cisura Frontal Inferior (CFi), Corteza Premotora (CPm), Lóbulo Parietal Inferior (LPI) y Surco Temporal Superior (STS).

1.1.2.2.- Estudios neurofisiológicos, propiedades de activación y funcionalidad del SNE.

Mediante la utilización de Estimulación Magnética Transcraneal (EMT) y estimulación eléctrica de nervios periféricos se ha logrado conocer la modulación que se produce en la excitabilidad cortical y espinal de sujetos que se encuentran observando una acción (para revisión consultar Fadiga, Craighero, & Olivier, 2005). Gracias a estudios en los que se han utilizado estas técnicas de estimulación sabemos que la actividad del sistema motor del ser humano experimenta una modulación durante la observación de acciones, tanto a nivel cortical (Fadiga et al., 1995; Strafella & Paus, 2000) como espinal (Borroni, Montagna, Cerri, & Baldissera, 2005; Montagna, Cerri, Borroni, & Baldissera, 2005), lo cual se ha interpretado como resultado de la activación del SNE.

Se ha planteado que la modulación de la excitabilidad cortico-espinal durante la observación de acciones resulta de la activación de representaciones motoras albergadas en el repertorio motor del observador. Para que se estas representaciones motoras se activen no es obligatorio que la acción observada sea presentada en su totalidad. En el caso de observar una acción de alcance y

agarre de un objeto será suficiente con que se le muestren al sujeto las primeras fases del movimiento, no siendo necesario que observe la mano entrando en contacto con el objeto a agarrar (Villiger, Chandrasekharan, & Welsh, 2011). Por ello se ha sugerido que es suficiente con que el observador sea capaz de inferir el objetivo de la acción observada para que el SNE se active (Umiltà et al., 2001).

La modulación de la actividad cortical se produce incluso antes de que se inicie el movimiento observado (Borroni et al., 2005), lo cual sugiere que el SNE se anticipa a la ejecución del movimiento (Kilner, Vargas, Duval, Blakemore, & Sirigu, 2004). Por tanto, cabe pensar que este sistema está capacitado para predecir el resultado de acciones ejecutadas por otros individuos.

Un aspecto a tener en cuenta es que el tipo de acción observada condicionará el nivel de modulación que experimente la actividad del Sistema Motor del observador. Las oscilaciones que se producen en la actividad de la corteza motora primaria (M1) durante la observación de acciones está supeditada al tipo de tarea motora que se esté observando (Brighina et al., 2000). Cuando observamos acciones sin objetivo el SNE codifica el movimiento observado, mientras que, cuando observamos acciones dirigidas hacia un objetivo la modulación de la actividad cortical depende del objetivo más que del propio movimiento (Cattaneo, Caruana, Jezzini, & Rizzolatti, 2009). Que durante la observación de acciones dirigidas hacia un objetivo se codifique el objetivo más que el propio movimiento explicaría el hecho de que el SNE está capacitado para codificar acciones dirigidas hacia un objetivo incluso cuando éstas no se encuentren albergadas en el repertorio motor del observador (Gazzola, Rizzolatti, Wicker, & Keysers, 2007; Gazzola, van der Worp, et al., 2007). Si el procesamiento de este tipo de acciones se basara en el movimiento, aquellos sujetos que no albergaran dentro de su repertorio motor replicas motoras de la acción observada no lograrían activar el SNE.

El SNE está capacitado para codificar las fases temporales de la acción observada, tanto cuando esta se dirige hacia un objetivo (Gangitano, Mottaghy, & Pascual-Leone, 2001, 2004), como cuando es una acción sin objetivo

(Borroni, Montagna, Cerri, & Baldissera, 2008). La modulación de la excitabilidad cortical, resultado de la activación réplicas motoras por parte del SNE, desaparece cuando el patrón motor observado deja de coincidir con las características espacio-temporales del programa motor activado (Gangitano et al., 2001, 2004). Por ello se ha sugerido que el SNE está capacitado para inferir el objetivo y la probabilidad de éxito de una acción durante su desarrollo, activando el programa motor replicante asociado a un objetivo.

Por último, el SNE es capaz de inferir la fuerza ejercida por otro individuo mientras ejecuta una acción de agarre (Alaerts, Senot, et al., 2010), a través de la codificación de las características cinemáticas del movimiento o del estado de contracción de la musculatura implicada (Alaerts, Swinnen, & Wenderoth, 2010). Se ha sugerido que esta propiedad del SNE permitiría al observador inferir el peso del objeto agarrado-alzado.

1.1.2.3.- Mecanismo de resonancia motora.

Algunos autores han sugerido que la activación del SNE es el resultado de la generación automática de una réplica interna de la acción observada en la corteza premotora del observador (Buccino et al., 2001). A este mecanismo de activación de programas motores durante la observación de acciones se lo denominó “*resonancia motora*”. Este mecanismo permitiría al observador comparar la acción observada con los programas motores albergados en su propio repertorio motor (Rizzolatti & Craighero, 2004). El mecanismo de resonancia motora se traslada desde la corteza premotora ventral hasta la motoneurona a través de M1, y puede ser evocado mediante observación de acciones que presenten, o no, un objetivo (Borroni & Baldissera, 2008). La activación de este mecanismo provoca en el observador una modulación de la excitabilidad cortical tanto en la musculatura implicada en la acción observada como en músculos que puedan alcanzar su objetivo (Borroni & Baldissera, 2008; Gazzola, Rizzolatti, et al., 2007; Gazzola, van der Worp, et al., 2007). Se ha propuesto que la resonancia motora de acciones observadas podría realizarse en dos fases (Lepage, Tremblay, & Theoret, 2010). En una primera fase se llevaría a cabo un mapeo rápido de la acción observada, sin tener en

cuenta la musculatura que la ejecuta, mientras en la segunda fase se realizaría una computación más lenta que tendría en cuenta tanto la musculatura ejecutora como el objetivo de la acción observada.

Existen dos hipótesis acerca de la función que desempeña el mecanismo de resonancia motora:

- La primera defiende que el SNE, a través del mecanismo de resonancia motora, permite al ser humano interpretar y comprender las conductas de otros individuos, gracias a la comprensión de la intención y el objetivo que se persigue al ejecutar la acción observada (Rizzolatti & Sinigaglia, 2010). En este sentido, el SNE se convertiría en un mecanismo esencial para la relación del ser humano con sus congéneres. Personas con autismo, patología que afecta a la capacidad del individuo de relacionarse socialmente, presentan anomalías en la activación del SNE (Avikainen, Kulomaki, & Hari, 1999; Dapretto et al., 2006; Martineau, Cochin, Magne, & Barthelemy, 2008; Oberman, Pineda, & Ramachandran, 2007; Theoret et al., 2005).

Sin embargo, se ha de tener en cuenta que si el mecanismo de simulación motora no replicase correctamente la acción observada dentro del repertorio motor del observador, entonces se asignarían intenciones y objetivos erróneos al sujeto que ejecuta la acción observada (Dinstein, 2008). En la actualidad existen autores que no están de acuerdo con esta interpretación acerca de la función que el SNE desempeña a través del mecanismo de resonancia motora (consultar Hickok & Hauser, 2010). El hecho de que durante la observación de una acción se active una réplica motora de lo observado no sería suficiente para explicar cómo el ser humano comprende la intención que otra persona persigue al ejecutar una acción (Hauser & Wood, 2010). A una acción pueden serle asociadas varias intenciones (p.ej: la persona que agarra una taza de agua puede hacerlo para beberse el líquido o para tirárselo a otro individuo), por lo que ciertos autores han sugerido que la activación de representaciones motoras no es

suficiente para comprender la intención social (beberla o tirársela a otra persona) del individuo que ejecuta la acción observada (Hickok, 2009), aunque sí permita comprender su intención motora (agarrar la taza).

Existen evidencias que ponen en duda que la activación de réplicas motoras permita comprender las intenciones que persigue una persona al ejecutar una acción, ya que se pueden comprender las intenciones de otro individuo sin necesidad de que el observador albergue la acción observada en su repertorio motor : i) monos de la especie rhesus (*macaca mulatta*) son capaces de reconocer el objetivo de una acción de lanzamiento sin haberse mostrado capaces de ejecutarla (Wood, Glynn, & Hauser, 2007); ii) bebés de 6 meses y medio son capaces de distinguir acciones, incluso cuando no son capaces de ejecutarlas (p.ej.: caminar) (Kamewari, Kato, Kanda, Ishiguro, & Hiraki, 2005).

El aprendizaje sensitivo-motor produce modificaciones en la respuesta del SNE (Catmur, Walsh, & Heyes, 2007), por lo que se ha propuesto que el SNE, en lugar de ser un factor determinante de la interacción social, sería tanto un producto como un proceso de ésta, es decir, su activación se vería condicionada por la experiencia visuomotriz que el observador presente (Heyes, 2010).

- La segunda teoría afirma que el mecanismo de resonancia motora permite al observador imitar la acción observada (Hickok & Hauser, 2010). Fabbri-Destro & Rizzolatti (Fabbri-Destro & Rizzolatti, 2008) propusieron que la activación del mecanismo de resonancia motora podría ser la base de la transformación de información visual en comandos motores y, por tanto, permitiría al ser humano aprender a ejecutar un movimiento a partir de la información presentada por un modelo de ejecución (C. Heyes, 2001; Vogt, 2002). Basándose en este hecho, Cattaneo & Rizzolatti (Cattaneo & Rizzolatti, 2009) propusieron que las neuronas espejo son el soporte neurofisiológico del método de aprendizaje motor por observación. Ferrari y colaboradores defienden

que la activación de representaciones motoras durante la observación de acciones puede influir sobre la ejecución motora del observador a través de dos tipos de redes neuronales (Ferrari, Bonini, & Fogassi, 2009):

- Red directa parieto-premotora: esta red neuronal provoca que la ejecución motora del observador sea condicionada por la acción observada. Nos encontramos en la literatura con varios ejemplos de esta influencia directa observación-acción: la imitación de acciones por parte de recién nacidos (Meltzoff, Kuhl, Movellan, & Sejnowski, 2009), y la interferencia que el estímulo observado ejerce sobre la acción ejecutada (Vogt & Thomaschke, 2007).
- Red indirecta: uniría áreas parietales y premotoras con la corteza prefrontal ventro-lateral, la cual aprovecharía las representaciones motoras activadas por el SNE para llevar a cabo funciones más complejas, tanto cognitivas como conductuales, como por ejemplo la imitación de acciones previamente observadas (Iacoboni, 2009), o la predicción del resultado de acciones ejecutadas por otros individuos (Wilson & Knoblich, 2005). Los resultados de estudios realizados con técnicas de neuroimagen revelan que el SNE está activamente implicado en la imitación de acciones, ya sean movimientos simples de dedos (Iacoboni et al., 1999; Koski et al., 2002), acciones relacionadas con un objetivo (Nishitani & Hari, 2000), o secuencias complejas de movimientos (Buccino, Lui, et al., 2004; Vogt et al., 2007).

1.1.3.- Funcionalidad de las áreas espejo.

Gracias a la combinación de los resultados hallados en estudios neurofisiológicos y con neuroimagen, conocemos cual es el papel que desempeña cada una de las principales áreas que componen el Sistema de Neuronas Espejo, durante la observación de acciones (Rizzolatti & Craighero,

2004). En este sentido, hemos de tener en cuenta los resultados hallados por Buccino y colaboradores, donde se revela que las áreas corticales activadas durante la observación de acciones dependen del efector con el que la acción es ejecutada, y de si la acción se dirige, o no, hacia un objetivo (Buccino et al., 2001).

1.1.3.1.- Corteza prefrontal dorsolateral o Cisura frontal inferior.

Esta área es esencial a la hora de codificar acciones ejecutadas por otros individuos en las que se persiga un objetivo extrínseco al movimiento, en las cuales se produce, habitualmente, una interacción entre un efector biológico (mano, pie, dedos) y un objeto (Koski et al., 2002). Dentro de esta región se encuentran albergados tanto el pars opercularis como el pars triangularis, implicados ambos en la codificación del objetivo de las acciones ejecutadas por otros individuos (Heiser, Iacoboni, Maeda, Marcus, & Mazziotta, 2003; Johnson-Frey et al., 2003). Estas dos regiones se encuentran localizadas en las áreas 44 y 45 de Brodmann, conocidas también como área de Broca. Sabemos que el área 44 de Brodmann juega un papel esencial a la hora de codificar acciones en las que se produzca una interacción entre mano-objeto, mientras que la activación del área 45 de Brodmann está relacionada con el reconocimiento de acciones, presentando ambas mayor la activación durante la imitación de acciones que poseen un objetivo visible (Grafton et al., 1996).

Molnar-Szakacs y colaboradores propusieron una división de funciones dentro del pars opercularis de la cisura frontal inferior izquierda (Molnar-Szakacs, Iacoboni, Koski, & Mazziotta, 2005). Su región dorsal permitiría comparar la acción observada con las representaciones motoras que el observador posee en su repertorio motor, mientras su región ventral crearía un modelo anticipatorio del movimiento observado gracias a su interacción con neuronas visuales albergadas en el Surco Temporal Superior.

1.1.3.2.- Corteza Premotora

La corteza premotora está involucrada en la comprensión de las intenciones que un individuo persigue mediante la ejecución de una acción. Esta propiedad capacita al sistema motor humano para inferir el objetivo de acciones observadas (Iacoboni et al., 2005). La corteza premotora sería la región cerebral en la que se activa la réplica motora de la acción observada (Buccino et al., 2001). Sabemos que la porción ventral de la corteza premotora se activa cuando observamos una acción dirigida hacia un objetivo (Buccino, Lui, et al., 2004). Por otro lado, Koski y colaboradores han sugerido que durante la imitación de acciones, la corteza premotora dorsal se encarga de suprimir la ejecución de movimientos que permitan al observador alcanzar el objetivo de la acción observada, habilitando así a la corteza frontal inferior para escoger la respuesta imitadora correcta (Koski et al., 2002).

1.1.3.3.- Lóbulo Parietal Inferior:

El lóbulo parietal inferior se encarga de codificar acciones dirigidas hacia un objetivo (Buccino, Vogt, et al., 2004; Hamilton & Grafton, 2006), de igual manera a cuando el observador manipula el objeto involucrado en la acción observada (Buccino et al., 2001). Las evidencias halladas por Shmuelof y Zohary (Shmuelof & Zohary, 2005) sugieren que la corteza parietal juega un papel esencial en el reconocimiento visual de las acciones ejecutadas por otros. En efecto, se encarga de procesar si es posible ejecutar la acción observada (Costantini et al., 2005). Son las neuronas espejo del lóbulo parietal inferior las que permiten anticiparse al objetivo perseguido por un modelo de ejecución (Fogassi et al., 2005). Para ello, esta región cerebral realiza un análisis de los movimientos iniciales que conforman la acción observada.

1.1.3.4.- Surco Temporal Superior:

El Surco Temporal Superior se halla involucrado en la codificación de acciones ejecutadas por otros individuos (Saxe, 2006), para lo cual tiene en cuenta el efector biológico que la realiza (Cattaneo, Sandrini, & Schwarzbach, 2010). Es la zona de paso de la información visual antes de ser enviada al lóbulo parietal inferior y al lóbulo frontal (Nishitani & Hari, 2000, 2002). Además, se ha demostrado que su activación es esencial durante el proceso de imitación de acciones, ya que en ella interactúan las características de la acción observada con las copias motoras aferentes creadas por el imitador al ejecutar la acción (Iacoboni et al., 2001). En el caso de que la acción observada se dirija hacia un objetivo, se activa el STS del hemisferio izquierdo (Grafton et al., 1996). En el caso de que la acción no se dirija hacia un objetivo, será el STS del hemisferio derecho el que se encargue de realizar la interacción entre los comandos motores activados a partir de la acción observada y las aferencias generadas a partir del movimiento imitador (Iacoboni et al., 2001).

Resumen

- El SNE está formado por un conjunto de regiones cerebrales que se activan durante la ejecución de una acción así como durante la observación una acción similar.
- Sus componentes más importantes son la Corteza Premotora Ventral y el Lóbulo Parietal Inferior, junto con la Cisura Frontal Inferior y el Surco Temporal Superior.
- El SNE se encarga de activar el mecanismo de resonancia motora, gracias al cual un observador puede activar las representaciones motoras de la acción observada dentro de su propio repertorio motor.
- Se le atribuyen dos posibles funciones:
 - Comprender las intenciones y objetivo que otros individuos persiguen cuando ejecutan una acción.
 - Facilitar el aprendizaje de un movimiento a partir de la información visual mostrada por un modelo de ejecución.

1.2.- Estimulación Magnética Transcraneal

La EMT es una excelente herramienta para el análisis del nivel de excitabilidad corticoespinal. Además, en combinación con RMF (Reis et al., 2008) o electroencefalografía (EEG) (Taylor, Walsh, & Eimer, 2008) permite estudiar las propiedades fisiológicas del cerebro humano. Por ello, ha sido una de las técnicas más utilizadas durante los últimos 20 años para el análisis de las modulaciones que durante la observación de acciones se producen en excitabilidad corticoespinal (Fadiga & Craighero, 2004).

Las primeras referencias sobre la estimulación cerebral (Barker, Jalinous, & Freeston, 1985) y de nervios periféricos (Polson, Barker, & Freeston, 1982) mediante pulsos magnéticos datan de la década de los años 80 del siglo XX. Antes de descubrir la EMT, la técnica que permitía a los científicos estimular la corteza cerebral era la Estimulación Eléctrica Transcraneal (EET), descubierta por Merton y Morton (Merton & Morton, 1980). La prueba de que se podía estimular el cerebro humano con EMT, de forma no invasiva e indolora (Wassermann, 1998), supuso un gran avance en el estudio de la fisiología cerebral, ya que la EET presenta varias contraindicaciones, entre las que destaca el dolor que produce a la persona cuyo cerebro se está estimulando.

Podemos caracterizar la EMT en función de los siguientes factores: resolución temporal, resolución espacial, y grado de invasión (Hallett, 2007).

- La EMT presenta una resolución temporal muy alta. Por resolución temporal entendemos la capacidad de registro por unidad de tiempo.
- La resolución espacial de la EMT es alta, por lo que el foco de estimulación es pequeño, permitiéndonos activar regiones cerebrales concretas.
- La EMT es no invasiva, es decir, no es necesario inyectar sustancias, practicar incisiones o producir lesiones o cortes en el organismo a estudiar.

La EMT puede utilizarse con varias finalidades (para revisión consultar Pascual-Leone & Tormos-Munoz, 2008), una de las cuales es conocer las funciones de distintas regiones corticales a través de la técnica denominada mapeo cerebral (Wassermann, McShane, Hallett, & Cohen, 1992). Otra función es estudiar el nivel de excitabilidad cortical en diferentes situaciones, como por ejemplo durante la ejecución (Schluter, Rushworth, Passingham, & Mills, 1998), observación (Patuzzo, Fiaschi, & Manganotti, 2003), e imaginación (Clark, Tremblay, & Ste-Marie, 2004) de acciones. Además de ser utilizada para el estudio de la fisiología cerebral, la EMT ha sido aplicada también con finalidades tanto clínicas (Curra et al., 2002) como terapéuticas (J. A. Williams, Imamura, & Fregni, 2009).

1.2.1.- Principios de la EMT

Con la EMT se logra generar un campo magnético de alta intensidad, inducido por el paso de corriente eléctrica a través de un instrumento al que denominamos pala magnética o bobina, en un breve espacio de tiempo (Hallett, 2000). Perpendicularmente al plano de la pala, situada normalmente en posición tangencial al cuero cabelludo, se producen unas líneas de flujo de campo magnético (figura 3). Éste campo magnético puede alcanzar hasta los 2 Tesla de intensidad, y dura aproximadamente unos 100 μ s. Perpendicularmente al campo magnético se crea un campo eléctrico. Cuando el estímulo magnético generado se aplica sobre áreas corticales se provoca una respuesta muscular denominada potencial motor evocado (PME), que puede ser registrada mediante electromiografía (EMG).

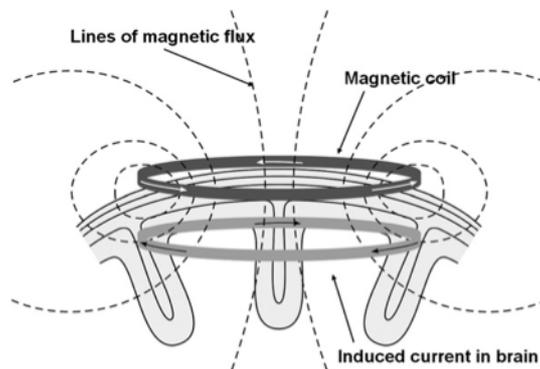


Figura 3 Ilustración de la dirección que toman los flujos de corriente en la pala magnética, así como la corriente inducida en el cerebro. Extraído de Hallet (Hallett, 2000).

La pala magnética puede presentar diferentes formas y tamaños: un círculo, forma de 8, forma de cono, pala-H...la forma de la pala magnética determinará el tipo de corriente eléctrica que el campo magnético induzca (Hallett, 2007). Entre las más utilizadas se encuentran la pala en forma de 8 y la pala circular. La primera de ellas nos proporciona un estímulo más focal, ya que produce el pico de corriente en la intersección de sus dos componentes circulares, lo que nos permite realizar mapeos más precisos de la representación cortical de la musculatura. La segunda, por su parte, induce una corriente eléctrica menos focal, lo cual permite realizar estimulaciones bi-hemisféricas, particularmente útiles para el estudio de los tiempos de conducción del sistema motor central (figura 4).

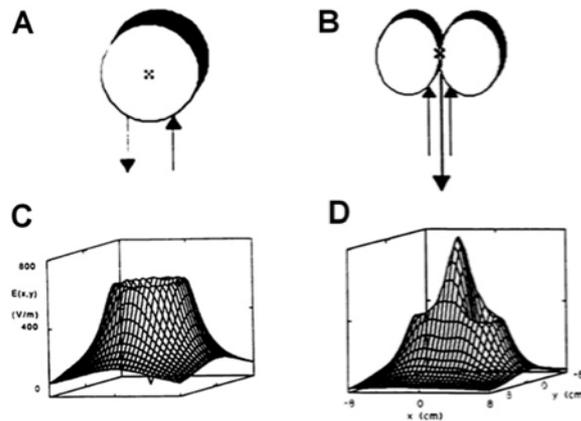


Figura 4 La forma de la pala magnética determinará las características del campo eléctrico inducido. A la izquierda se observa el campo inducido por una pala circular. A la derecha se muestra el campo inducido por una pala con forma de 8. En las gráficas se aprecia como el campo eléctrico inducido es más focal en el caso de la pala con forma de 8. (gráfica de la derecha). Extraído de Hallet (2007).

Hemos de tener en cuenta también la responsabilidad del técnico que aplica la estimulación para lograr el resultado deseado, ya que éste deberá controlar los siguientes parámetros (Kobayashi & Pascual-Leone, 2003): la intensidad del estímulo (la cual modificará el tamaño del PME), la focalidad del mismo (condicionado por la forma y tamaño de la pala), la frecuencia de estimulación (que determinará el efecto facilitador o inhibitor de los estímulos sobre la región estimulada), y la localización de la pala de estimulación.

1.2.2.- Paradigmas de aplicación de EMT:

La EMT presenta diferentes métodos de aplicación (para revisión consultar Reis et al., 2008). Los pulsos simples de estimulación magnética permiten evaluar la integridad del tracto corticoespinal, así como el nivel de excitabilidad de M1 en instantes temporales muy concretos. El desarrollo de la EMT ha permitido a los investigadores explorar las interacciones inhibitoras y excitadoras existentes entre regiones corticales mediante aplicación de pulsos pareados. En la última década se han implementado nuevas técnicas de aplicación de EMT como la estimulación magnética transcraneal repetitiva

(Wassermann, 1998) y la estimulación de ráfaga theta (Di Lazzaro et al., 2005; Huang, Edwards, Rounis, Bhatia, & Rothwell, 2005; Huang, Rothwell, Chen, Lu, & Chuang, 2011). A continuación se especifican las características de los dos paradigmas de aplicación de EMT utilizados en los experimentos de esta tesis doctoral:

1.2.2.1.- Pulsos simples de EMT:

En este paradigma de EMT se aplica un único pulso de estimulación magnética sobre la corteza motora primaria de los sujetos. La respuesta ante dicha estimulación se denomina potencial motor evocado (PME), que es registrado mediante electromiografía (EMG) (Amassian, Cracco, & Maccabee, 1989). El valor del PME es indicativo de la excitabilidad de la corteza motora y de las raíces nerviosas, de la integridad del tracto corticoespinal, y de la conducción de la señal motriz a lo largo del tracto motor periférico (Ziemann, Lonnecker, Steinhoff, & Paulus, 1996). Por ejemplo, una reducción en la amplitud del PME se asocia, en la mayoría de los casos, con un fallo en la conducción motora central (Chistyakov et al., 2001; Davey et al., 1998). Hemos de tener en cuenta que, incluso en sujetos sanos, el tamaño del PME muestran una gran variabilidad tanto intra como interindividual (Brasil-Neto, McShane, Fuhr, Hallett, & Cohen, 1992; Kiers, Cros, Chiappa, & Fang, 1993; Wassermann, 2002). Para la puesta en práctica de esta técnica es esencial tener en cuenta ciertos parámetros de estimulación que a continuación se exponen:

- Lugar de estimulación: durante la aplicación de pulsos magnéticos debemos mantener la pala de estimulación en todo momento sobre el denominado “hot spot” (Rossini et al., 1994). De acuerdo con Schluter y colaboradores esta localización se corresponde con la zona de estimulación en la que logramos registrar una mayor amplitud del PME con una mínima intensidad de estimulación en la musculatura contralateral al hemisferio estimulado (Schluter et al., 1998). Es esencial que la pala se posicione tangencialmente al cuero

cabelludo, formando un ángulo de 45° con la línea media del surco central, induciendo un flujo de corriente en dirección postero-anterior (Conforto, Z'Graggen, Kohl, Rosler, & Kaelin-Lang, 2004). Con el fin de mantener la pala sobre el “hot spot”, el investigador señalará el lugar de estimulación mediante una marca, que podrá realizarse directamente sobre la piel. De esta manera el investigador tendrá una señal de referencia que le permitirá aplicar siempre la estimulación sobre el lugar deseado.

- Intensidad del estímulo: en algunas ocasiones el investigador define la intensidad del estímulo en base a la amplitud del PME (Ziemann et al., 1998). En otras situaciones se determinará en base al valor de un umbral motor, entendido como la intensidad mínima de estimulación magnética necesaria para evocar una respuesta muscular (Ziemann, Rothwell, & Ridding, 1996). De acuerdo con Rossini (Rossini et al., 1994) el umbral motor en reposo (UMr) se define como la intensidad mínima de estimulación necesaria para evocar PMEs con una amplitud de un mínimo de 50 μ V, en al menos el 50% de una serie consecutiva de estímulos, por ejemplo, de un total de 10 (Kammer, Beck, Thielscher, Laubis-Herrmann, & Topka, 2001). El umbral motor activo (UMa) se define como la intensidad mínima de estimulación que produzca un PME de 150-200 μ V en el músculo contraído (alrededor de un 10-20% de la fuerza máxima isométrica) (Baumer et al., 2009). El umbral motor refleja la excitabilidad de un núcleo de neuronas, y es producto tanto de la excitabilidad de cada neurona como de su densidad local. Se cree que el umbral motor podría ser el reflejo de la excitabilidad de la membrana de las neuronas corticoespinales y las interneuronas que proyectan sobre ellas dentro de la corteza motora, así como de la excitabilidad de las neuronas motoras de la médula espinal, de las uniones neuromusculares y del propio músculo (Ziemann, 2004; Ziemann, Lonnecker, et al., 1996). Por lo tanto, cuando analizamos el umbral motor, estamos comprobando cual es el nivel de excitabilidad de las neuronas de la corteza motora

primaria (M1) en las que se encuentra representado el músculo registrado. Además, el umbral motor nos proporciona información acerca de la eficacia de una cadena de sinapsis que parten de las neuronas corticales presinápticas y finalizan en el músculo (Kobayashi & Pascual-Leone, 2003). Hemos de tener en cuenta que estos umbrales motores pueden verse condicionados por la existencia de alguna patología. Por ejemplo, la esclerosis múltiple, y las lesiones cerebrales o medulares a menudo incrementan el valor del umbral motor (Boniface, Mills, & Schubert, 1991; Boniface, Schubert, & Mills, 1994; Chistyakov et al., 2001; Davey et al., 1998).

1.2.2.2.- Pulsos pareados:

En esta técnica se combina la aplicación de un estímulo magnético test (ET) sobre la corteza motora primaria (M1), con un estímulo condicionante (EC) que podrá ser administrado sobre diferentes regiones del sistema nervioso, como la corteza premotora (Civardi, Cantello, Asselman, & Rothwell, 2001), o la corteza parietal posterior (Koch et al., 2007) (ver figura 5).

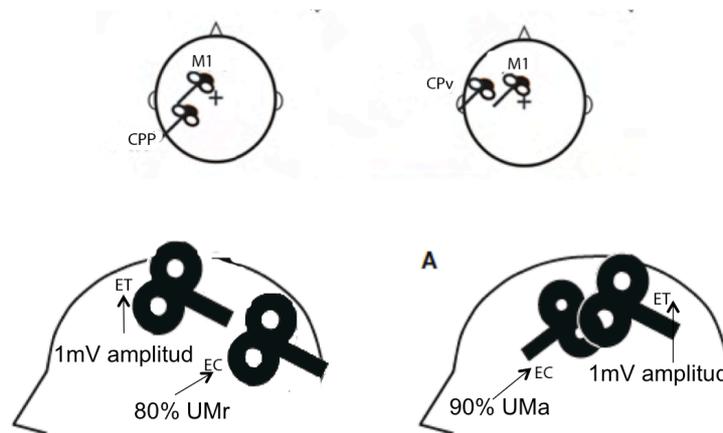


Figura 5 Esquema localización e intensidad de estímulos para la exploración de conexiones cortico-corticales entre CPP-M1 y entre CPv-M1.

Los pulsos podrán aplicarse a través de una misma pala magnética (Kujirai et al., 1993), o utilizando una pala diferente para cada uno de los estímulos (Hanajima et al., 2001) . La aplicación de pulsos pareados de EMT nos capacita para examinar las vías de interacción, tanto inhibitoras como facilitadoras, que se producen tanto a nivel intracortical (dentro de una misma área cerebral) como cortico-cortical (entre áreas cerebrales diferentes), así como la influencia que las señales aferentes ejercen sobre M1 (Reis et al., 2008). El resultado de la estimulación pareada (inhibidor vs. facilitador) dependerá de la intensidad de los estímulos, el intervalo de tiempo entre estímulos, y la dirección del flujo de corriente (Kobayashi & Pascual-Leone, 2003) (ver figura 6).

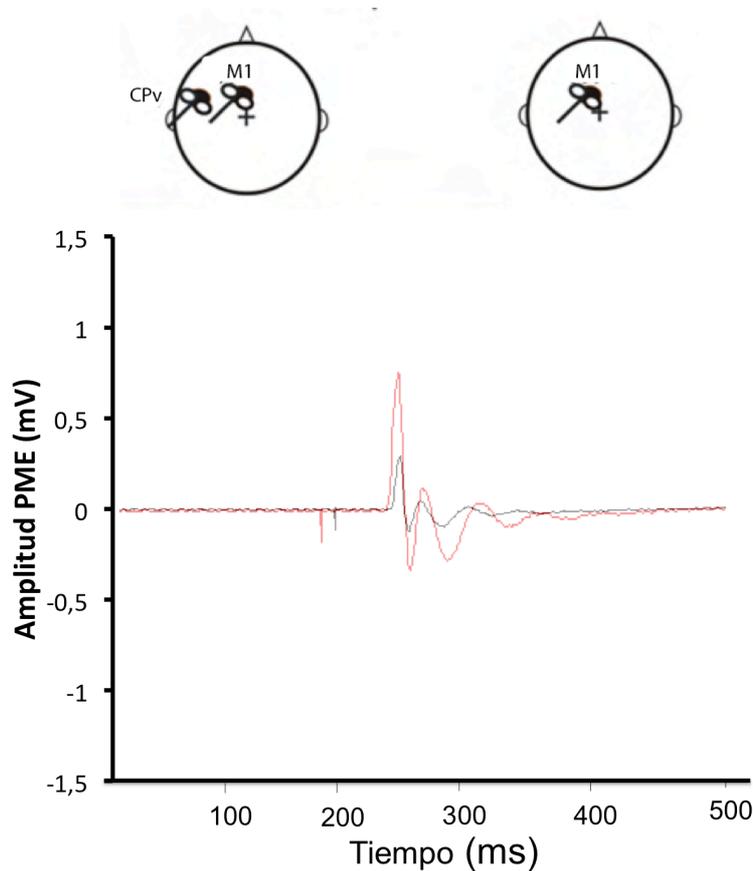


Figura 6 Estimulación de interacciones cortico-corticales facilitadoras entre CPv-M1 aplicando pulsos magnéticos pareados. En la gráfica se muestra la amplitud del PME al aplicar pulsos simples (en negro) y pulsos pareados (en rojo). Se puede observar como la aplicación del EC sobre la CPv produce un aumento en la amplitud del PME.

Resumen

- La EMT es una herramienta de estimulación cortical de gran ayuda para el estudio de la fisiología cerebral.
- Se caracteriza por ser no invasiva, indolora, y por presentar una gran resolución temporal.
- Aplicada mediante pulsos simples permite conocer el estado en el que se encuentra el tracto corticoespinal. En sujetos sanos, permite inferir el nivel de excitabilidad de la región de M1 estimulada.
- Mediante la aplicación de pulsos pareados se pueden estudiar las interacciones, tanto inhibitoras como excitadoras, existentes entre diferentes regiones corticales, contra e ipsilaterales (p.ej.: CPv-M1; CPP-M1).

**Capítulo 2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS DEL TRABAJO DE
INVESTIGACIÓN.**

2.1.- Experimento 1

2.1.1.- Hipótesis:

- La actividad de las conexiones entre CPv-M1 se verá modulada durante la observación de una acción de alcance y agarre ejecutada por otro individuo.
- La modulación de las conexiones entre CPv-M1 estará condicionada por el componente volitivo que la acción observada induzca en el observador.

2.1.2.- Objetivos:

- Explorar si la conectividad entre CPv-M1 se modifica en respuesta a la observación de acciones de alcance y agarre.
- Testar si la modulación de la conectividad entre CPv-M1 se ve condicionada por el componente volitivo que la acción presentada induce en el sujeto que la observa.

2.2.- Experimento 2

2.2.1.- Hipótesis

- El programa motor, activado por el sistema de neuronas espejo durante la observación de acciones, no es específico de la musculatura ejecutora de la acción observada

2.2.2.- Objetivo

- Determinar qué tipo de programa motor activa el sistema de neuronas espejo durante la observación de acciones: uno específico de la acción observada, en términos de musculatura involucrada; o bien un programa motor, más abstracto, que permitiera al observador alcanzar el objetivo de la acción observada.

2.3.- Experimento 3

2.3.1.- Hipótesis

- La observación de un modelo de ejecución no será un método de aprendizaje más eficaz que la práctica física de una tarea de precisión, en la que se golpee una bola mediante abducción del dedo índice.

2.3.2.- Objetivo

- Conocer si la presentación de un modelo de ejecución que muestre las características cinemáticas del movimiento reporta beneficios respecto a la práctica física durante el proceso de aprendizaje de una tarea de golpeo preciso de un bola.

2.4.- Experimento 4

2.4.1.- Hipótesis

- El nivel de predicción del resultado de una acción entrenada previamente se verá condicionado por el tipo de protocolo de aprendizaje puesto en práctica por el observador.

2.4.2.- Objetivo

- Analizar el efecto que diferentes protocolos de aprendizaje motor ejercen sobre la capacidad de predecir el resultado de una acción previamente aprendida.

2.5.- Experimento 5

2.5.1.- Hipótesis

- La excitabilidad de la corteza motora primaria, durante la observación de una acción aprendida con anterioridad, se verá condicionada por el protocolo de aprendizaje puesto en práctica por el observador.
- La conectividad entre CPv-M1, y la conectividad entre CPI-M1 se verá condicionada por el tipo de protocolo de aprendizaje experimentado previamente por el observador.

2.5.2.- Objetivos

- Estudiar si la excitabilidad de la corteza motora primaria durante la observación de un patrón motor recién adquirido se ve condicionada por el protocolo de aprendizaje motor puesto en práctica previamente por el observador.
- Analizar si la conectividad entre CPv-M1, y la conectividad entre CPI-M1 se modula de diferente manera durante la observación una acción en función del protocolo de aprendizaje motor al que el observador fuera expuesto previamente.

**Capítulo 3. ESTUDIO DE LAS PROPIEDADES DE
ACTIVACIÓN DEL SISTEMA DE NEURONAS ESPEJO EN
HUMANOS.**

3.1.- Experimento 1: “Interacciones entre la Corteza Motora Primaria y la Corteza Premotora Ventral durante la observación de acciones nocivas y naturales”

3.1.1.- Resumen:

Dentro del sistema motor existen áreas corticales, como la corteza motora primaria (M1) y la corteza premotora ventral (CPv), que se activan durante la observación de acciones ejecutadas por otros individuos. Sin embargo, todavía no se ha demostrado si las conexiones entre estas áreas se activan durante la observación de acciones, ni si dichas conexiones ven modificada su actividad a partir del componente volitivo de la acción observada. En este estudio, mediante la utilización de pulsos pareados de estimulación magnética transcraneal (EMT), evaluamos la excitabilidad de las conexiones entre CPv-M1 durante la observación de vídeos en los que se mostraba una mano humana ejecutando un movimiento de alcance y agarre de una bola (video de agarre natural) o de un soldador encendido (video de agarre nocivo). Los resultados muestran que la observación de la acción de agarre natural produce un aumento de la excitabilidad de M1, y modula la conectividad entre CPv-M1 a lo largo del video. Durante la observación de la acción de agarre nocivo no se induce ninguna modulación en la conectividad entre CPv-M1, aunque esta conectividad se encuentran reducida durante todo el vídeo. Estos resultados demuestran que las conexiones entre CPv-M1 son moduladas de forma diferente en función de si la acción observada se quisiera, o no, ejecutar en la vida real.

3.1.2.- Introducción

Estudios neurofisiológicos en macacos han identificado unos grupos de neuronas que se activan tanto cuando el animal observa una acción dirigida hacia un objeto, como cuando la acción es ejecutada por dicho macaco (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996). Estas neuronas, denominadas neuronas espejo, podrían permitir al mono, a través de un mecanismo de comparación entre lo observado-ejecutado, reconocer las acciones ejecutadas por los demás.

Estudios de neuroimagen realizados con humanos indican que el cerebro humano alberga también un sistema de neuronas espejo (Buccino et al., 2001; Buccino, Lui, et al., 2004). Existen evidencias que sugieren que la observación de una acción recluta una red de áreas neuronales, entre las que se encuentran la cisura frontal inferior, el lóbulo parietal inferior, la corteza temporal superior y la corteza premotora ventral (Craighero et al., 2007; Rizzolatti & Craighero, 2004).

En los últimos años, estudios con estimulación magnética transcraneal (EMT) han comenzado a explorar la activación de la corteza motora humana durante la observación de acciones ejecutadas por otros (Fadiga et al., 2005). Estos estudios han proporcionado evidencias de que la observación de acciones provoca una facilitación específica de los músculos involucrados en la ejecución del movimiento observado (Fadiga et al., 1995; Strafella & Paus, 2000). Es más, existe un acoplamiento temporal entre la excitabilidad cortical y la dinámica del movimiento de alcance-agarre observado de forma pasiva (Gangitano et al., 2001). La idea en la que se basan estos experimentos es que, si la observación de un movimiento activa la corteza premotora del ser humano, esta activación podría inducir un aumento de los potenciales motores evocados (PMEs) inducidos mediante un pulso de estimulación magnética transcraneal aplicado sobre la corteza motora primaria (Fadiga et al., 1995). La asunción de que el cambio del PME está relacionado con procesos computacionales de áreas premotoras se basa en evidencias indirectas (Fadiga et al., 2005; Fadiga et al., 1995). Un estudio reciente, en el que se utilizó EMT repetitiva, ha

demostrado que una lesión virtual de la corteza premotora ventral condiciona la facilitación de las neuronas espejo (A. Avenanti, 2007). Por lo tanto, la actividad de la corteza premotora ventral parece ser crucial para que, durante la observación pasiva de acciones, se de una facilitación del PME. Sin embargo, poco se sabe acerca del mecanismo neurofisiológico responsable de la influencia que la CPv ejerce sobre la facilitación de M1 durante la observación de acciones.

Estudios recientes han demostrado también que, mediante la utilización de pulsos pareados de estimulación magnética transcraneal, es posible analizar la conectividad funcional entre diferentes áreas corticales del cerebro humano (Koch & Rothwell, 2009). En este método se aplica primero un estímulo condicionante (EC) con el fin de activar posibles tractos, cuyo origen se encuentra en áreas corticales como por ejemplo la corteza parietal posterior (CPP) o las cortezas premotoras ventral (CPv) y dorsal (CPd) (Baumer et al., 2009; Civardi et al., 2001; Davare, Lemon, & Olivier, 2008; Koch et al., 2007; Koch et al., 2008; Koch et al., 2006). A continuación, un segundo estímulo, o estímulo test (ET), es aplicado sobre M1 unos pocos milisegundos después de la aplicación del EC, con el fin de comprobar si este último provoca alguna modificación en la excitabilidad de M1, lo cual reflejaría una activación del tracto cortico-cortical específico (Koch & Rothwell, 2009).

Una cuestión todavía no abordada en el ámbito del sistema de neuronas espejo es si la excitabilidad cortical se ve modulada por la intención que el vídeo induzca en el observador. Es decir, cómo se comporta el sistema espejo cuando observamos un movimiento que no quisiéramos ejecutar en la vida real (p.ej.: un movimiento de alcance dirigido hacia un objeto nocivo). Estudios previos con EMT han reportado una supresión del PME durante la observación de una aguja incidiendo sobre partes corporales de otra persona (A. Avenanti, Buetti, Galati, & Aglioti, 2005; A. Avenanti, Minio-Paluello, Sforza, & Aglioti, 2009; Fecteau, Pascual-Leone, & Theoret, 2008), así como una facilitación del PME durante la observación de movimientos imposibles de ejecutar desde un punto de vista biomecánico (A. Avenanti, Bolognini, Maravita, & Aglioti,

2007; Romani, Cesari, Urgesi, Facchini, & Aglioti, 2005), sugiriendo la existencia de un componente aferente en las acciones observadas (A. Avenanti et al., 2007). Un apunte interesante es que la modulación hallada fue específica de aquellos músculos que eran observados mientras se les aplicaba un estímulo doloroso (A. Avenanti, Minio-Paluello, Bufalari, & Aglioti, 2006; A. Avenanti et al., 2009). En nuestro estudio, por tanto, quisimos explorar la modulación de la actividad del músculo primer dorsal interóseo (PDI) durante la observación de acciones de alcance naturales (alcanzar para agarrar una bola) y acciones de alcance nocivas (alcanzar para agarrar la parte distal de un soldador). Este planteamiento nos permitió examinar el efecto del componente volitivo de la acción observada en la modulación del PME, sin influencias del componente aferente.

3.1.3.- Hipótesis:

- La actividad de las conexiones entre CPv-M1 se verá modulada durante la observación de una acción de alcance y agarre ejecutada por otro individuo.
- La modulación de la actividad de las conexiones CPv-M1 estará condicionada por el componente volitivo que la acción observada induzca en el observador.

3.1.4.- Objetivos:

- Explorar si la conectividad entre CPv-M1 se modifica en respuesta a la observación de acciones de alcance y agarre.
- Testar si esta modulación se ve condicionada por el componente volitivo que la acción presentada induce en el sujeto que la observa.

3.1.5.- Material y método

3.1.5.1.- Participantes.

Once sujetos sanos diestros (4 mujeres y 7 hombres; $n = 11$) participaron en este estudio después de dar su consentimiento informado. Ninguno de los sujetos presentaba impedimentos neurológicos ni contraindicaciones para la aplicación de la EMT (Wassermann, 1998). El procedimiento experimental fue aprobado por el Comité Ético de la Universidad de La Coruña.

3.1.5.2.- Videos.

Se mostraron tres vídeos (A, B y C) en un monitor de PC de 21 pulgadas (figura 7). Los tres vídeos mostraban un mismo entorno, consistente en una mesa. El vídeo A mostraba una acción de alcance y preparación del agarre de una bola (agarre natural) con los dedos índice y pulgar del brazo derecho. Por otro lado, el vídeo B mostraba la misma acción de alcance y preparación del agarre, pero dirigida en esta ocasión hacia la parte distal de un soldador de metal (agarre nocivo). El soldador del vídeo B estaba encendido, de tal manera que se observaba el humo que emanaba del mismo. El primer fotograma de los vídeos A y B mostraba el brazo, apoyado en reposo sobre la mesa, y situado enfrente del objeto a alcanzar. Por otro lado, en el último fotograma se observaba el inicio de la fase de cierre de los dedos para la ejecución del agarre, justo antes del contacto con el objeto a agarrar. Por lo tanto, no se mostró el momento exacto del agarre. El vídeo C mostraba únicamente la mesa, sin el brazo ni el objeto, y fue utilizado como condición control.

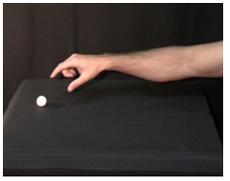
PULSO TMS / VÍDEO	INICIAL (300ms tras el comienzo del video)	FINAL (5900ms tras el comienzo del video)
VIDEO BOLA		
VIDEO SOLDADOR		
VIDEO NEUTRAL		

Figura 7 Principales fotogramas de los vídeos presentados (mano, soldador, control), e instante de aplicación de la EMT (inicial y final).

3.1.5.3.- Procedimiento general.

Los sujetos se sentaron cómodamente en una silla situada a 1 m frente al monitor de PC. Antes de presentar los vídeos, se llevó a cabo un bloque inicial de un total de 40 pulsos (20 simples y 20 pareados) durante los cuales los sujetos permanecían en reposo y con los ojos abiertos, con el fin de establecer los valores basales de las interacciones entre CPv-M1. En los siguientes bloques, los vídeos (A, B y C) fueron presentados mientras se aplicaba la EMT, tanto mediante estimulación simple como pareada, tanto al principio del vídeo (300 ms después de su comienzo) como al final del mismo (5900 ms tras el inicio del vídeo) (figura 8). Trescientos milisegundos es el tiempo necesario para que estímulos visuales complejos alcancen áreas motoras/premotoras (Carretie, Iglesias, Garcia, & Ballesteros, 1997; Cuthbert,

Schupp, Bradley, Birbaumer, & Lang, 2000). Por lo tanto, durante los vídeos A y B los pulsos de EMT fueron aplicados cuando la mano estaba todavía en una posición estática y el movimiento de alcance todavía no había sido iniciado (pulso inicial), así como durante el inicio del movimiento de pinza entre el dedo índice y el pulgar (pulso final). Cada vídeo fue mostrado en 40 ocasiones (para un total de 120) de forma aleatoria, y distribuidos en dos bloques de 60 intentos, con un intervalo de 5 minutos entre cada bloque. Para cada vídeo hubo un total de 10 intentos por condición de EMT (pulso simple y pareado, pulsos inicial y final) lo que suma un total de 40 pulsos. El tiempo entre pulsos fue aleatorizado entre 6000 ms y 10000 ms. El momento de los pulsos (inicial versus final), el tipo de estimulación (pulso simple versus pulso pareado) y el vídeo mostrado fueron aleatorizados.

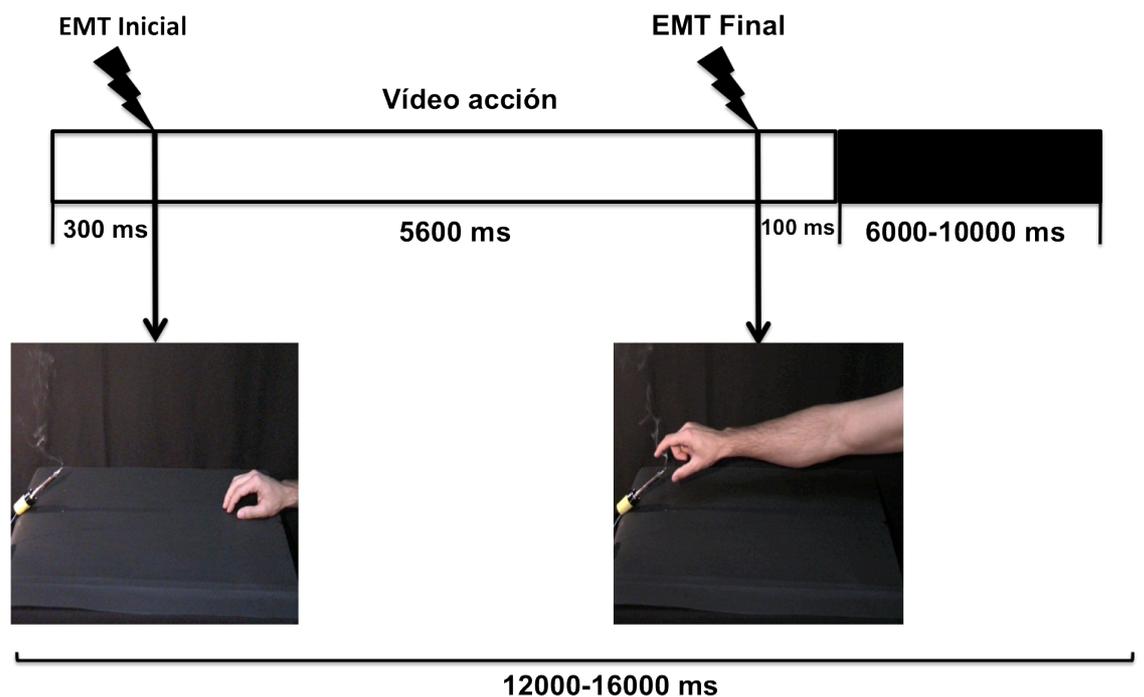


Figura 8 Protocolo general del estudio. En la figura se muestran las características del vídeo presentado, y los instantes exactos en los que se aplicaba el pulso de EMT, en relación a la duración total del vídeo.

3.1.5.4.- Procedimiento EMT.

Utilizamos una técnica de estimulación mediante pulsos pareados en la que se usaron dos máquinas Magstim 200 de alta-potencia (Magstim Co., Whitland, Dyfed, Reino Unido). En primer lugar la intensidad del estímulo test (ET), aplicado sobre la M1 del hemisferio izquierdo, fue ajustada para evocar un PME de aproximadamente 1mV de amplitud en el PDI derecho en reposo. El área motora de la mano se definió como el punto en donde la estimulación evocaba el PME de mayor amplitud en el músculo PDI contralateral. El estimulador test se conectó a una pala pequeña con forma de ocho (50mm de diámetro externo). La intensidad del estímulo condicionante (EC), aplicado sobre la CPv, fue ajustada al 90% del umbral motor activo (UMa). Definimos el UMA como la intensidad mínima necesaria para evocar 5 pequeñas respuestas (de aproximadamente 200 μ V) en el músculo PDI derecho en una serie de 10 estímulos, con el sujeto realizando una pequeña contracción muscular del PDI. El estimulador condicionante fue conectado a una pala con forma de ocho de tamaño normal (70 mm de diámetro externo). Para la estimulación de M1, la pala se mantuvo siempre situada tangencialmente al cuero cabelludo, a 45° de la línea media, con el fin de inducir un flujo de corriente postero-anterior (PA) a lo largo del surco central. Utilizamos un sistema de neuro-navegación (Softaxix, E.M.S., Bologna, Italia) para situar la pala condicionante sobre la CPv de forma precisa, utilizando para ello imágenes anatómicas individuales, tomadas con resonancia magnética; esta técnica ha sido descrita con precisión con anterioridad (Koch et al., 2007). Las coordenadas individuales de cada lugar de estimulación fueron normalizadas a posteriori dentro del sistema de coordenadas del Instituto Neurológico de Montreal y luego promediadas. El centro de la pala fue situado tangencialmente al cráneo con el mango apuntando hacia abajo y ligeramente posterior (10°). La media de las coordenadas normalizadas de la situación de la CPv fueron $-52.8^\circ \pm 4.1$, $11.6^\circ \pm 3.8$ y $35.1^\circ \pm 4.5$ mm (media \pm desviación típica de los ejes x , y , z , respectivamente).

El EC precedió siempre al ET, siendo 6 ms el intervalo de tiempo entre los dos. Tanto la intensidad del EC como el intervalo de tiempo entre EC y ET fueron establecidas siguiendo las indicaciones de Bäumer y colaboradores (Baumer et al., 2009). No se utilizaron otros intervalos de tiempo con el fin de limitar el número de estímulos aplicados a cada sujeto durante una misma sesión experimental.

3.1.5.5.- Adquisición de datos.

Las señales electromiográficas (EMG) fueron registradas en el músculo primer dorsal interóseo (PDI), utilizando para ello electrodos de superficie de copa Ag/AgCl, con un diámetro de 9 mm. El electrodo activo fue situado sobre el vientre muscular y el electrodo de referencia sobre la articulación metacarpo-falángica del dedo índice. Las respuestas fueron ampliadas con un amplificador Digitimer D360 (Digitimer Ltd., Welwyn Garden City, Hertfordshire, Reino Unido) a través de filtros programados a 20 Hz y 2 Hz con una frecuencia de registro de 5 kHz, siendo grabadas con un ordenador mediante el programa informático SIGNAL (Cambridge Electronic Devices, Cambridge, Reino Unido). Los estimuladores magnéticos fueron disparados utilizando el programa SIGNAL y una interfaz de adquisición de datos CED. Los vídeos fueron presentados utilizando el programa informático Superlab (Cedrus Corporation, CA, USA) y sincronizados con el CED gracias a una tarjeta PCI, con el fin de controlar el momento de aplicación de los pulsos.

Durante la aplicación de pulsos simples de EMT (sólo ET) se estudió la actividad de M1 a través del análisis de la amplitud del PME (diferencia pico máximo-mínimo). Se promedia la amplitud de los PMEs para cada condición experimental. Para conocer el efecto que el EC ejercía sobre el PME mediante pulso simple se tomaron los valores promedio de la amplitud pico a pico de la respuesta muscular (PME) para cada una de las condiciones. Estos valores se analizaron como el porcentaje que suponían en relación a la amplitud del PME en la condición correspondiente de pulso simple. Esto nos permite saber si la

facilitación del PME mediante la aplicación del EC, hallada con los sujetos en reposo, se mantiene durante la observación de los vídeos.

3.1.5.6.- Análisis estadístico.

Se llevó a cabo una prueba t de Student para muestras pareadas con el objeto de comparar el valor absoluto del PME del pulso simple y del pulso pareado cuando el sujeto se encontraba relajado, evaluando así, en reposo, el efecto del EC sobre el ET.

Dos ANOVAs de medidas repetidas fueron realizadas por separado. Una de ellas para los PMEs en la condición pulso simple (M1), y la otra para los PMEs durante la estimulación pareada (CPv-M1). Los factores principales en la ANOVA fueron el tiempo del pulso (inicial, final) y el vídeo presentado (bola, soldador de metal y control). En el caso de hallar una interacción significativa se realizó un análisis post-hoc con la corrección de Bonferroni. Ningún dato violó la asunción de normalidad. El grado de significación se estableció en $p \leq 0.05$.

3.1.6.- Resultados

El análisis mostró que los potenciales motores evocados en reposo, a partir del pulso condicionante aplicado sobre la CPv, fueron significativamente más amplios ($t_{10} = 2.49$, $p < 0.05$) en comparación con aquellos evocados tras el estímulo simple aplicado sobre M1 indicando un efecto facilitador por parte del EC (figura 9).

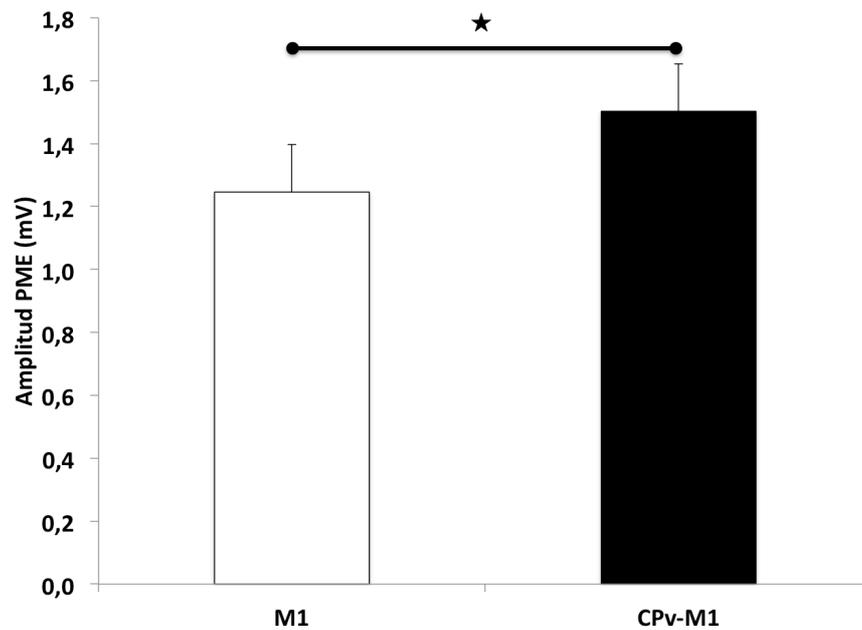


Figura 9 Comparación de la excitabilidad de las conexiones M1-CPv y la del área M1. El nivel de activación fue registrado con los sujetos en reposo. El símbolo * indica $p < 0.05$.

La ANOVA realizada con los valores absolutos del PME cuando se aplicó un pulso simple mostró una interacción significativa tiempo x video ($F_{2,20} = 3.75$, $p = 0.045$). El análisis post-hoc no mostró diferencias en los valores entre vídeos en el pulso inicial. Sin embargo, para el vídeo de agarre natural, los PME fueron significativamente más amplios en el pulso final en comparación con el pulso inicial ($t_{10} = 4.22$, $p = 0.002$; Fig. 10). No se hallaron cambios significativos al comparar pulso inicial-final durante la observación del agarre nocivo ni del vídeo control, aunque se halló una tendencia significativa en el vídeo de agarre nocivo, en el cual el PME en el pulso inicial fue menor que en el pulso final ($t_{10} = 1.9$, $p = 0.08$; Fig. 10). Sin embargo, cuando la ANOVA se realizó con sólo dos vídeos (natural y nocivo) se halló un efecto principal del factor tiempo ($F_{1,10} = 12.78$, $p = 0.005$), pero no interacción tiempo x vídeo. El análisis post-hoc, agrupando ambos vídeos, reveló un incremento significativo del PME para el pulso final, en comparación con el inicial ($p = 0.005$). Por lo tanto, el pulso de EMT simple moduló de la misma manera tanto el vídeo de agarre natural como el nocivo.

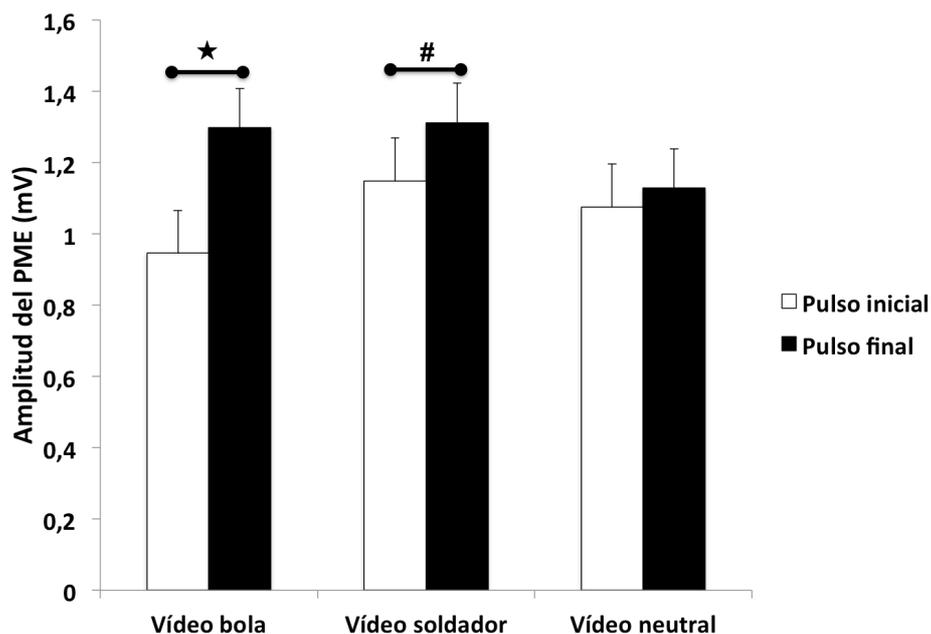


Figura 10 Tamaño del PME en respuesta a la aplicación de pulsos simples durante la observación de los vídeos. La amplitud del PME se vio incrementada, tanto en la condición bola, como en la condición soldador, al comparar pulso inicial y pulso final. El símbolo * indica $p < 0.05$; el símbolo # indica $p = 0.08$.

En el caso del pulso pareado, la ANOVA realizada tomando el porcentaje de la amplitud pico a pico en relación al ET aplicado sobre M1 e inducido por el EC aplicado sobre la CPv, mostró un efecto principal del factor vídeo ($F_{2,20} = 3.58$, $p = 0.044$), así como una interacción significativa tiempo x vídeo ($F_{2,20} = 5.17$, $p = 0.013$). Cuando la ANOVA se llevó a cabo tomando sólo dos vídeos (agarre natural-agarre nocivo) se halló también una interacción significativa tiempo x vídeo ($F_{1,10} = 5.3$, $p = 0.03$). El análisis post-hoc mostró una disminución significativa ($t_{10} = 2.67$, $p = 0.02$) del tamaño del PME condicionado durante el pulso final, en comparación con el evocado en el pulso inicial, cuando los sujetos observaban el vídeo de agarre natural (figura 11). No se hallaron cambios en el PME condicionado al comparar pulso inicial y pulso final durante la observación del agarre nocivo y del vídeo neutral. Sin embargo, la amplitud de los PMEs durante el vídeo nocivo, tomados en conjunto, se mostraron significativamente menores que los evocados durante el vídeo neutral ($p = 0.042$). A mayores, la amplitud del PME condicionado durante el

pulso inicial fue mayor durante la observación del agarre natural, en comparación con el agarre nocivo ($t_{10} = 1.9$, $p = 0.046$). Sin embargo, no se hallaron diferencias significativas entre estos videos durante la aplicación del pulso al final del video (figura 11).

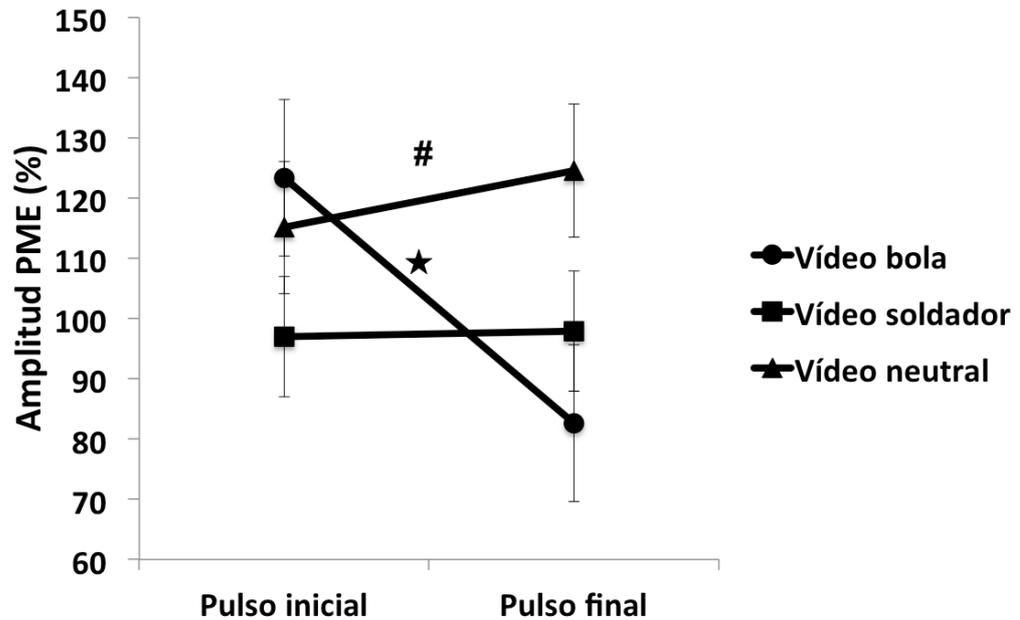


Figura 11 Tamaño del PME a partir de los pulsos pareados CPv-M1. Se halló una modulación significativa durante la observación del video de alcance de la bola (*), pero no se halló ninguna modulación en los videos soldador y neutral. Sin embargo, si obviamos el instante de aplicación del pulso de EMT, el tamaño del PME durante el video neutral fue significativamente mayor que para el video del soldador (#). Además, el tamaño del PME en el pulso inicial durante la observación del video de agarre natural (bola) fue mayor que para el video del agarre nocivo

3.1.7.- *Discusión*

El presente estudio revela que la excitabilidad de M1 y de la conexión CPv-M1 es específicamente modulada durante la observación de un movimiento de alcance y agarre, ejecutado por otros individuos. Los cambios en la conexión CPv-M1 se modulan de acuerdo con el tipo de agarre observado, siendo evidente para una acción de agarre natural, pero no cuando la acción de agarre se dirige hacia un objeto nocivo.

3.1.7.1.- Cambios en la excitabilidad de MI

No se hallaron diferencias en la amplitud del PME de los pulsos iniciales entre los diferentes vídeos, incluso cuando el vídeo neutral no mostraba mano alguna. Aunque se ha sugerido que la observación de una mano estática al inicio de una acción de alcance podría ser suficiente para inducir una activación mínima de la excitabilidad cortico-espinal (Gangitano et al., 2004), dicha explicación no concuerda con los resultados obtenidos durante el vídeo neutral. Por lo tanto, no parece probable que los valores del PME obtenidos durante el pulso inicial de EMT, para los vídeos de alcance, sean el reflejo de la activación de las neuronas premotoras canónicas (Craighero et al., 2007; Grezes et al., 2003), las cuales parecen describir la acción observada de acuerdo con su objetivo. Si fuera este el caso, debiéramos esperar una amplitud menor del PME en el pulso inicial durante la observación del vídeo neutral, en comparación con los vídeos que muestran una acción de alcance. Otros estudios muestran que los efectos sobre la conducta del sujeto que observa se producen únicamente cuando se activa, en el observador, la intención de agarrar el objeto (Bub, Masson, & Bukach, 2003; Tipper, Paul, & Hayes, 2006). Por lo tanto, es posible que las imágenes de objetos estáticos del presente estudio (bola y soldador) no sean capaces de activar la acción de agarre al comienzo del vídeo y por ello no se observen diferencias en las amplitudes del PME. Una explicación alternativa, y más conservadora, es que un incremento en el nivel de alerta al comienzo de los vídeos pudiera haber enmascarado la pequeña modulación del sistema espejo en los vídeos de agarre. Sin embargo, el efecto de la atención sobre el tamaño del PME no ha sido confirmado. Mientras algunos autores no han hallado un efecto significativo de la atención (Kiers et al., 1993), otros han hallado una facilitación significativa del PME en respuesta a la aplicación de EMT repetitiva, a una frecuencia de 5 Hz, cuando se le indicaba al sujeto que prestara atención a la mano que era estimulada (Conte et al., 2008).

Nuestros resultados muestran un incremento significativo en la amplitud del PME en el pulso final sólo cuando los sujetos se encontraban

observando los vídeos de agarre. Esta modulación está en consonancia con estudios previos (Gangitano et al., 2001), en los que se demostró que la amplitud del PME se veía aumentada cuando los sujetos observaban una acción de alcance y agarre. Aunque en nuestros vídeos no se llegaba a mostrar la acción de agarre, la facilitación del PME en el último fotograma confirma que las neuronas espejo se activan durante la presentación de la acción. Estos resultados están en consonancia con la idea de que las neuronas espejo se activan en la parte final de la acción observada, incluso cuando ésta se oculta y, por tanto, puede únicamente ser inferida (Umiltà et al., 2001). Por otra parte, Gangitano y colaboradores (Gangitano et al., 2004) han sugerido que el plan motor es cargado por completo al comienzo de la observación y que, una vez la acción comienza, éste tiende a proceder a su finalización sin importar el hecho de que se produzcan cambios en las señales visuales percibidas.

3.1.7.2.- Modulación CPv-M1

En línea con los hallazgos logrados en otros estudios (Baumer et al., 2009), cuando los sujetos se encontraban en reposo y no estaban observando vídeo alguno, un pulso condicionante aplicado sobre la CPv al 90% del UMA fue capaz de inducir una facilitación sobre la M1 ipsilateral. Esta interacción cortico-cortical se moduló de forma específica cuando los sujetos estaban observando el vídeo de agarre de la bola, pero no así cuando lo observado era el vídeo del agarre nocivo o el vídeo neutral.

El efecto facilitador hallado en reposo está en consonancia con estudios previos realizados con macacos (Cerri, Shimazu, Maier, & Lemon, 2003; Shimazu, Maier, Cerri, Kirkwood, & Lemon, 2004) en los que se demostró una facilitación de corta latencia desde la corteza premotora ventral (área F5) sobre la salida motora de M1. Estos estudios sugieren que el mecanismo que más probablemente pueda explicar este efecto es la facilitación, a través de entradas cortico-corticales enviadas desde F5 ó de ondas I cortico-espinales evocadas desde M1. Recientemente, se ha mostrado que un prepulso sobre la CPv es

capaz de inhibir M1 (Davare et al., 2008). Esta inhibición contrasta con la facilitación hallada en nuestro estudio, incluso cuando el intervalo de tiempo entre pulsos en ambos estudios sea el mismo (6ms). Es probable, por tanto, que este efecto opuesto se deba a los diferentes parámetros utilizados en el pulso condicionante. Mientras en nuestro estudio la intensidad del pulso de EMT aplicado sobre la CPv fue establecido al 80% del UMA, en el estudio de Davare la intensidad se ajustó al 80% del umbral motor en reposo (Davare et al., 2008). Por consiguiente, las proyecciones facilitadoras e inhibitoras que, desde la CPv condicionan la actividad de M1, parecen ser sensibles a la intensidad utilizada para el estímulo condicionante. Este efecto, condicionado por la intensidad, ha sido también demostrado para las conexiones existentes entre la corteza premotora dorsal (CPd) y M1 (Baumer et al., 2006; Koch et al., 2006; Mochizuki, Huang, & Rothwell, 2004).

La facilitación CPv-M1 fue modulada durante la observación del vídeo que mostraba la mano alcanzando la bola. La facilitación hallada al inicio del vídeo (cuando la mano estaba en posición estática) se tornó inhibición en el momento del agarre. En humanos, poco se sabe acerca de la naturaleza de las conexiones CPv-M1 en reposo, así como de la posible modulación de estas interacciones durante los movimientos de alcance y agarre. Estudios recientes demostraron que las interacciones entre CPv y M1 son moduladas durante acciones de agarre, de tal manera que la inhibición CPv-M1 en reposo se torna en facilitación durante la preparación o ejecución de un agarre (Davare et al., 2008; Davare, Montague, Olivier, Rothwell, & Lemon, 2009). Aun cuando nuestro estudio mostró un cambio opuesto, teniendo en cuenta que nosotros hallamos que la facilitación inicial se volvió inhibición, los últimos datos siguen siendo reflejo de una modulación específica de la interacción CPv-M1, ocurrida durante la observación de una acción similar. Por lo tanto, como ha sido sugerido previamente (Gangitano et al., 2001), es razonable argumentar que la observación de movimientos naturales podría reclutar la actividad de los mismos circuitos corticales que controlan normalmente la ejecución de acciones (Rizzolatti & Luppino, 2001).

La observación de un movimiento ejecutado con el fin de agarrar un objeto nocivo no indujo ningún cambio en la excitabilidad de las conexiones CPv-M1, a lo largo de todo el vídeo, incluso cuando la acción observada, y las características cinemáticas de la mano eran idénticas en ambos vídeos. Sin embargo, la fortaleza de la conectividad CPv-M1 se redujo, en comparación con las demás condiciones, al inicio del vídeo, cuando a los sujetos se les presentó el objeto potencialmente nocivo. Por lo tanto, la excitabilidad de la conectividad CPv-M1 se moduló independientemente de la excitabilidad de M1 en solitario, ya que hallamos un incremento de la excitabilidad de M1 (como muestra la amplitud del estímulo no condicionado) que no se da en el caso de la interacción CPv-M1 (como muestra el análisis de la amplitud de los PMEs condicionados). Por lo tanto, podemos argumentar que el decremento de la actividad en la conectividad CPv-M1, acaecida durante la observación del objeto nocivo, es reflejo de una modulación específica de la actividad de estas áreas corticales. Esta diferencia en la modulación CPv-M1 entre los dos vídeos de alcance podría depender de las distintas sensaciones somáticas que cada objeto evoca. Varios estudios han demostrado, utilizando EMT, que la observación de estímulos dolorosos, aplicados sobre el cuerpo de otros individuos provoca un decremento del PME específico del músculo que está siendo dolorosamente estimulado (A. Avenanti et al., 2006; A. Avenanti et al., 2009). Sin embargo, en nuestro estudio, el PDI no es el objetivo de la estimulación dolorosa y, por tanto, la sensación somática aferente debe ser excluida. Además, los sujetos no reportaron ninguna sensación aversiva o de disgusto tras la observación del vídeo del objeto nocivo, que pudiera afectar a la modulación CPv-M1 (Hajcak et al., 2007; Oliveri et al., 2003). Sin embargo, todos ellos coincidieron en que no ejecutarían la acción observada en su vida real. Por lo tanto, parece que en el presente estudio la intención de la acción es responsable de las diferencias halladas en la modulación de la actividad CPv-M1. Esto está en línea con estudios conductuales que demuestran que la representación motora, evocada en los sujetos durante la observación de acciones, puede ser modulada en sentido arriba-abajo a través de la interpretación que el observador realice sobre la intención del movimiento

observado (Liepelt, Cramon, & Brass, 2008). Es importante hacer hincapié en que no existen estudios previos con EMT que midan el efecto facilitador que provoca el observar un movimiento de alcance dirigido hacia un objeto nocivo y, por tanto, no se pueden llevar a cabo comparaciones directas con nuestro estudio.

3.1.8.- Conclusiones

- La observación pasiva de una acción de alcance y agarre natural provoca una facilitación del PME del músculo PDI y modula las conexiones existentes entre la CPv y M1.
- Durante la observación de una acción de alcance y agarre, dirigida hacia un objeto nocivo, la excitabilidad de las conexiones CPv-M1 se reduce, en comparación con el vídeo de alcance natural y el vídeo neutral.
- Los resultados sugieren que, durante la observación de acciones, las conexiones existentes entre CPv-M1 son moduladas de diferente manera en función de si la acción observada quisiera ser ejecutada, o no, en la vida real.

3.2.- Experimento 2: “Activación de programas motores durante la observación de acciones”

3.2.1.- Resumen

Existen en el cerebro humano ciertas áreas corticales que se activan tanto cuando una persona ejecuta una acción como cuando esta misma persona observa a otro individuo ejecutando una acción similar. Diversos estudios han demostrado que el observador activa un programa motor que reproduce la acción observada (resonancia motora). Sin embargo, no se ha demostrado todavía si el programa motor activado, vía observación de acciones, es muscularmente específico. En este estudio, gracias a la aplicación de pulsos simples de estimulación magnética transcraneal (EMT) sobre la corteza motora primaria (M1), hemos investigado si el programa motor activado por el Sistema Espejo es muscularmente específico, o bien codifica la acción observada en base a su objetivo. Los resultados muestran que, cuando los sujetos observan un efector biológico en frente de un objeto, la excitabilidad cortical se ve aumentada incluso en músculos no implicados en la ejecución del movimiento observado, pero que, sin embargo, están capacitados para alcanzar el objetivo de la acción presentada. Cuando los sujetos observan la interacción entre efector-objeto, el programa motor activado se torna muscularmente específico. Estos resultados sugieren que, cuando un sujeto observa una acción dirigida hacia un objeto, se produce una activación de programas motores en base al objetivo de la acción observada. Estos programas se transforman en muscularmente específicos cuando el sujeto observa al efector interaccionando con el objeto.

3.2.2.- Introducción

Cuando observamos a alguien ejecutando una acción, activamos un programa motor que replica el movimiento observado (Rizzolatti & Craighero, 2004). Estudios realizados con primates no humanos sugieren que, durante la observación de acciones, se activan un tipo especial de neuronas visuo-motoras (di Pellegrino et al., 1992). Este tipo de neuronas visuo-motoras, denominadas neuronas espejo, están capacitadas para transformar información sensitiva específica en un formato motor (Fabbri-Destro & Rizzolatti, 2008), lo que provoca que se vuelvan activas tanto cuando el mono ejecuta una acción como cuando observa a otra persona ejecutando dicha acción (Gallese et al., 1996). Estudios neuro-anatómicos han demostrado que las neuronas espejo, en humanos, se encuentran localizadas en cuatro áreas principales: el lóbulo parietal inferior, la corteza temporal superior, la cisura frontal inferior, y la corteza premotora ventral (Craighero et al., 2007). Además, se han llevado a cabo diversos estudios neurofisiológicos con el fin de investigar las principales características del sistema de neuronas espejo (Fadiga & Craighero, 2004). En este tipo de estudios la técnica más comúnmente utilizada ha sido la estimulación magnética transcraneal (EMT) aplicada sobre la corteza motora primaria, lo cual nos permite estudiar los cambios en el potencial motor evocado (PME) que se producen durante la observación de acciones.

La primera evidencia de la existencia de neuronas espejo en el ser humano fue descubierta por Fadiga y colaboradores (Fadiga et al., 1995), los cuales demostraron que el PME de un sujeto en reposo se veía modificado a través de la observación de un movimiento. Además, la modulación de este PME mimetiza el patrón de actividad muscular involucrado en la acción observada. Cuando un ser humano se encuentra observando una acción, se genera automáticamente una réplica interna de la misma en la corteza premotora del observador (Buccino et al., 2001). A este patrón de activación neuronal se lo ha denominado “resonancia motora”, la cual, a través de las conexiones existentes entre la corteza premotora ventral (CPv) y la corteza motora primaria (M1), llega a alcanzar las neuronas motoras (Borroni &

Baldissera, 2008; Montagna et al., 2005). El sistema de neuronas espejo, además de codificar acciones manuales, está capacitado también para activarse durante la observación de acciones en las que el efector es otro, como por ejemplo acciones ejecutadas con la boca o con el pie (Buccino et al., 2001; Liepert & Neveling, 2009).

Una de las cuestiones que todavía no han sido investigadas es si el patrón de actividad neuronal evocada durante la observación y ejecución de acciones es el mismo en términos de especificidad muscular. Varios estudios han indicado que, durante la observación de acciones se activa un programa motor específico que replica la acción observada en base a los músculos implicados en ella (Alaerts, Swinnen, & Wenderoth, 2009; Funase, Tabira, Higashi, Liang, & Kasai, 2007; Gangitano et al., 2001; Strafella & Paus, 2000). Sin embargo, recientemente, Borroni y Baldissera (Borroni & Baldissera, 2008) revelaron que, cuando observamos una acción, se produce una resonancia motora no sólo en la musculatura implicada en la acción observada, sino también en los músculos contralaterales. Así, concluyen que el sistema espejo aumenta la actividad de cualquier músculo que esté capacitado para alcanzar el mismo objetivo que la acción observada. Además, Lepage y colaboradores hallaron una modulación de la excitabilidad cortical en el abductor del meñique (ADM) mientras los sujetos observaban una acción ejecutada con el dedo índice, en la cual el ADM no se encontraba directamente implicado (Lepage et al., 2010). Estos resultados están en consonancia con estudios en los que se sugiere que el sistema espejo está capacitado para codificar una acción en base a su objetivo más que en base a sus características espacio-temporales (Cattaneo et al., 2009; Gangitano et al., 2004; Gazzola, Rizzolatti, et al., 2007; Gazzola, van der Worp, et al., 2007),.

Por tanto, todavía no se ha demostrado claramente si el programa motor activado por el sistema de neuronas espejo durante la observación de acciones es muscularmente específico o bien se basa en el objetivo de la acción observada. En este estudio se les presentó a los sujetos una acción de alcance y agarre de una bola, ejecutada mediante dos efectores biológicos diferentes,

mano y pie. Evaluamos la modulación de la excitabilidad de un músculo implicado solamente en una de las acciones [primer dorsal interóseo, (PDI)], así como de un músculo que no se encontraba involucrado en ninguna de las acciones presentadas [abductor del meñique, (ADM)].

3.2.3.- Hipótesis

- El programa motor, activado por el sistema de neuronas espejo durante la observación de acciones, no es específico de la musculatura ejecutora de la acción observada.

3.2.4.- Objetivo

- Determinar qué tipo de programa motor activa el sistema de neuronas espejo durante la observación de acciones: uno específico de la acción observada, en términos de musculatura involucrada; o bien un programa motor, más abstracto, que permitiera al observador alcanzar el objetivo de la acción observada.

3.2.5.- Material y método

3.2.5.1.- Participantes

En el experimento participaron dieciséis sujetos sanos (11 hombres y 5 mujeres; $n = 16$), de edades comprendidas entre 19 y 32 años (media = 21.5; desviación típica = 3.4). Ninguno de ellos presentaba impedimentos neurológicos y/o contraindicaciones para la aplicación de la EMT (Wassermann, 1998). Todos los participantes fueron informados acerca del objetivo del estudio y firmaron un documento de consentimiento. El procedimiento experimental fue aprobado por el comité ético de la Universidad de la Coruña.

3.2.5.2.- *Videos*

Se mostraron dos vídeos de una acción de alcance, agarre y elevación de una bola en una pantalla de ordenador de 21 pulgadas (figura 12). Los vídeos comenzaban mostrando un efector biológico, en posición estática, enfrente de una bola, situados ambos encima de una mesa. En el vídeo A la acción era ejecutada con los dedos índice y pulgar de la mano derecha. El vídeo B mostraba la acción ejecutada con el pie derecho. Los dos vídeos tenían una duración total de 10 s. En los primeros 3000 ms se mostraba una cruz en el centro de la pantalla, con el fin de fijar la visión de los sujetos. Tras la cruz se presentaba la acción, la cual duraba 7000 ms. La interacción entre efector y objeto se producía 5400 ms después del comienzo del movimiento.

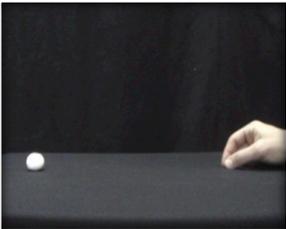
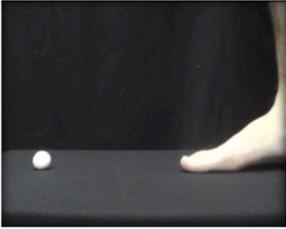
VIDEO/PULSO EMT	INICIAL (3000ms tras comenzar el vídeo)	FINAL (8400ms tras comenzar el vídeo)
MANO		
PIE		

Figura 12 El estudio dispuso de cuatro condiciones experimentales: vídeo presentado (mano y pie) e instante de aplicación de la EMT (inicial y final).

3.2.5.3.- *Procedimiento general*

Los sujetos se sentaban en un silla situada a 1 m frente a la pantalla de ordenador. Antes de comenzar a presentar los vídeos, se llevó a cabo un bloque de pulsos simples de EMT, con los sujetos en reposo y ojos abiertos. El objetivo de dicho bloque fue determinar la excitabilidad cortical basal en cada uno de los sujetos. En los siguientes bloques, se presentaron dos condiciones vídeo (mano y bola). Los pulsos simples de EMT fueron aplicados al comienzo de la presentación de la acción, cuando el efector se encontraba en posición estática enfrente de la bola (3100 ms después del comienzo del vídeo) y, tras haberse iniciado el movimiento, cuando se producía la interacción entre efector y objeto (a los 8400 ms del inicio del vídeo) (figura 13). Cada vídeo (mano y pie) se presentó en 35 ocasiones, lo que da un total de 70 vídeos. En cada vídeo se obtuvo un total de 15 registros para cada una de las condiciones de EMT (pulso inicial y final). Para evitar que los sujetos no aprendieran cuál era el instante exacto de aplicación del pulso de EMT y, por tanto, se anticiparan al mismo, se presentaron un total de 10 vídeos sin EMT (5 para cada condición vídeo). Tanto el instante de aplicación del estímulo transcraneal (inicial versus final) como el vídeo presentado (mano versus pie) fueron aleatorizados.

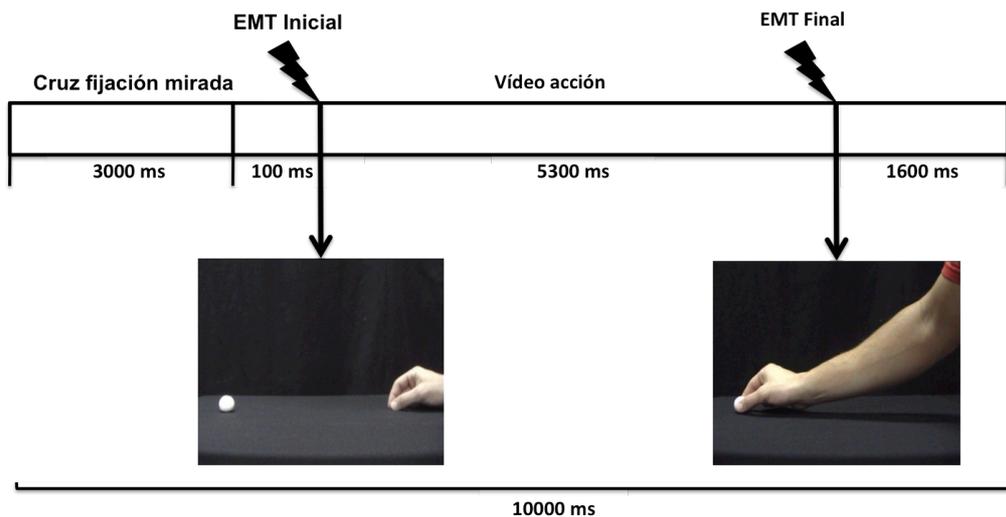


Figura 13 Protocolo del estudio. En la figura se muestran las características del vídeo presentado, y los instantes exactos en los que se aplicaba el pulso de EMT, en relación a la duración total del vídeo.

3.2.5.4.- Protocolo de EMT

Se aplicó la EMT sobre M1, utilizando para ello un estimulador magnético transcraneal Magstim 200 (Magstim Co., Whitland, Reino Unido), a través de una pala con forma de ocho de 70 mm de diámetro. Primero se buscó el área motora correspondiente a la mano registrada. El área motora se definió como el punto de estimulación en el cual el pulso de EMT, con los sujetos en reposo, lograba evocar el PME de mayor tamaño, tanto para el músculo PDI como para el ADM, contralaterales al hemisferio estimulado. Tras ello, se halló el umbral motor en reposo (UMr) para cada sujeto. El UMr se conoce como la intensidad mínima de estimulación necesaria para evocar PMEs que presenten una amplitud de un mínimo de 50 μ V, en al menos 5 intentos de una serie de 10 consecutivos (Rossini et al., 1994). Por último, la intensidad del pulso de EMT fue ajustada al 120% del UMr durante todo el protocolo. Para estimular M1 se aplicaron pulsos simples de EMT sobre la posición óptima, con la pala situada siempre tangencialmente al cuero cabelludo, en un ángulo de 45° con respecto a la línea media del surco central. Estos parámetros de estimulación permitieron inducir un flujo de corriente postero-anterior.

3.2.5.5.- Adquisición de datos

Los datos fueron registrados a través de electromiografía superficial, utilizando para ello electrodos de superficie de copa Ag/AgCl, con un diámetro de 9 mm. Los electrodos se situaron sobre el músculo primer dorsal interóseo (PDI) y abductor del meñique (ADM) de la mano derecha. Se escogió el PDI porque es un músculo implicado en la ejecución del movimiento de alcance, agarre y alzamiento ejecutado con la mano (condición “mano”). El ADM, por el contrario, fue usado como músculo control, ya que no se halla involucrado en la ejecución de ninguno de los movimientos presentados en ambos vídeos (mano y pie). El electrodo activo fue situado sobre el vientre muscular y el electrodo de referencia sobre la articulación metacarpo-falángica de cada uno de los dedos. Las respuestas fueron ampliadas mediante un amplificador

Digitimer D360 (Digitimer Ltd., Welwyn Garden City, Hertfordshire, Reino Unido) a través de filtros programados a 20 Hz y 2 Hz, con una frecuencia de registro de 5 kHz. Los datos fueron registrados en un ordenador a través del programa informático SIGNAL (versión 3.08, Cambridge Electronic Devices, Cambridge, Reino Unido) y la interfaz de adquisición de datos CED Power 1401 (Cambridge Electronic Design, Cambridge, Reino Unido), y almacenados en un ordenador para su posterior análisis. Los vídeos fueron mostrados a través del programa informático de presentación de estímulos Superlab (Cedrus Corporation, CA, USA) y sincronizados con el CED Power1401 gracias a una tarjeta PCI, con el fin de controlar el momento exacto de aplicación de los pulsos.

3.2.5.6.- Análisis estadístico

Para el análisis de datos se tomó la amplitud de los PMEs, medida como la diferencia entre los picos positivo y negativo de la onda electromiográfica (medido en mV), la cual se calculó a partir de los datos de EMG registrados. La ventana de registro de los PMEs tenía un tiempo de duración de 500 ms. Se registraron unos 200 ms, previa aplicación del estímulo magnético, con el fin de cerciorarnos de que no existía actividad muscular antes de la aplicación de la EMT (en tal caso el PME debería ser excluido del análisis).

Se realizó una ANOVA de medidas repetidas, tomando para ello las amplitudes, normalizadas en relación al registro en reposo, de los PMEs registrados en ambos músculos (PDI, ADM) durante cada una de las condiciones experimentales. Los factores principales fueron músculo (PDI, ADM), vídeo (mano, pie) y EMT (inicial, final). Además, se llevó a cabo también una prueba t de Student para muestras relacionadas, tomando los valores absolutos del PME, con el fin de analizar la modulación de la excitabilidad de M1 en cada condición experimental en comparación con la actividad basal de cada sujeto. En el caso de hallar una interacción significativa

se realizó un análisis post-hoc. Ningún dato violó la asunción de normalidad. El grado de significación se estableció en $p \leq 0.05$.

3.2.6.- *Resultados*

El PDI presentó una amplitud de su PME, en reposo, significativamente mayor que el ADM ($t = 4.74$, $p < 0.001$). Debido a ello, con el fin de comparar la activación muscular en las diferentes condiciones experimentales, se utilizaron las amplitudes de los PMEs normalizadas en base a la actividad cortical basal.

En la tabla 1 se presentan las amplitudes absolutas de los PMEs obtenidos en cada músculo en las cuatro condiciones experimentales.

Tabla 1. Amplitud (μV) del PME en cada uno de los músculos registrados, distribuidos en función de la condición de estimulación a la que corresponden.

<i>Condición/Músculo</i>	PDI	ADM
Mano inicial	1.81 ± 1.28	0.92 ± 0.75
Mano final	1.82 ± 1.21	0.78 ± 0.58
Pie inicial	1.93 ± 1.27	0.88 ± 0.65
Pie final	1.60 ± 1.14	0.87 ± 0.68

La ANOVA de tres factores mostró una interacción significativa músculo x vídeo x EMT ($F = 9.347$, $p = 0.008$; fig. 14), mientras que no se halló efecto principal de ninguno de los factores.

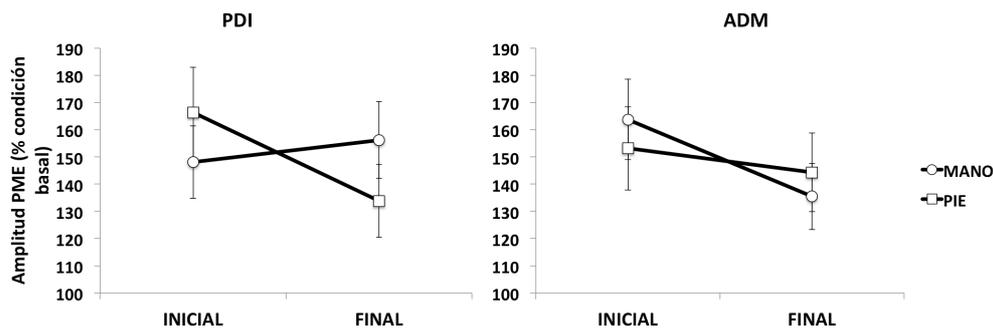


Figura 14 Amplitudes del PME para los músculos PDI y ADM. Los valores están normalizados con el bloque de estimulación basal. Se halló una interacción significativa Músculo x Vídeo x EMT. Las barras indican el error estándar medio.

La ANOVA de dos factores (vídeo y EMT), realizada para cada uno de los músculos por separado, mostró una interacción vídeo x EMT ($F = 5.953$, $p = 0.028$) sólo para el caso del PDI. Los análisis post-hoc mostraron que la amplitud del PME para el PDI, en el vídeo pie, fue significativamente menor durante la observación de la interacción entre efector-objeto (pulso final de EMT) que durante la observación del pie en posición estática (pulso inicial de EMT) ($p = 0.023$; figura 15). Se halló también una tendencia de la amplitud del PME, para el pulso final de EMT durante el vídeo mano, a ser significativamente mayor ($p = 0.061$) que durante el vídeo pie (figura 15). No se hallaron cambios significativos para el caso del ADM en la ANOVA de medidas repetidas.

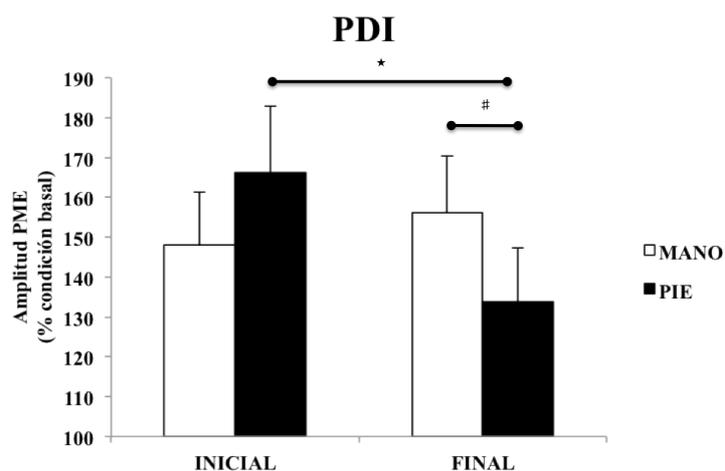


Figura 15 Amplitud del PME del músculo PDI, normalizada respecto a la condición basal, en el pulso inicial y final. En azul, durante la observación de la acción manual. En rojo, mientras los sujetos observaban la acción ejecutada con el pie. Las barras positivas indican el error estándar medio. El símbolo * indica $p < 0.05$; el símbolo # indica $p = 0.063$.

Al comparar la amplitud absoluta de los PMEs del músculo PDI, durante la observación de los vídeos y del bloque basal, hallamos un PME significativamente mayor para el vídeo mano, tanto en el pulso inicial como en el final, en comparación con la condición reposo ($t = 2.85$, $p = 0.01$ y $t = 2.96$, $p = 0.01$, respectivamente). Hallamos también que la respuesta motora, evocada durante el pulso inicial aplicado durante la observación del vídeo pie, en comparación con la condición reposo, era significativamente mayor ($t = 3.30$, $p = 0.005$) (figura 16). No se hallaron cambios significativos en la amplitud absoluta del PME del músculo ADM durante la observación de los vídeos, al ser comparados con la condición basal (figura 16).

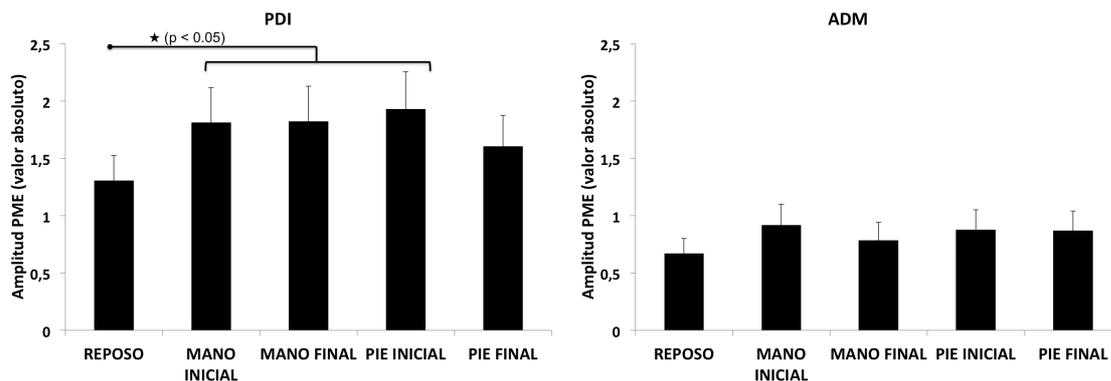


Figura 16 Amplitudes absolutas del PME de los músculos PDI y ADM en las diferentes condiciones experimentales. Las barras de error indican el error estándar medio. El símbolo * indica $p < 0.05$

3.2.7.- *Discusión*

El presente estudio demuestra que durante la observación de una acción dirigida hacia un objeto, la excitabilidad cortical se ve modulada en función de la capacidad del músculo analizado para ejecutar la acción observada en términos de su objetivo. Además, el programa motor activado por la acción observada es muscularmente específico sólo cuando el efector biológico observado entra en contacto con el objeto presentado.

Cuando se presentó a los sujetos una mano en posición estática en frente de un objeto, se produjo un incremento en la amplitud del PME, si lo comparamos con una situación basal, sólo para el músculo PDI. Este resultado está en línea con estudios previos en los que se demostró que durante la observación de un efector estático, previa iniciación del movimiento de dicho efector en dirección a un objeto, se produce una facilitación de la excitabilidad cortical en el área cortical en la que dicho músculo se encuentra representado (Gangitano et al., 2004). Se ha sugerido que esta modulación facilitadora podría basarse en la capacidad del sistema de neuronas espejo para inferir el objetivo de la acción observada (Gangitano et al., 2004; Iacoboni et al., 2005; Umiltà et al., 2001). Por lo tanto, las condiciones iniciales de este estudio, en las cuales el efector y la bola se encuentran en una posición estática, podrían

ser capaces de disparar la acción de agarre al comienzo de la presentación del vídeo y así incrementar la amplitud del PME del músculo PDI.

Nuestros resultados muestran modificaciones en la activación muscular evocada a través de los pulsos de EMT, siempre que el músculo analizado pueda alcanzar el objetivo de la acción observada. Dicha activación es inespecífica del efector observado al inicio de la presentación de los vídeos, tornándose específica durante la observación de la fase final del movimiento. Observamos que el incremento hallado en la amplitud del PME del músculo PDI al inicio del vídeo, en comparación con la condición basal, fue similar tanto para el vídeo en el que se presenta la acción manual como el que muestra la acción ejecutada con el pie. Por lo tanto, sugerimos que la observación de un efector estático en frente de un objeto (una bola en nuestro estudio) puede activar aquellos programas motores capacitados para ejecutar el movimiento observado (alcance y agarre de una bola) independiente del efector observado. Esto está en consonancia con teorías del aprendizaje motor en las que se sugiere que el ser humano es capaz de imitar las acciones ejecutadas por otros individuos a través de la especificación cognitiva de los objetivos de las acciones a imitar (Bekkering, Wohlschlagel, & Gattis, 2000; Wohlschlagel, Gattis, & Bekkering, 2003). De acuerdo con esta teoría, la acción observada es reconstruida, a nivel cognitivo, como una serie jerárquica de objetivos y sub-objetivos, en la que sólo el objetivo principal es transferido al sistema motor del observador. Además, este proceso no tiene por qué resultar en la reproducción de un patrón motor idéntico al observado (Wohlschlagel et al., 2003). Es más, el hecho de no haber encontrado una facilitación del PME del músculo ADM parece confirmar dicha hipótesis, ya que el ADM no se encuentra implicado en ninguna acción de agarre y, por tanto, en ningún programa motor que sea capaz de alcanzar el objetivo de dicha acción.

Durante la observación de la interacción entre efector-objeto, la amplitud del PME del PDI se vio disminuida, en comparación con el pulso inicial, sólo cuando la acción observada era ejecutada con el pie. Además, durante la observación de la interacción entre pie y bola, la actividad del

músculo PDI no era mayor que la registrada durante la condición basal. Por el contrario, durante la observación de la mano en interacción con el objeto, la amplitud del PME del músculo PDI se mantuvo mayor que en la situación basal. Estos resultados sugieren que, en el momento preciso en el que el efector interactúa con el objeto, el programa motor activado vía observación de acciones por el sistema de neuronas espejo se vuelve muscularmente específico en relación al efector biológico que ejecuta la acción observada. Por lo tanto, durante la observación de la interacción entre bola y pie, la facilitación del PME del PDI, hallada al comienzo de la presentación del vídeo (cuando el movimiento todavía no había comenzado), desaparece, debido a que dicho músculo no se encuentra implicado en dicha acción.

La modulación de la actividad del PDI, hallada en este estudio durante la observación de acciones, en respuesta a la aplicación de los pulsos de EMT, podría ser explicada a través de teorías que defienden la existencia de dos diferentes mecanismos que gobiernan el proceso de resonancia motora (Lepage et al., 2010). El primer mecanismo propuesto por Lepage et al. mapearía la acción observada, mientras el segundo mecanismo especificaría la musculatura involucrada en dicha acción. Por lo tanto, durante la observación de una acción dirigida hacia un objeto, podemos distinguir procesos encargados de codificar el objetivo del movimiento, y otros cuyo fin es especificar los efectores biológicos encargados de llevar a cabo dicha acción. Cattaneo y colaboradores han sugerido que el objetivo de la acción observada es codificado por una red neuronal parieto-frontal, mientras que el surco temporal superior sería el encargado de especificar la musculatura implicada en el movimiento (Cattaneo et al., 2010).

En base a los resultados obtenidos proponemos que la especificidad del programa motor, activado vía observación de acciones, depende de la fase del movimiento observado. Sugerimos, por tanto, que durante la observación de una acción preparatoria, codificamos el objetivo de la acción y activamos cualquier programa motor que nos permita alcanzar dicho objetivo. Sin

embargo, una vez que se produce una interacción entre efector-objeto, pasamos a codificar también el efector que se encarga de ejecutar la acción observada.

3.2.8.- Conclusiones

- La excitabilidad de la corteza motora, durante la observación de la preparación de una acción de alcance, agarre y alzamiento, se ve modulada en función de la posible implicación de la musculatura analizada en la consecución del objetivo de lo observado.

- La especificación muscular del programa motor activado durante la observación de acciones se produce cuando se muestra una interacción entre el efector biológico y el objeto con el que interactúa.

**Capítulo 4. ESTUDIO DEL SISTEMA DE NEURONAS
ESPEJO COMO BASE DEL APRENDIZAJE MOTOR POR
OBSERVACIÓN.**

4.1.- Resumen

Se han realizado 3 experimentos con el fin de analizar los efectos de un protocolo de aprendizaje motor por observación sobre: i) la ejecución motriz (exp. 3), ii) la capacidad de predicción del resultado de la acción aprendida (exp. 4), y iii) la excitabilidad cortical durante la observación de dicha acción (exp. 5). La tarea motora a aprender era discreta, de precisión, y presentaba una interacción entre efector-objeto con el fin de alcanzar un objetivo extrínseco al movimiento. En el experimento 3 se siguió un paradigma conductual para comprobar si la observación de un modelo de ejecución, en el período de práctica motriz, permitía a los sujetos alcanzar un nivel de aprendizaje superior a la práctica física. En el cuarto experimento se exploró si al observar el modelo de ejecución en el período de práctica los sujetos mejoraban su capacidad de predicción del resultado final de la acción aprendida. En el experimento 5 se evaluó si la activación del Sistema de Neuronas Espejo, durante la observación de acciones, se ve condicionada por el protocolo de aprendizaje motor efectuado previamente por el observador. Los resultados hallados revelan que la utilización de un protocolo de aprendizaje motor por observación durante la práctica de una tarea que no presente diferentes estrategias de ejecución no permite alcanzar niveles de rendimiento motor mayores que mediante práctica física (exp. 3). Sin embargo, la información visual mostrada por el modelo de ejecución permite al sujeto mejorar su capacidad de predecir el resultado de la acción aprendida (exp. 4). El desarrollo de un protocolo de aprendizaje por observación, en el que se intercale observación y ejecución de acción, produce alteraciones en la respuesta del sistema motor de un sujeto que observa a otro individuo ejecutando el patrón motor adquirido (exp. 5). Sin embargo, al observar el patrón motor previamente adquirido, la respuesta mostrada por áreas del SNE, la Corteza Premotora ventral y la Corteza Parietal Posterior no está condicionada por el tipo de experiencia visuo-motriz que el observador haya experimentado (exp. 5).

4.2.- Introducción

Existen diferentes teorías en las que se defiende que el ser humano es capaz de percibir los movimientos ejecutados por otros individuos gracias a la activación de su propio sistema motor. Entre ellas se encuentran la teoría de la codificación compartida (W. Prinz, 1997) y la teoría de la simulación mental (Jeannerod, 2001, 2006). Ambas coinciden en afirmar que durante la observación de acciones se accede a aquellas representaciones motoras propias que repliquen el movimiento observado (W. Prinz, 1997; Viviani & Stucchi, 1992). De este modo percepción y acción compartirían ciertas representaciones neuronales (Wolfgang Prinz & Hommel, 2002).

Las primeras evidencias sobre la utilización conjunta de representaciones neuronales durante la percepción y ejecución de acciones datan de principios del siglo XX, cuando Eidelberg (Eidelberg, 1929) describió el fenómeno de la “imitación espontánea”, demostrando que si observamos un modelo de ejecución mientras estamos llevando a cabo una acción, se producirá un empeoramiento del rendimiento motor. En los últimos 20 años se han llevado a cabo diversos estudios cuyos resultados parecen apoyar la teoría de que acción y percepción comparten representaciones neuronales. En ellos se han corroborado los resultados preliminares de Eidelberg, demostrando que existe una interferencia mutua y bi-direccional entre observación y ejecución de una acción (preparación visuo-motora y motora-visual) cuando ambos procesos coinciden en el tiempo (para revisión consultar Vogt & Thomaschke, 2007).

Gracias a estudios realizados en el ámbito de la neurociencia se han hallado un tipo especial de neuronas visuo-motoras, denominadas neuronas espejo (consultar Craighero et al., 2007), que se han propuesto como soporte neuronal de la percepción y ejecución de acciones, a través del mecanismo de resonancia motora (Buccino et al., 2001). Este mecanismo permite a un observador activar programas motores, albergados en su propio repertorio motor, que repliquen la acción observada (Rizzolatti & Craighero, 2004). Gracias al mapeo de la acción percibida dentro de su propio bagaje motor, un

observador podría comprender qué objetivo pretende alcanzar el individuo observado y, por tanto, inferir sus intenciones (Rizzolatti & Sinigaglia, 2010).

Otra posible función del mecanismo de resonancia motora sería permitir al observador aprender a ejecutar un movimiento a partir de la acción observada (Hickok & Hauser, 2010). Fabbri-Destro y Rizzolatti (Fabbri-Destro & Rizzolatti, 2008) propusieron que la activación del mecanismo de resonancia motora podría ser la base de la transformación de información visual en comandos motores, permitiendo al ser humano aprender a ejecutar un movimiento a partir de la información presentada por un modelo de ejecución (C. Heyes, 2001; Vogt, 2002). En resumen, el sistema de neuronas espejo, gracias al mecanismo de resonancia motora, se ha propuesto como soporte neurofisiológico del método de aprendizaje motor por observación (Cattaneo & Rizzolatti, 2009).

Como se ha apuntado anteriormente, la relación entre percepción y ejecución de acciones es bi-direccional (Vogt & Thomaschke, 2007), es decir, al ejecutar una acción estamos condicionando cómo percibimos las acciones ejecutadas por otros individuos (Craigero, Bello, Fadiga, & Rizzolatti, 2002) y a su vez, lo que vemos ejecutar a otros ejerce influencia sobre las acciones que ejecutamos (Brass, Bekkering, Wohlschlagel, & Prinz, 2000). Basándose en este hecho, Schutz-Bosbach y Prinz. (Schutz-Bosbach & Prinz, 2007) defienden que el mecanismo de resonancia motora permite explicar la influencia que la observación de acciones ejerce sobre su ejecución. Para esclarecer la influencia que la ejecución de acciones ejerce sobre su percepción, estos autores proponen la existencia de un mecanismo de resonancia perceptiva, basándose para ello en las evidencias que han revelado que un sujeto se vuelve perceptivamente más sensible ante acciones similares a las previamente ejecutadas (Miall et al., 2006; Schubo, Prinz, & Aschersleben, 2004; Stoet & Hommel, 2002; Zwickel, Grosjean, & Prinz, 2007). Canal-Bruland & Williams (Canal-Bruland & Williams, 2010) proponen que durante la predicción del resultado de una acción ejecutada por otro individuo los sujetos utilizan el citado mecanismo de "resonancia perceptiva" propuesto por Schutz-Bosbach y

Prinz (Schutz-Bosbach & Prinz, 2007). La idea de la relación entre resonancia perceptiva y predicción del resultado de acciones observadas se ve apoyada por la teoría de la codificación compartida (Hommel, Musseler, Aschersleben, & Prinz, 2001; W. Prinz, 1997), en la cual se defiende que las acciones se encuentran representadas en nuestro cerebro, además de en términos de movimientos corporales, también en términos de los efectos perceptivos generados tras su ejecución.

La demostración de acciones ha sido una de las estrategias de transferencia de información más común y eficazmente utilizadas durante el aprendizaje de una tarea motora (Bandura, 1987; McCullagh & Weiss, 2001). Sabemos que el proceso que subyace a dicha herramienta es el aprendizaje motor por observación (Hodges, Williams, Hayes, & Breslin, 2007; Maslovat, Hodges, Krigolson, & Handy, 2010), el cual se ha mostrado incluso más efectivo que la práctica física durante la adquisición de ciertos patrones motores (Ashford, Bennett, & Davids, 2006; Shea, Wright, Wulf, & Whitacre, 2000). Sin embargo, hasta el momento no se ha abordado el estudio del aprendizaje motor por observación desde una perspectiva global, en la que se utilicen tanto técnicas de la psicología experimental como de la neurociencia. Con tal objetivo, hemos llevado a cabo una serie de 3 experimentos en los que se pretendió estudiar las consecuencias de realizar un protocolo de aprendizaje motor por observación, desde un punto de vista conductual (exp. 3), de capacidad predictiva (exp. 4), y neurofisiológico (exp. 5). En el experimento 3 se comprobó si la realización de un protocolo de aprendizaje motor por observación permite alcanzar niveles de rendimiento motor mayor que mediante la práctica física, durante el aprendizaje de una tarea novedosa. En los dos experimentos finales se analizó si el tipo de protocolo de aprendizaje motor experimentado por un sujeto ejerce influencia sobre su capacidad de predecir el resultado de lo aprendido cuando es otro individuo el que ejecuta (exp. 4), así como sobre la activación del SNE durante la observación de acciones (exp. 5). A continuación se presentan los objetivos que se quisieron alcanzar con estos 3 experimentos:

- Conocer si presentar un modelo de ejecución que muestre las características cinemáticas del movimiento reporta beneficios respecto a la práctica física durante el proceso de aprendizaje de una tarea de golpeo de precisión de una bola (exp. 3).
- Analizar el efecto que diferentes protocolos de aprendizaje motor ejercen sobre la capacidad de predecir el resultado de la acción aprendida (exp. 4).
- Explorar si la activación del sistema de neuronas espejo durante la observación de un patrón motor recién adquirido, está condicionada por el protocolo de aprendizaje efectuado previamente por el observador (exp. 5).

4.2.1.- Experimento 3: “Aprendizaje motor por observación en tareas discretas, con interacción efector-objeto y objetivo extrínseco”

4.2.1.1.- Justificación:

Uno de los métodos de transferencia de información, más común y eficazmente utilizados durante el aprendizaje de una tarea motora, es la demostración de acciones (Bandura, 1987; McCullagh & Weiss, 2001). El proceso que subyace a dicho método es el aprendizaje motor por observación (Hodges et al., 2007; Maslovat et al., 2010). Existen dos posibles programaciones del proceso de aprendizaje motor mediante observación de un modelo de ejecución: la práctica por observación y el aprendizaje por observación (para revisión consultar Vogt & Thomaschke, 2007). En el aprendizaje por observación se alterna observación de acción y práctica física, mientras en la práctica por observación el aprendiz observa primero el modelo de ejecución para después comenzar la ejecución motriz.

Desde el ámbito de la neurociencia se ha abordado el estudio del aprendizaje motor por observación utilizando para ello varios tipos de tareas, que se pueden ser divididas en 4 grupos: aprendizaje de secuencias de movimientos (C. M. Heyes & Foster, 2002); adquisición de patrones temporales de movimiento (Badets, Blandin, & Shea, 2006); aprendizaje de las características dinámicas o fuerzas que generan el movimiento (Mattar & Gribble, 2005); y adquisición de patrones de coordinación entre extremidades (Hodges & Franks, 2000). Sin embargo, en ninguna de las tareas expuestas existe interacción entre un efector biológico (Ej.: mano, pie) y un objeto, ni se pretende alcanzar un objetivo extrínseco al propio movimiento, es decir, no se busca alcanzar una meta mediante el desplazamiento o manipulación de un objeto con un miembro corporal. Este factor es importante ya que durante el control motor de acciones dirigidas hacia un objeto se activan áreas cerebrales que no lo hacen cuando se ejecutan acciones que no presentan esta interacción

efector-objeto (Fridman et al., 2006; Johnson-Frey, Newman-Norlund, & Grafton, 2005).

Ha sido en el ámbito de la psicología y de las ciencias del deporte donde se ha explorado la validez del aprendizaje motor por observación en tareas que presentan interacción efector-objeto y objetivo extrínseco (Al-Abood, Davids, Bennett, Ashford, & Martinez Marin, 2001; Hayes, Ashford, & Bennett, 2008; Hayes, Hodges, Scott, Horn, & Williams, 2006). Se ha sugerido que en este tipo de tareas el modelo de ejecución observado permite al aprendiz discriminar cual es la estrategia de ejecución idónea (Buchanan & Dean, 2010), por lo que en diversos estudios se ha presentado al aprendiz un modelo experto que permita identificar la estrategia de ejecución correcta (Al-Abood, Davids, & Bennett, 2001; Hodges, Chua, & Franks, 2003), lo cual ha permitido alcanzar niveles de rendimiento mayor que la práctica física en solitario.

Sin embargo, todavía no se ha explorado si observar un modelo de ejecución en el período de aprendizaje motor de una tarea novedosa, caracterizada por poseer una única estrategia de ejecución, permite alcanzar un rendimiento motor mayor que la práctica física. En caso de que durante el aprendizaje de este tipo de tareas el observar un modelo de ejecución no permita alcanzar mayor rendimiento motor que la, cabría pensar que el aprendizaje motor por observación es más eficaz que la práctica física sólo en tareas que admitan varios patrones motores, uno de los cuales posibilite alcanzar el objetivo planteado con mayor eficiencia.

4.2.1.2.- Hipótesis

- El aprendizaje motor por observación no es un método de aprendizaje más eficaz que la práctica física en tareas que presenten una única estrategia de ejecución.

4.2.1.3.- Objetivo

- Conocer si la presentación de un modelo de ejecución que muestre las características cinemáticas del movimiento reporta beneficios respecto a la práctica física durante el proceso de aprendizaje de una tarea de golpeo de precisión de una bola.

4.2.1.4.- Material y método

4.2.1.4.A.- Participantes y asignación de grupos

En el experimento participaron, de forma voluntaria, un total de 27 sujetos sanos (19 hombres, 8 mujeres), con edades comprendidas entre los 20-28 años (edad media: 21.1 años \pm 1.8). Los sujetos fueron distribuidos de forma aleatoria en 3 grupos (9 sujetos por grupo): Aprendizaje por Observación (AO), Práctica por Observación (PO), y Práctica Física (PF). Todos los sujetos realizaron un total de 3 sesiones en una misma semana, con un intervalo de 24 horas entre sesiones, comenzando cada una de ellas a idéntica hora del día. En la primera sesión se realizó un test de adquisición, mientras en la segunda se llevó a cabo uno de retención. Finalmente, en la tercera sesión se procedió a ejecutar un test de transferencia. A todos los sujetos se les aportó información acerca del experimento antes de su comienzo, firmando, tras ello, un documento de consentimiento. Todos los sujetos presentaban una correcta capacidad visual, o bien una capacidad visual corregida a la normalidad. El procedimiento experimental fue aprobado por el Comité Ético de la Universidad de La Coruña.

4.2.1.4.B.- Procedimiento general y protocolos

En la primera sesión experimental se llevó a cabo un protocolo de adquisición motora, en el cual se analizaron las modificaciones que se producían en la ejecución motriz en respuesta a un protocolo de aprendizaje. Tras 24 horas, se realizó un protocolo de retención, para medir la capacidad de

los sujetos de conservar las adaptaciones motrices alcanzadas durante el período de adquisición. 48 horas después de finalizar el test de adquisición, se llevó a cabo un protocolo de transferencia, en el que se pidió a los sujetos que ejecutaran la tarea practicada previamente con un efector biológico diferente al utilizado en las dos sesiones anteriores.

En el protocolo de adquisición los sujetos realizaban un total de 100 ejecuciones, divididas en 10 bloques de 10 repeticiones cada uno. Entre cada bloque se les dio a los sujetos 1 minuto de descanso. Además, a los grupos de Práctica por Observación y Aprendizaje por Observación se les presentó un total de 30 vídeos de un modelo de ejecución. Al grupo PO se le presentó el modelo de ejecución antes de comenzar la práctica física, mientras al grupo AO se le mostraron 10 modelos de ejecución antes de comenzar la práctica, y 5 más en cada uno de los 4 primeros minutos de descanso entre bloques. Durante los protocolos de retención y de transferencia los sujetos realizaron un total de 20 ejecuciones (2 bloques x 10 repeticiones, con 1 minuto de descanso entre bloques) (ver figura 17).

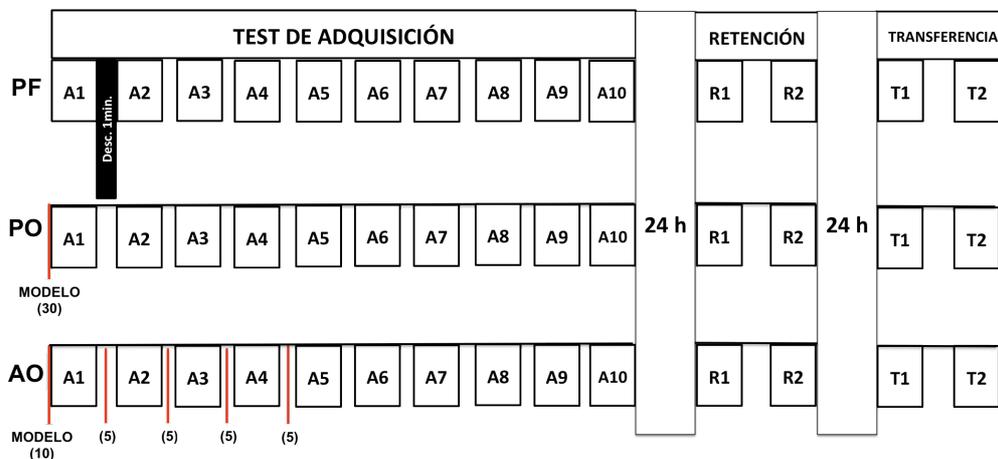


Figura 17 Representación esquemática del diseño experimental. Se realizaron 3 test de ejecución, a la misma hora en 3 días consecutivos. El primer día se ejecutaron un total de 100 intentos (10 bloques x 10 repeticiones), y en el segundo y tercer día 20 intentos (2 bloques x 10 repeticiones). Entre cada bloque de práctica se dio a los sujetos 1 minuto de descanso. En total se presentó un total de 30 modelos de ejecución. En el grupo PO se mostraron todos antes de comenzar la práctica física. Al grupo AO se le presentaron 10 modelos antes de comenzar la práctica y se aprovecharon los 4 primeros minutos de descanso para presentar un total de 20 modelos más (5 por cada minuto de descanso).

4.2.1.4.C.- Tarea

La tarea a aprender fue un golpeo de una bola mediante abducción de un dedo de la mano derecha. En los protocolos de adquisición y retención, la bola era golpeada con el dedo índice, mientras en el protocolo de transferencia se golpeó la bola con el dedo meñique. Para que la tarea fuera lo más cerrada posible, se limitaron movimientos compensatorios de la mano fijando ésta, con velcro, a la superficie sobre la que se llevó a cabo la práctica. Así, el único movimiento posible fue el de abducción del dedo. Buscando que el objetivo de la tarea fuera la precisión, se pidió a los sujetos que tras el golpeo la bola quedara localizada dentro de un círculo de 2.6 cm de diámetro, situado a 67 cm en línea recta a partir de la posición de partida. La mesa sobre la que se ejecutó la tarea medía 140 cm de largo y 80 cm de ancho, y fue cubierta con un tapiz de fieltro de color verde (160 cm de largo y 100 cm de ancho).

4.2.1.4.D.- Videos

En línea con otros estudios (Al-Abood, Davids, Bennett, et al., 2001; Weeks & Anderson, 2000), los vídeos presentados como modelos de ejecución a los grupos AO y PO, fueron extraídos de un registro de un total de 100 intentos, ejecutados por un individuo que poseía experiencia previa en relación a la tarea a aprender. Dado que la tarea no presentaba diferentes estrategias de ejecución, y que la presencia de variabilidad en la ejecución mostrada por un modelo es útil sólo cuando la tarea a aprender presenta varias estrategias de ejecución (Buchanan & Dean, 2010), de los 100 registros se escogieron los 5 intentos que más se acercaron a la consecución del objetivo planteado (situar la bola dentro del círculo). El error de ejecución presentado por estos vídeos se encontraba entre 1.30 – 4.30 cm (media: 3.16 cm \pm 1.23, de un error máximo de 67 cm). La duración total de los vídeos fue de 9120 ms (ver figura 18). Durante los primeros 6000 ms del estímulo visual se presentó una pantalla en negro con una cruz blanca en el centro, con el fin de fijar la atención y visión del sujeto. Tras la desaparición de la cruz dio comienzo el vídeo de la acción,

produciéndose el golpeo de la bola a los 690 ms tras haber dado comienzo este estímulo, el cual duraba un total de 3720 ms.

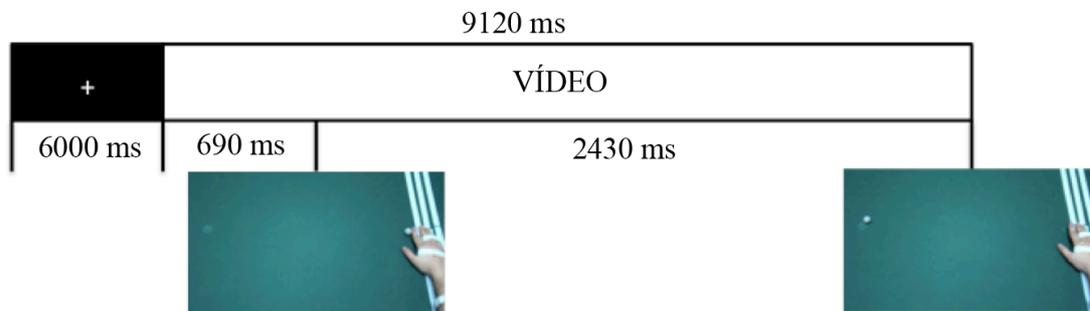


Figura 18 Esquema del protocolo experimental, donde se muestran las características del vídeo presentado como modelo de ejecución, así como sus propiedades temporales.

4.2.1.4.E.- Adquisición y análisis de datos

El resultado de las acciones ejecutadas por los sujetos fue registrado mediante el sistema digital de alta frecuencia para el análisis biomecánico BTS SMART-D (BTS bioengineering). El sistema estaba compuesto por 3 cámaras infrarrojas que detectaban la posición de la bola a golpear, la cual fue cubierta con tela reflectante con el fin de analizar a qué distancia se quedaba respecto al centro del objetivo (error de ejecución), así como la variación de dicha distancia entre los diferentes intentos (variabilidad del error de ejecución). Se almacenaron los datos en un PC para su posterior análisis.

Se analizaron los valores promedio de cada bloque del test de adquisición y el promedio de los dos bloques realizados tanto en el test de retención como en el test de transferencia.

4.2.1.4.F.- Análisis estadístico

Se llevó a cabo una Anova con factor grupo, tomando como variable dependiente el error absoluto del bloque 1 del test de adquisición, con el objeto de comprobar que todos los grupos partían de un idéntico nivel de ejecución.

Para comprobar si se produjo aprendizaje motor, y si éste pudo ser transferido a otro efector biológico, se llevó a cabo un análisis factorial de la varianza de medidas repetidas (Anova-MR) tanto para el error absoluto de ejecución como para la variabilidad del error absoluto, con el factor intra-sujeto bloque (A1, A2, A3, A4, A5, A6, A7, A8, A9, A10, Retención, Transferencia) y el factor inter-sujeto grupo (AO, PO, PF).

En el caso de interacción significativa se realizó un análisis post-hoc con la corrección de Bonferroni. La corrección de Greenhouse-Geisser fue tomada cuando los datos violaron la asunción de esfericidad. Ningún dato violó la asunción de normalidad. El grado de significación se estableció en $p \leq 0.05$.

4.2.1.5.- Resultados

4.2.1.5.A.- Error absoluto de ejecución

La Anova realizada con los valores del error de ejecución del bloque 1 del test de adquisición no mostró efecto principal del factor grupo ($F_{2,24} = 1.35$; $p = 0.28$). Por lo tanto, todos los grupos presentaban el mismo nivel de destreza motora al comienzo del período de práctica.

La Anova de medidas repetidas realizada con los valores promedio del error de ejecución en cada bloque del test de adquisición, y el promedio de ambos bloques del test de retención y del test de transferencia, mostró efecto principal del factor bloque ($F_{2,24} = 24.21$; $p \leq 0.001$). No se halló efecto principal del factor grupo ($F_{2,24} = 1.10$; $p = 0.35$), ni interacción significativa bloque x grupo ($F_{2,24} = 1.00$; $p = 0.45$) (ver figura 19).

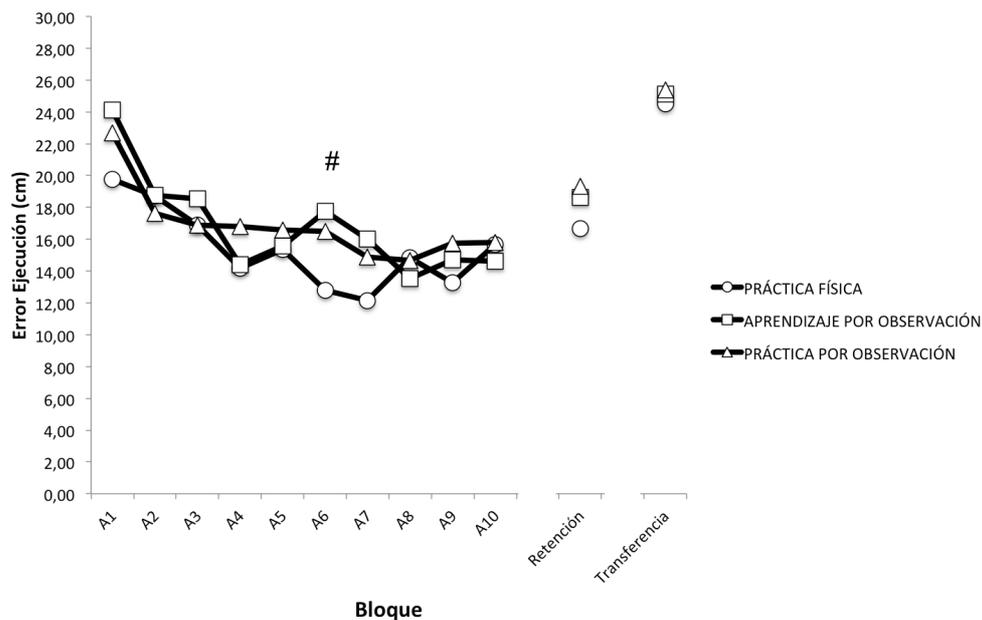


Figura 19 Se muestra el error absoluto de ejecución (cm) de cada grupo experimental (PF, AO, PO). Se presentan los valores promedio de cada bloque del test de adquisición y como promedio de los dos bloques del test de retención y del test de transferencia. El símbolo # indica efecto significativo del factor intra-sujeto bloque ($p \leq 0.001$).

El análisis post hoc, agrupando los valores del error de ejecución de todos los grupos, mostró un error de ejecución en el bloque 1 (A1) significativamente mayor al de los bloques A2-Retención (A2, A3, A4, A5, A6, A7, A8, A9, A10, Retención; para todas las comparaciones $p \leq 0.05$). La ejecución en el bloque 2 (A2) fue significativamente peor que en los bloques 4 y 7 (A4, A7; para ambas comparaciones $p \leq 0.05$). En el test de retención los sujetos mostraron un error de ejecución significativamente mayor que en los bloques A4, A7-A9 (A4, A7, A8, A9; $p \leq 0.05$ para todas las comparaciones). El error de ejecución en el bloque de transferencia fue significativamente mayor que en los bloques A2-Retención (A2, A3, A4, A5, A6, A7, A8, A9, A10, Retención; $p \leq 0.01$ para todas las comparaciones). No se hallaron más resultados significativos.

4.2.1.5.B.- Variabilidad del error absoluto de ejecución

La Anova de medidas repetidas llevada a cabo promediando los valores de variabilidad del error de ejecución en cada bloque del test de adquisición, y el promedio de ambos bloques del test de retención y de transferencia, mostró efecto principal del factor bloque ($F_{2,24} = 5.33$; $p \leq 0.001$). No se halló efecto principal del factor grupo ($F_{2,24} = 0.63$; $p = 0.54$) ni interacción significativa entre factores bloque x grupo ($F_{2,24} = 0.91$; $p = 0.58$) (ver figura 20).

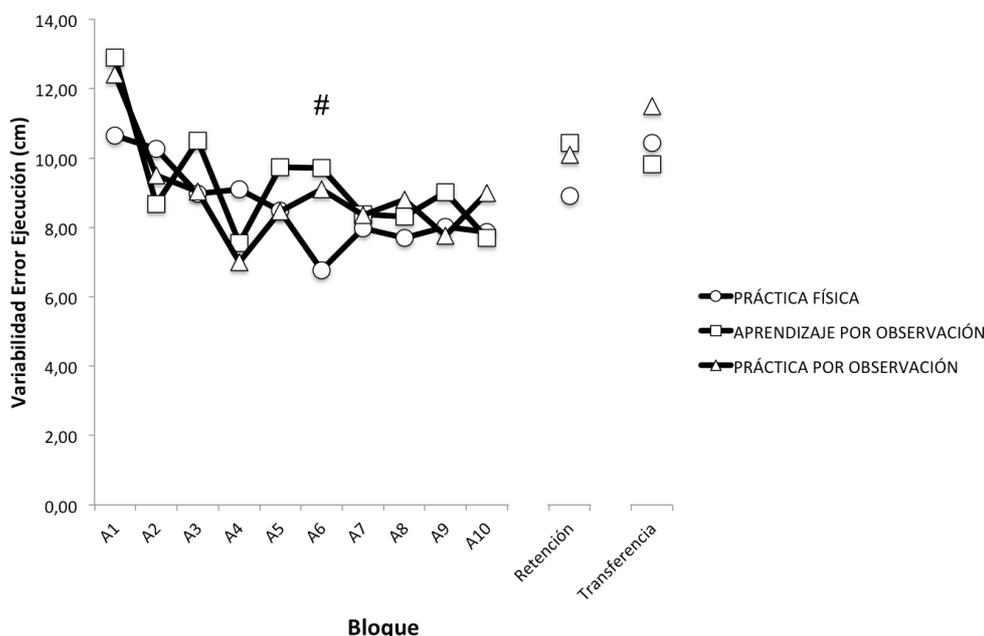


Figura 20 En la figura se presenta la variabilidad del error de ejecución mostrada por cada grupo experimental (PF, AO, PO). Los valores presentados son el promedio de la variabilidad para cada uno de los bloques del test de adquisición, y el promedio de los dos bloques realizados tanto para el test de retención como para el de transferencia. El símbolo # indica efecto del factor intra-sujeto bloque ($p \leq 0.001$). Se omite la desviación estándar para claridad en la gráfica.

El análisis post-hoc reveló que los sujetos mostraron una ejecución significativamente más variable en el bloque 1 (A1), en comparación con los bloques 4-5, 7-10 (A4, A5, A7, A8, A9, A10; para todas las comparaciones $p \leq 0.05$). La variabilidad mostrada por los sujetos en la ejecución del test de

transferencia fue significativamente mayor que en el bloque 4 (A4; $p \leq 0.05$). No se hallaron resultados significativos en las demás comparaciones.

4.2.1.6.- Discusión

El presente estudio demuestra que el método de aprendizaje motor por observación no aporta beneficios respecto a la práctica física durante el aprendizaje de una acción de golpeo de precisión de una bola mediante abducción del dedo índice. Esta tarea se caracteriza por ser original (requiere crear un nuevo patrón de movimiento), y presentar interacción entre un efector biológico y un objeto con el propósito de alcanzar un objetivo extrínseco al movimiento. Los resultados sugieren que, para tareas que posean una única estrategia de ejecución, presentar al aprendiz un modelo de ejecución que muestre las características cinemáticas del movimiento, no le permitirá alcanzar un nivel de rendimiento mayor que a través de la práctica física.

En línea con la propuesta de Al-Abood y et al. (Al-Abood, Davids, & Bennett, 2001), proponemos que la ausencia de mayor aprendizaje al observar el modelo de ejecución (grupos AO y PO) es consecuencia de que la tarea a aprender no poseía diferentes estrategias de ejecución. Hayes et al. (Hayes et al., 2008) demostraron que sujetos que observaban un modelo eran capaces de realizar más ciclos de movimientos mientras jugaban con bolas de malabares. Sin embargo, hemos de tener en cuenta que, para alcanzar el objetivo de esta tarea se pueden adoptar diferentes estrategias de ejecución, entre las que únicamente una adopta las específicas características espacio-temporales de coordinación entre extremidades necesarias para alcanzar el objetivo planteado (Beek & van Santvoord, 1992; Huys & Beek, 2002). Por tanto, en tareas que no posean diferentes estrategias de ejecución, una de las cuales permita alcanzar con mayor eficiencia el objetivo planteado, utilizar un método de aprendizaje motor por observación no permitirá al aprendiz alcanzar un rendimiento mayor que mediante práctica física.

Los grupos a los que durante el período de práctica se les presentó un modelo de ejecución (AO, PO) no alcanzaron un rendimiento mayor que el grupo que únicamente realizó práctica física (PF). Además, no se hallaron diferencias entre grupos en el rendimiento del test de retención. Es posible que la ausencia de diferencias entre grupos se deba a que no se aportó información verbal a los sujetos de los grupos AO y PO durante la presentación del modelo de ejecución, lo cual Janelle et al. afirman ser necesario (Janelle, Champenoy, Coombes, & Mousseau, 2003). Sin embargo, los resultados de Hodges et al. (Hodges, Hayes, Breslin, & Williams, 2005) revelan que para reproducir las características de un movimiento es suficiente con haber observado la trayectoria del efector final. En efecto, Breslin et al. (Breslin, Hodges, & Williams, 2009; Breslin, Hodges, Williams, Curran, & Kremer, 2005) demostraron que la información relativa al movimiento del efector final de una acción es suficiente para que un sujeto replique el movimiento del modelo. Por lo tanto, la ausencia de indicaciones verbales o información relevante no explica los resultados hallados en este experimento, ya que el modelo de ejecución que se presentó a los sujetos mostraba la trayectoria del dedo índice con el que la bola era golpeada.

El que la tarea propuesta fuera novedosa y original (requería crear un patrón motor nuevo) podría ser la causa de no haber hallado mayor aprendizaje a través de la observación del modelo de ejecución, como defiende Prinz al afirmar que la similitud entre el estímulo visual y su representación en el repertorio motor del observador será determinante a la hora de inducir un movimiento a partir de un modelo (W. Prinz, 2005). Sin embargo, bebés de entre 12 y 21 días de edad son capaces de generar nuevos patrones motores a partir del movimiento presentado por un modelo (Meltzoff & Moore, 1977). La teoría de la imitación basada en objetivos (GOADI: goal-directed imitation) (Wohlschlagel et al., 2003) da explicación a este hecho. En ella se asume que los procesos de imitación de acciones están gobernados por objetivos cognitivamente especificados. El imitador no reproduce la acción observada como un todo, sino que la descompone en los diferentes objetivos que la conforman, jerarquizándolos y, por tanto, haciendo que el aspecto de mayor

jerarquía se transforme en su objetivo principal a alcanzar (Bekkering et al., 2000). Por tanto, pensamos que la novedad de la tarea no es la causa de que el rendimiento motor exhibido por los 3 grupos fuera idéntico.

Los resultados muestran que el rendimiento motor en el test de transferencia fue significativamente peor que en el test de retención. En contra de los resultados hallados en otros estudios (Ej.: Shea, Wulf, Park, & Gaunt, 2001; Buchanan & Wright, 2010), ninguno de los grupos que participaron en este experimento fue capaz de transferir el aprendizaje alcanzado durante el test de adquisición. Hemos de tener en cuenta que con el test de transferencia estamos evaluando si el aprendizaje adquirido durante el período de práctica es generalizable, es decir, si el aprendiz es capaz de ejecutar el movimiento en situaciones novedosas (Kantak & Winstein, 2012). En este sentido nuestros resultados sugieren que en tareas que presenten una única estrategia de ejecución el aprendizaje adquirido no podrá ser generalizado, si bien será específico del efector con el que se haya llevado a cabo la práctica. Teniendo en cuenta que el nivel de destreza mostrado en un test de transferencia se concibe como reflejo de la flexibilidad de la memoria motora (Schmidt & Lee, 2005), podemos inferir que durante el período de adquisición de tareas con una única estrategia de ejecución se crea una representación motora específica del efector biológico utilizado durante el período de práctica.

4.2.1.7.- Conclusión

- El método de aprendizaje motor por observación no permite alcanzar niveles de rendimiento mayores que la práctica física en tareas que presenten una única estrategia de ejecución.

4.2.2.- Experimento 4: “Procesamiento cognitivo durante la observación de un modelo de ejecución de una tarea discreta novedosa, con interacción efector-objeto y objetivo extrínseco”

4.2.2.1.- Justificación:

Se ha sugerido que percepción y ejecución de acciones comparten representaciones neuronales (Wolfgang Prinz & Hommel, 2002) . La teoría de la codificación compartida (W. Prinz, 1997) y la teoría de la simulación mental (Jeannerod, 2001, 2006) defienden que el sistema motor del ser humano se encuentra activamente implicado en la percepción de movimientos ejecutados por otros individuos. Ambas teorías defienden que durante la observación de acciones buscamos en nuestras propias representaciones motoras aquellas que repliquen la acción observada (W. Prinz, 1997; Viviani & Stucchi, 1992). En línea con lo expuesto, diversos estudios han revelado que existe una interacción bi-direccional mutua entre percepción y acción, cuando ambos procesos coinciden en el tiempo (para revisión consultar Vogt & Thomaschke, 2007). Así, cabe pensar que la mejora de las capacidades motrices resulte en un desarrollo de las capacidades perceptivas. En efecto, existen en la literatura estudios en los que se ha revelado que un sujeto está capacitado para p

ercibir con mayor sensibilidad aquellos estímulos que compartan características con acciones anteriormente ejecutadas (Miall et al., 2006; Schubo et al., 2004; Stoet & Hommel, 2002; Zwickel et al., 2007).

Una forma de medir la capacidad perceptiva de un sujeto es pedirle que prediga el resultado de una acción ejecutada por otro individuo. En línea con esta propuesta, Aglioti y colaboradores demostraron que jugadores de baloncesto de alto nivel son capaces de predecir antes, y con mayor precisión, el resultado de una acción de tiro libre, en comparación con entrenadores de baloncesto, periodistas especializados y sujetos noveles (Aglioti, Cesari, Romani, & Urgesi, 2008). Los autores sugieren que la experiencia visuomotor que una persona presente es un factor determinante de su capacidad para predecir el resultado de acciones ejecutadas por otros. Esta podría ser la

causa de que deportistas expertos presenten mayor grado de anticipación ante acciones de sus oponentes (Savelsbergh, Williams, Van der Kamp, & Ward, 2002; Stevens et al., 2010; A. M. Williams, Ward, Knowles, & Smeeton, 2002). Sin embargo, el diseño de Aglioti et al. no les permite discriminar si fue la experiencia motriz, la experiencia visual, o la combinación de experiencia visual y motriz, la que permitió a los jugadores de baloncesto anticiparse antes y con mayor precisión al resultado de la acción observada.

Por otra parte, Maslovat y colaboradores hallaron mejoras en las capacidades perceptivas (discriminación de patrones de coordinación bimanual) a partir de la observación de un modelo de ejecución (Maslovat et al., 2010). Estos autores probaron que la observación del modelo durante el período de práctica permite alcanzar la misma capacidad de discriminación de patrones de coordinación bimanual que sujetos que hayan practicado físicamente, y a su vez mayor que aquellos sujetos que no hayan realizado practica alguna (ni física, ni visual). Además, hallaron que los sujetos que habían observado el modelo de ejecución no mejoraban su destreza motriz, mientras que los sujetos que habían practicado físicamente sí lo hacían. Esto llevó a los autores a proponer que, mediante la observación de un modelo de ejecución se alcanzan mejoras en las capacidades perceptivas sin que se produzca desarrollo de la ejecución motriz (Maslovat et al., 2010).

En base a lo expuesto anteriormente, y partiendo de una tarea como la utilizada en el experimento 3, de la cual sabemos que la realización de un protocolo de aprendizaje motor por observación no permite alcanzar mayor rendimiento motor que mediante práctica física, se ha realizado un experimento en el que se ha explorado si la combinación de práctica visual y motriz permite alcanzar una capacidad predictiva mayor que la práctica motriz en solitario. Es decir, si a partir del modelo de ejecución mostrado, el aprendiz es capaz de extraer información que le permita aumentar su capacidad de predecir el resultado de la acción, cuando sea otro individuo el que la ejecute. Por ello, en el experimento que a continuación se presenta se analizó el nivel de precisión mostrado por un sujeto en un test de predicción. En este test se le pidió que

estimase el resultado alcanzado por un individuo tras golpear una bola mediante abducción del dedo índice de la mano derecha. Se comparó la calidad predictiva de los sujetos antes y después de un período de práctica motriz, caracterizado por el tipo de protocolo de aprendizaje motor efectuado.

4.2.2.2.- Hipótesis

- El nivel de predicción del resultado de una acción entrenada previamente se verá condicionado por el tipo de protocolo de aprendizaje puesto en práctica por el observador.

4.2.2.3.- Objetivo

- Analizar el efecto que diferentes protocolos de aprendizaje motor ejercen sobre la capacidad de predecir el resultado de una acción previamente aprendida.

4.2.2.4.- Material y método

El modelo de ejecución presentó diferentes niveles de precisión, emulando un sujeto en proceso de aprendizaje. El objetivo de los sujetos fue predecir, con la mayor precisión posible, el resultado de la acción mostrada.

El diseño tuvo tres fases: un pretest, un protocolo de adquisición, y un postest. Todas las pruebas se realizaron en el mismo día. El pre y el postest fueron idénticos. En ellos los sujetos tuvieron que predecir el resultado de una acción, de la que se presentó, únicamente, las primeras fases del movimiento (golpeo de la bola con el dedo índice). De esta manera los sujetos no tuvieron acceso a la trayectoria seguida por la bola, solamente a las características cinemáticas del movimiento. Los sujetos tuvieron que indicar en qué valor quedaría emplazada la bola tras ser golpeada en dirección a una diana. La diana presentó 8 valores (del 3 al 10), siendo el 10 el valor correspondiente al centro.

El protocolo de adquisición fue idéntico al del experimento 3. En base al tipo de protocolo motriz realizado se constituyeron 4 grupos. Tres de ellos coincidieron con los del experimento 3: práctica física (PF; sólo ejecutaban), práctica por observación (PO; observaban y luego ejecutaban), aprendizaje por observación (AO; intercalaban ejecución y observación). El cuarto fue un grupo control (C), cuyos sujetos no observaban ni ejecutaban el movimiento entre ambos test de predicción.

4.2.2.4.A.- Participantes

En el experimento participaron un total de 56 voluntarios, todos ellos sujetos sanos (48 hombres, 8 mujeres), de edades comprendidas entre los 19-28 años (edad media: 20.6 años \pm 1.7). Los sujetos fueron distribuidos de forma aleatoria en 4 grupos (AO, PO, PF, C), siendo en total 14 sujetos en cada grupo. Todos fueron informados acerca del propósito del experimento, firmando un documento de consentimiento. Todos los sujetos presentaban una correcta capacidad visual, o bien una capacidad visual corregida a la normalidad. El procedimiento experimental fue aprobado por el Comité Ético de la Universidad de La Coruña.

4.2.2.4.B.- Tareas

Se realizó un test de predicción de resultados en el que los sujetos debían indicar, con la mayor precisión, el resultado final de una acción de golpeo de una bola mediante abducción del dedo índice de la mano derecha. El golpeo dirigía la bola hacia una diana formada por 8 círculos concéntricos.

Los sujetos realizaron también un test de ejecución, en el que llevaron a cabo un protocolo de aprendizaje motor idéntico al utilizado en la fase de adquisición del experimento 3. Así, cada sujeto realizó un total de 100 ejecuciones (10 bloques de 10 repeticiones) de golpeo de la bola mediante abducción del dedo índice de la mano derecha. Entre cada bloque se les dio a los sujetos 1 minuto de descanso. Esta fase del experimento sirvió para

diferenciar los 4 grupos experimentales (AO, PO, PF, C). El grupo PF únicamente ejecutó la tarea, mientras a los grupos AO y PO se les mostró un total de 32 modelos de ejecución durante la práctica. El grupo PO observó todos los modelos antes de comenzar la práctica física, mientras el grupo AO observó 12 modelos antes de comenzar la práctica y 5 modelos más en cada uno de los primeros 4 períodos de descanso entre bloques de práctica. El grupo control no observó el modelo ni ejecutó la acción. El objetivo de la tarea era situar la bola en un círculo de 2.6 cm de diámetro, situado a 67 cm de la posición de partida. La mesa sobre la que se ejecutó la tarea medía 140 cm de largo y 80 de ancho, y fue cubierta con un tapiz de fieltro de color verde (160 cm de largo y 100 cm de ancho).

4.2.2.4.C.- Vídeos

Durante el experimento se utilizaron vídeos de predicción, para la tarea de predicción del resultado de la acción del modelo, y vídeos de demostración, utilizados durante el protocolo de aprendizaje en los grupos AO y PO.

Se presentaron un total de 48 vídeos de predicción. Se escogieron 3 ejecuciones para cada uno de los ocho valores resultado (3-10), cada una de las cuales fue presentada en dos ocasiones. Los vídeos fueron divididos en 2 bloques, entre los cuales se les dio a los sujetos 1 minuto de descanso. Cada vídeo duraba 5500 ms (figura 21). Lo primero que observaron los sujetos fue una cruz blanca (punto de fijación de la mirada y la atención) en el centro de una pantalla de color negro durante 2000 ms. Tras la cruz blanca se les presentó la acción de golpeo de una bola mediante abducción del dedo índice de la mano derecha. El golpeo de la bola se producía a los 3250 ms de haber comenzado el vídeo (1250 ms desde la finalización del estímulo “cruz”). Transcurridos 1500 ms desde el comienzo de la acción, se interrumpía este estímulo y se presentaba de nuevo una pantalla de color negro con la palabra “RESPONDE” escrita en el centro. El estímulo “RESPONDE” duraba 2000 ms. El timing de presentación de los vídeos de predicción no permitía a los sujetos obtener información referente a la trayectoria de desplazamiento de la bola.

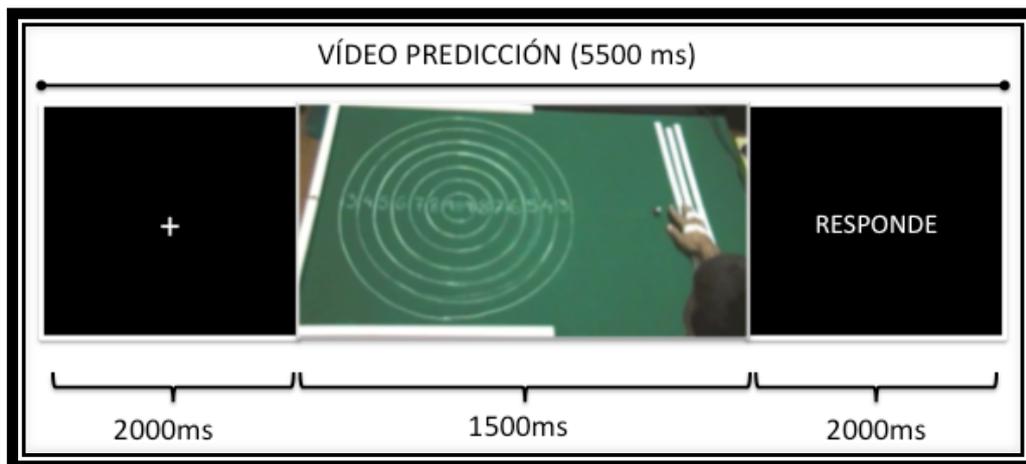


Figura 21 Características temporales de los video de predicción.

Se presentaron un total de 32 videos demostración. Se escogieron 2 ejecuciones para cada posible valor resultado (3-10), y se presentó cada una en dos ocasiones. La duración de los videos de demostración osciló entre 6500-9000 ms. Durante los primeros 2000 ms los sujetos observaban una cruz blanca en el centro de una pantalla negra. Tras ello se presentaba la acción de golpeo. Se les mostró a los sujetos el resultado final de la acción, es decir, dónde quedaba emplazada la bola tras ser golpeada (figura 22).



Figura 22 Características temporales de los videos de modelo de ejecución.

4.2.2.4.D.- Procedimiento general y protocolos

Al llegar a la sala de experimentación los sujetos eran sentados en una silla confortable y se procedía a realizar el primer test de predicción (pretest). Tras ello, se realizaba el protocolo de práctica motriz (ver figura 23) con la mano derecha fijada a la mesa de práctica mediante cintas de velcro, evitando así que se pudiera modificar la posición de la mano durante el test. Los sujetos realizaban un nuevo test de predicción (postest) una vez finalizado el protocolo de práctica.

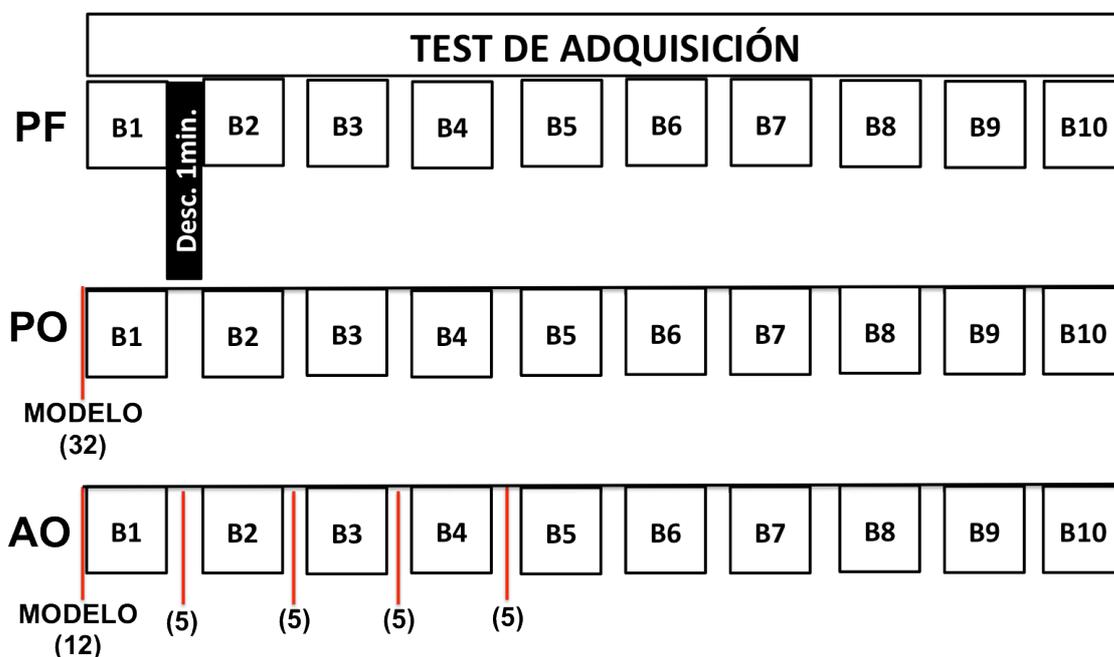


Figura 23 Representación esquemática del protocolo de aprendizaje. Se ejecutaron un total de 100 repeticiones (10 bloques x 10 repeticiones). Entre cada bloque de práctica se dio a los sujetos 1 minuto de descanso. En total se presentó un total de 32 modelos de ejecución. Al grupo PO se le presentaron todos antes de comenzar la práctica física. Al grupo AO se le presentaron 12 modelos antes de comenzar la práctica y se aprovecharon 4 primeros minutos de descanso para presentar 20 modelos más (5 por cada minuto de descanso).

4.2.2.4.E.- Adquisición de datos

Los sujetos dieron su predicción del resultado de la acción observada en un teclado numérico. La respuesta predictiva de los sujetos fue registrada con el Superlab (Cedrus Corporation, CA, USA) y almacenada directamente en un

PC para su posterior análisis. Durante el test de ejecución, el resultado de la acción fue registrado mediante una cámara de vídeo HD (Samsung Electronics Co., LTD.) situada a 2 m de altura y 50 cm detrás del sujeto. Las grabaciones fueron exportadas a un PC inmediatamente después del test para su posterior análisis.

4.2.2.4.F.- Análisis estadístico

Con el objeto de comprobar que todos los grupos partían del mismo nivel de destreza motriz, se realizó una Anova con el factor grupo, tomando como variable dependiente el error absoluto de ejecución del bloque 1 de práctica.

Para comprobar si se produjo un aprendizaje del patrón motor se llevó a cabo un análisis factorial de la varianza de medidas repetidas (Anova-MR), con el factor intra-sujeto bloque (B1, B2, B3, B4, B5, B6, B7, B8, B9, B10) y el factor inter-sujeto grupo (AO, PO, PF, C), tomando los valores promedio del error de ejecución absoluto para cada bloque del test de adquisición.

Con el fin de conocer cual fue el nivel de precisión en cuanto a la predicción del resultado de la acción observada, se llevó a cabo una Anova-MR con el factor intra-sujeto test (Pretest, Postest) y el factor inter-sujeto grupo (AO, PO, PF, C), tomando los valores de error absoluto de predicción (valor real-valor predicho).

En el caso de hallar efectos significativos se realizó un análisis post-hoc con la corrección de Bonferroni. La corrección de Greenhouse-Geisser fue tomada cuando los datos violaron la asunción de esfericidad. Ningún dato violó la asunción de normalidad. El grado de significación se estableció en $p \leq 0.05$.

4.2.2.5.- *Resultados*

La Anova realizada con los valores del error de ejecución del bloque 1 de práctica no mostró efecto principal del factor grupo ($F_{2,39} = 0.84$; $p = 0.44$), de manera que todos los grupos presentaban el mismo nivel de destreza motora al comienzo del período de práctica.

La Anova-MR con los valores del error de ejecución promediados para cada bloque de práctica mostró efecto principal del factor bloque ($F_{2,39} = 20.43$; $p \leq 0.001$). No se halló efecto principal del factor grupo ($F_{2,39} = 0.57$; $p = 0.57$), ni interacción entre factores bloque x grupo ($F_{2,39} = 1.05$; $p = 0.40$) (ver figura 24).

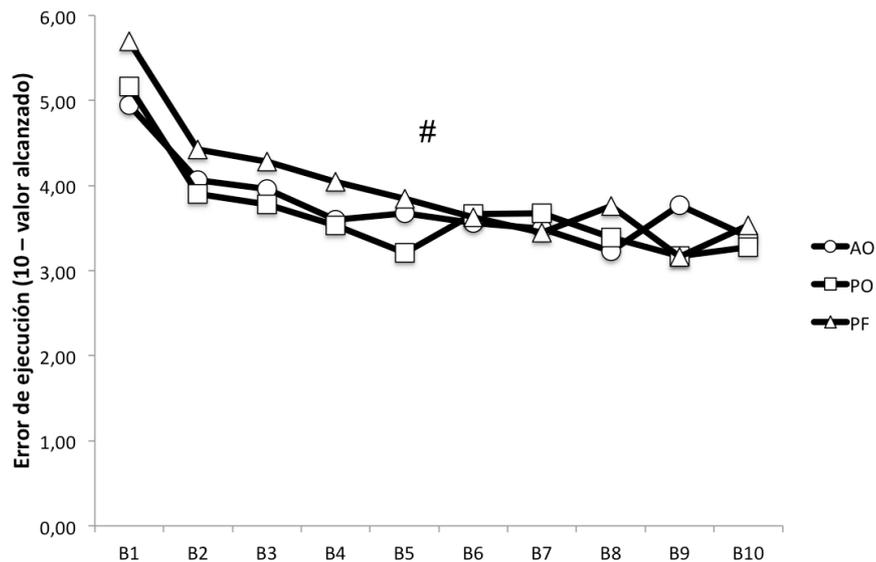


Figura 24 En la figura se muestra el error absoluto de ejecución (cm) de cada grupo experimental (PF, AO, PO). Se presentan los valores promedio de cada bloque de ejecución. El símbolo # indica efecto significativo del factor intra-sujeto bloque ($p \leq 0.001$).

El análisis post-hoc, realizado agrupando los valores de error de ejecución de todos los grupos, reveló que la ejecución en el bloque 1 (B1) fue significativamente peor que en los 9 bloques restantes (B2, B3, B4, B5, B6, B7, B8, B9, B10; $p \leq 0.001$ para todas las comparaciones). En el bloque 2 (B2) el

resultado alcanzado fue significativamente peor que en los bloques B5, B9 y B10 (para las tres comparaciones $p \leq 0.05$). El resultado obtenido en las ejecuciones del bloque 3 (B3) fue significativamente peor que el obtenido en el bloque 9 (B9) ($p \leq 0.05$). No se hallaron resultados significativos en las demás comparaciones.

La Anova-MR realizada con los valores promedio del error de predicción mostró interacción entre factores test x grupo ($F_{3,52} = 2.93$; $p = 0.042$) (figura 25). El análisis post-hoc reveló diferencias significativas entre el pre y el postest de predicción en los grupos AO y PO ($p \leq 0.01$). No se hallaron diferencias significativas en las demás comparaciones.

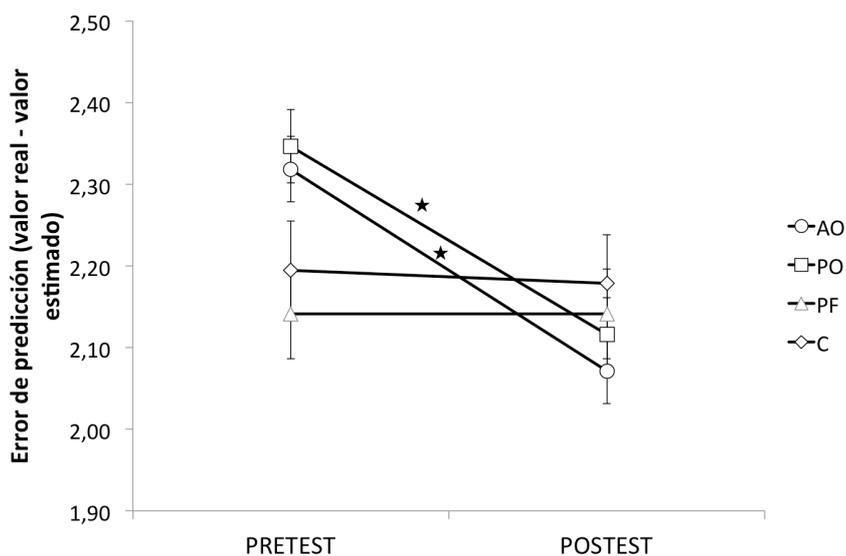


Figura 25 Capacidad predictiva de los sujetos, medida a través del error de predicción. La Anova de medidas repetidas mostró una interacción entre los factores Test (2) x Grupo (4). Sólo los grupos de Aprendizaje por Observación (AO) y Práctica por Observación (PO) muestran una mejoría en su capacidad de predecir el resultado de la acción observada tras el período de práctica. El símbolo ★ indica $p \leq 0.01$.

4.2.2.6.- Discusión:

Los resultados de este experimento prueban que el protocolo de aprendizaje realizado durante el período de práctica motriz condicionará la capacidad de un sujeto para predecir el resultado de la acción aprendida.

Además, se han replicado los resultados hallados en el experimento 3, ya que los sujetos de los grupos AO y PO no lograron alcanzar un mayor rendimiento motor que los del grupo PF. Sin embargo, únicamente los sujetos de los grupos AO y PO mejoraron la precisión de su predicción tras el período de práctica motriz. Estos resultados sugieren que el modelo de ejecución presentado a los sujetos durante el período de práctica les permite extraer información que puede ser utilizada a la hora de predecir el resultado alcanzado tras la ejecución de la acción aprendida, aún cuando esta información no pueda ser transformada en comandos motores.

Sólo los grupos que durante el período de práctica motriz tuvieron acceso a práctica física y visual (grupos AO y PO) presentaron mejoras en su capacidad predictiva. En los últimos 10 años se ha probado que deportistas de alto rendimiento presentan mayor capacidad que deportistas noveles para predecir el resultado alcanzado por otro individuo cuando ejecuta acciones específicas de la modalidad deportiva del observador (Canal-Bruland, van Ginneken, van der Meer, & Williams, 2011; Farrow & Abernethy, 2003; Savelsbergh et al., 2002). Estas diferencias se acrecientan cuando se limita la información visual a la que los deportistas tienen acceso (Aglioti et al., 2008; Mann, Abernethy, & Farrow, 2010). En este sentido, ciertos autores han propuesto que el nivel de destreza motriz del observador es un factor limitante de su capacidad para predecir el resultado de la acción observada (Abernethy & Russell, 1987; Goulet, Bard, & Fleury, 1989). Sin embargo, en este estudio no se han hallado diferencias entre grupos en relación a la destreza motriz. Los sujetos de los grupos AO, PO y PF alcanzaron el mismo nivel de rendimiento motor durante el período de práctica, sin mostrar diferencias en la progresión de su mejora. En cambio, se han hallado diferencias entre grupos (AO, PO, PF, C) al analizar su capacidad de predicción. Únicamente los grupos a los que se les mostró el modelo de ejecución (AO, PO) evidenciaron una mejora en su capacidad predictiva tras el período de práctica motriz. No parece que fuera la experiencia motriz la que permitió a estos sujetos mejorar su capacidad predictiva, ya que el grupo PF mostró los mismos resultados que el grupo C, el cual no efectuó práctica física ni visual. Parece por tanto que la mejora hallada

en la capacidad predictiva de los sujetos de los grupos AO y PO se debe al acceso que obtuvieron, durante el período de práctica motriz, a la información visual mostrada por el modelo de ejecución.

Se ha constatado que para predecir el resultado de una acción es suficiente con observar el movimiento del efector final (Savelsbergh et al., 2002; A. M. Williams, Huys, Canal-Bruland, & Hagemann, 2009), y que estamos capacitados para percibir sutiles modificaciones en las características cinemáticas de una acción observada (Neal & Kilner, 2010), lo cual nos permite predecir la distancia alcanzada tras un lanzamiento, incluso cuando no se nos muestra el desplazamiento del proyectil (Munzert, Hohmann, & Hossner, 2010). Por todo ello, proponemos que, para predecir el resultado de la acción, los sujetos que participaron en este experimento se basaron en la codificación de las características cinemáticas del movimiento del dedo que golpeaba la bola. En este sentido, ciertos autores han propuesto que la capacidad perceptiva de una persona está directamente relacionada con los programas motores que tiene almacenados en su repertorio motor (Calvo-Merino, Ehrenberg, Leung, & Haggard, 2010; Sebanz & Shiffrar, 2009). En este punto hemos de tener en cuenta dos cosas. La primera, que en la mayoría de los deportes, durante el entrenamiento, el atleta tiene acceso tanto a experiencia motriz (ejecución de acciones) como a experiencia visual (acciones ejecutadas por compañeros y/o oponentes) durante un período prologando de tiempo. En segundo lugar, que los sujetos que participaron en este estudio no tenían ningún tipo de experiencia previa en relación a la acción a aprender (ni experiencia visual, ni experiencia motriz). Por tanto, teniendo en cuenta que los únicos sujetos que mejoraron su nivel de predicción fueron aquellos que durante el período de práctica motriz tuvieron acceso a ambas vías de información (grupos AO, PO) sugerimos que, durante las primeras fases de aprendizaje de una tarea, la combinación de ejecución motriz y observación de un modelo permite que las representaciones motoras de la acción sean más robustas, posibilitando que se adquiera una capacidad de predicción mayor que mediante práctica física en solitario. Este planteamiento está en línea con la propuesta de Hohmann et al., los cuales sugieren que la capacidad perceptiva de una persona se ve

condicionada no sólo por su experiencia motriz, sino también por la experiencia visual que presente en relación a la acción observada (Hohmann, Troje, Olmos, & Munzert, 2011).

En resumen, presentar un modelo de ejecución durante las primeras fases de aprendizaje de una tarea en la que existe una única estrategia de ejecución, y en la cual interactúan un efector biológico y un objeto para lograr un objetivo extrínseco al movimiento, no permite alcanzar mejoras motrices respecto a la práctica física en solitario, si bien proporciona ventajas perceptivas que permiten anticipar con mayor precisión el resultado de acciones ejecutadas por otros individuos.

4.2.2.7.- Conclusión

- El protocolo de práctica motriz al que se exponga un sujeto durante las primeras fases de aprendizaje de una tarea que presente una única estrategia de ejecución, condicionará su capacidad de predecir el resultado final de la acción aprendida.

4.2.3.- Experimento 5: “Procesamiento motor durante la observación de un modelo de ejecución de una tarea discreta novedosa, con interacción con objeto y objetivo extrínseco”

4.2.3.1.- Justificación:

A finales del siglo XX se descubrió en la corteza premotora de primates no humanos un tipo especial de neuronas visuo-motoras (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996), a las que más tarde se denominó neuronas espejo, ya que se activan tanto cuando un individuo ejecuta una acción, como cuando observa a otros ejecutando una acción similar (Rizzolatti & Craighero, 2004). El conjunto de regiones cerebrales en las que se encuentran localizadas estas neuronas se ha denominado Sistema de Neuronas Espejo (SNE). El núcleo central del SNE está formado por una red de conexiones parieto-frontales compuesta, en esencia, por la región inferior del lóbulo parietal, la corteza premotora ventral y la cisura frontal inferior (Buccino, Vogt, et al., 2004; Grezes et al., 2003). Se ha propuesto que estas neuronas son la base neurofisiológica del fenómeno de transformación perceptivo-motriz (Fabbri-Destro & Rizzolatti, 2008) y más específicamente, del mecanismo de transformación de la información visual en comandos motores (Cattaneo & Rizzolatti, 2009).

La experiencia visuo-motriz que presente el observador es un factor determinante de la activación del Sistema de Neuronas Espejo. Sólo cuando el sujeto presenta experiencia previa en relación a la tarea observada se activan las áreas que forman el SNE (Calvo-Merino, Glaser, Grezes, Passingham, & Haggard, 2005; Calvo-Merino, Grezes, Glaser, Passingham, & Haggard, 2006; Kim et al., 2011). Tras haber realizado un protocolo de práctica física, la actividad de las áreas que conforman el SNE se ve aumentada gracias a la observación de otro individuo ejecutando la acción previamente practicada (Cross, Hamilton, & Grafton, 2006). Se conoce que la actividad de M1 se modulará cuando a un sujeto se le muestre una persona que se encuentre ejecutando una acción de la cual el observador posea experiencia visual y/o

motriz (Aglioti et al., 2008). Sakamoto et al. probaron que la amplitud del PME aumenta de manera progresiva a medida que se avanza en la realización de una práctica motriz de la acción observada (Sakamoto, Muraoka, Mizuguchi, & Kanosue, 2009).

Sin embargo, no se conoce qué modificaciones sufre el Sistema de Neuronas Espejo tras el desarrollo de un protocolo de aprendizaje motor por observación de una tarea novedosa, en el que se haya tenido acceso tanto a experiencia visual como a experiencia motriz. Así, el objetivo de este experimento fue analizar si el protocolo de aprendizaje puesto en práctica por un sujeto condiciona el nivel de activación del Sistema de Neuronas Espejo durante la observación del patrón motor previamente adquirido. Por una parte, se analizó la excitabilidad cortical de M1 en sujetos que observaban una tarea igual a la que habían aprendido previamente. Esto se logró aplicando pulsos simples de Estimulación Magnética Transcraneal (EMT) sobre la corteza motora primaria (M1) durante la observación de la acción. Segundo, se estudió la modulación que sufren las interacciones cortico-corticales entre la corteza premotora ventral (CPv) y M1, y entre la corteza parietal posterior (CPP) y M1 durante la observación de acciones previamente aprendidas. Para lograr este objetivo se utilizó un paradigma de aplicación de estímulos pareados de EMT.

4.2.3.2.- Hipótesis

- La excitabilidad de la corteza motora primaria, durante la observación de una acción aprendida con anterioridad, se verá condicionada por el protocolo de aprendizaje puesto en práctica por el observador.
- La conectividad entre CPv-M1, y la conectividad entre CPP-M1 se verá modulada en función del tipo de protocolo de aprendizaje experimentado previamente por el sujeto que observa.

4.2.3.3.- Objetivos

- Estudiar si la excitabilidad de la corteza motora primaria durante la observación de un patrón motor recién adquirido se ve condicionada por el protocolo de aprendizaje motor puesto en práctica previamente por el observador.
- Analizar si la conectividad entre CPv-M1, y la conectividad entre CPP-M1 se modula de diferente manera durante la observación una acción en función del protocolo de aprendizaje motor al que el observador fuera expuesto previamente.

4.2.3.4.- Material y método

4.2.3.4.A.- Participantes:

En el experimento participaron un total de 40 voluntarios, todos ellos sujetos sanos (33 hombres, 7 mujeres), de edades comprendidas entre los 19-29 años (edad media: 26.6 años \pm 1.93). Los sujetos fueron distribuidos en 4 grupos (10 sujetos por grupo): Aprendizaje por Observación (AO), Práctica por Observación (PO), Práctica Física (PF), y Control (C). Los sujetos de los grupos AO, PO y PF habían participado en el experimento 2. Los sujetos del grupo C no presentaban ningún tipo de experiencia previa en relación a la acción mostrada en los vídeos (ni visual ni motora). Todos fueron informados acerca del propósito del experimento, y firmaron un documento de consentimiento. Todos los sujetos presentaron una correcta capacidad visual, o bien una capacidad visual corregida a la normalidad. El procedimiento experimental fue aprobado por el Comité Ético de la Universidad de La Coruña.

4.2.3.4.B.- Vídeos

Se presentaron un total de 96 vídeos de golpeo de una bola en dirección al centro de una diana. La acción observada era ejecutada con el dedo índice de la mano derecha, o con el pie derecho. Los vídeos se distribuyeron en dos

bloques (48 vídeos x bloque). Se tomaron 6 ejecuciones (3mano; 3pie) para cada uno de los ocho valores-resultado posibles (3-10). Durante los 2000 ms iniciales los sujetos observaban una cruz blanca (punto de fijación de la mirada) en el centro de una pantalla de color negro. Tras la cruz blanca se les presentó la acción de golpeo, siendo 200 ms el tiempo transcurrido hasta pasar al siguiente estímulo. El último estímulo era una pantalla de color negro que duraba 3500 ms (ver figura 26).

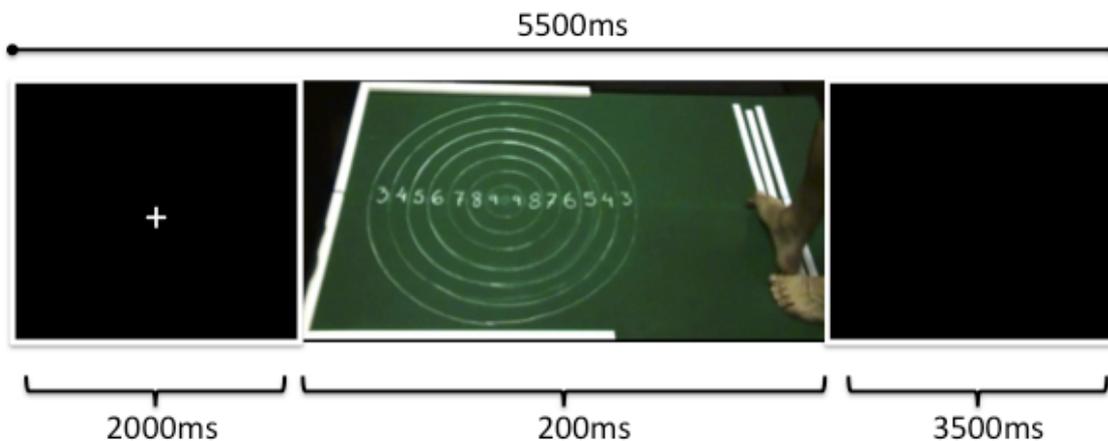


Figura 26 Secuencia de estímulos presentados durante los vídeos y duración. Tras 200 ms, a partir del golpeo de la bola, se pasaba al estímulo “RESPONDE”, tiempo no suficiente como para predecir la posición final de la bola en base a su trayectoria.

4.2.3.4.C.- Procedimiento general

Los sujetos fueron sentados en una silla confortable a 1 metro de la pantalla de ordenador en la que se presentaron los vídeos. El procedimiento fue dividido en dos bloques. Cada bloque fue utilizado para explorar una de las conexiones cortico-corticales a analizar (CPv-M1; CPP-M1). Se realizó un contrabalanceo de los bloques entre sujetos. Antes de comenzar cada bloque se realizó un protocolo de estimulación, tanto simple como pareada, con los sujetos en reposo. El objetivo de esta estimulación en reposo fue conocer el nivel de activación basal tanto de M1 como de las conexiones CPv-M1 y CPP-M1.

4.2.3.4.D.- Procedimiento EMT

Para analizar el nivel de excitabilidad del tracto corticoespinal se aplicaron pulsos simples de EMT sobre M1. Para estudiar la modulación de las interacciones cortico-corticales existentes entre CPv-M1 y CPP-M1 fueron aplicados pulsos pareados de EMT.

Durante el experimento se usaron dos máquinas Magstim 200 de alta-potencia (Magstim Co., Whitland, Dyfed, Reino Unido), cuyos estimuladores fueron conectados a sendas palas pequeñas con forma de ocho (50 mm de diámetro externo). Primero se delimitó el área motora de la mano dentro de la M1 izquierda, definida como el punto en donde la estimulación evocaba el potencial motor evocado (PME) de mayor amplitud en el músculo PDI contralateral. La intensidad del estímulo test (ET) fue ajustada para evocar un PME de aproximadamente 1mV de amplitud en el PDI derecho en reposo. Con el propósito de producir una facilitación (alrededor del 20%) en el potencial motor evocado mediante pulso simple, se aplicó el estímulo condicionante (EC) 6 ms antes del ET. Para el análisis de las conexiones CPv-M la intensidad del estímulo condicionante (EC) fue ajustada al 80 % del umbral motor activo (UMa) (Baumer et al., 2009). Definimos el UMA como la intensidad mínima necesaria para evocar, como mínimo, 5 pequeñas respuestas (de aproximadamente 200 μ V) en el músculo PDI derecho en una serie de 10 estímulos, con el sujeto realizando una pequeña contracción muscular. Para analizar el comportamiento de las conexiones CPP-M1, el estímulo condicionante se aplicó a una intensidad del 90% del umbral motor en reposo (UMr), siguiendo las indicaciones de Koch et al. (Koch, Cercignani, et al., 2010; Koch et al., 2007). Definimos UMR como la intensidad mínima de estimulación necesaria para evocar PMEs con una amplitud de un mínimo de 50 μ V, en al menos el 50% de una serie consecutiva de 10 estímulos (Rossini et al., 1994).

Para la estimulación de M1, la pala se mantuvo situada siempre tangencialmente al cuero cabelludo, en ángulo de 45° respecto a la línea media, con el fin de inducir un flujo de corriente postero-anterior (PA) a lo largo del

surco central. La pala para la estimulación de la CPv fue situada tangencialmente al cuero cabelludo, con ángulo de 45° respecto a la línea que conecta la posición CZ (vértex) del sistema EEG 10-20 con el conducto auditivo externo, con el mango apuntando hacia abajo y ligeramente anterior (10°), y fue localizada sobre la superficie prefrontal lateral, 3 cm anterior y 2.5 cm lateral al lugar de estimulación del PDI, siguiendo las pautas marcadas por investigaciones previas (Baumer et al., 2009). La pala para la estimulación del CPP fue situada en base a la posición P4 del sistema de EEG 10-20. De acuerdo con investigaciones previas en las que se utilizaron Imágenes de Resonancia Magnética reconstruidas en 3 dimensiones (3D), esta localización se corresponde con el lóbulo parietal posterior (CPP), pegado a la parte posterior del surco intraparietal adyacente (Herwig, Satrapi, & Schonfeldt-Lecuona, 2003; Rushworth & Taylor, 2006). El centro de la pala fue situado sobre P4, tangencialmente al cuero cabelludo, y con el mango dirigido hacia abajo y ligeramente medial (10°) con el propósito de inducir un flujo de corriente postero-anterior.

4.2.3.4.E.- Adquisición y análisis de datos

Las señales electromiográficas (EMG) fueron tomadas del músculo primer dorsal interóseo (PDI), utilizando para ello electrodos de superficie de copa Ag/AgCl, con un diámetro de 9 mm. El electrodo activo fue situado sobre el vientre muscular y el electrodo de referencia sobre la articulación metacarpo-falángica del dedo índice. Las respuestas fueron ampliadas con un amplificador Digitimer D360 (Digitimer Ltd., Welwyn Garden City, Hertfordshire, Reino Unido) a través de filtros programados a 20 Hz y 2 Hz con una frecuencia de registro de 5 Hz, siendo grabadas con un ordenador mediante el programa informático SIGNAL (Cambridge Electronic Devices, Cambridge, Reino Unido). Los estimuladores magnéticos fueron disparados utilizando el programa SIGNAL y una interfaz de adquisición de datos CED. Los vídeos se presentaron utilizando el programa informático Superlab (Cedrus Corporation, CA, USA) y sincronizados con el CED gracias a una tarjeta PCI,

con el fin de controlar el momento de aplicación de los pulsos. Todos los datos fueron almacenados en un PC para su posterior análisis.

Para el análisis de datos se tomó la amplitud de los PMEs, medida como la diferencia entre los picos máximo y mínimo de la onda electromiográfica (medido en mV), la cual se calculó a partir de los datos de EMG registrados. La ventana de registro de los PMEs tenía un tiempo de duración de 500 ms. Se registraron unos 200 ms, previa aplicación del estímulo magnético, con el fin de comprobar que no existía actividad muscular antes de la aplicación de la EMT. En el caso de que esto sucediera, el PME fue excluido del análisis.

4.2.3.4.F.- Análisis estadístico

Se llevaron a cabo análisis factoriales de la varianza de medidas repetidas (Anova-MR) y de 1 factor. Tras efectos significativos se realizó análisis post-hoc con corrección de Bonferroni. La corrección de Greenhouse-Geisser fue tomada cuando los datos violaban la asunción de esfericidad. Ningún dato violó la asunción de normalidad. El grado de significación se estableció en $p \leq 0.05$.

Con el objeto de analizar el nivel de excitabilidad de M1 durante la observación de acciones se realizó una Anova de medidas repetidas, tomando para ello la amplitud de los PMEs en cada una de las condiciones experimentales, normalizados en relación al registro en reposo. El factor intra-sujeto fue efector (mano, pie), y el factor inter-sujeto fue grupo (AO, PO, PF, C).

Para saber si aplicando el EC se producía una facilitación del PME se realizó una prueba-t de comparación de medias, tomando los valores de amplitud del PME tras aplicar pulsos simples y pulsos pareados con los sujetos en reposo. Para comprobar si la facilitación del PME se daba en todos los grupos por igual se realizó una Anova con factor grupo, tomando como variable dependiente el porcentaje de facilitación provocado en el PME al

aplicar el EC. Con el objeto de estudiar la modulación de las interacciones cortico-corticales (CPv-M1; CPP-M1) se llevaron a cabo dos Anovas de medidas repetidas por separado, con grupo (AO, PO, PF, C) como factor inter-sujeto y condición (reposo, mano, pie) como factor intra-sujeto. Para ello se tomaron los valores de amplitud del PME tras aplicar pulsos pareados, como porcentaje del PME en la condición pulso simple.

4.2.3.5.- Resultados

Estimulación simple

La Anova-MR con los valores de amplitud del PME normalizados respecto a la condición reposo mostró una tendencia a la interacción entre los factores efector x grupo ($F_{3,36} = 2.72$; $p = 0.059$). El análisis post-hoc reveló que el grupo AO presentó una excitabilidad de M1 mayor que los otros 3 grupos (PO, PF, C) durante la observación de la acción de golpeo, ejecutada tanto con la mano ($p \leq 0.01$) como con el pie ($p \leq 0.05$). Además, los sujetos del grupo AO son los únicos que presentaron diferencias significativas al comparar su excitabilidad cortical durante la observación de la condición Mano y Pie ($p = 0.01$) (ver figura 27). No se hallaron diferencias significativas en las demás comparaciones.

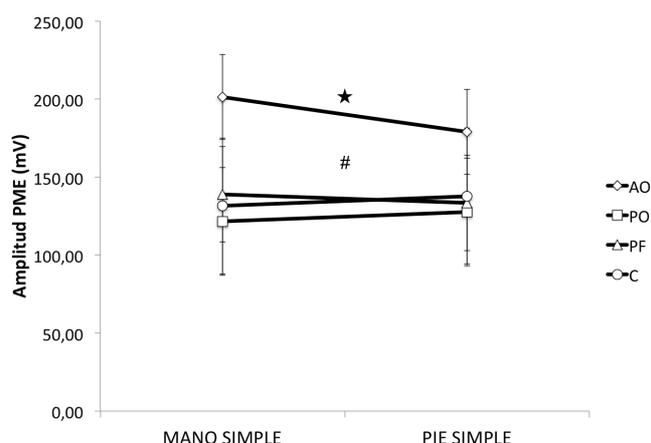


Figura 27 Valores de Potencial Motor Evocado (PME) durante la observación de los vídeos. Normalización en base al valor en reposo para cada bloque por separado. Las barras de error indican la desviación estándar. Existe una tendencia a la interacción efector x grupo (#, $p = 0.059$). El símbolo ★★ indica $p \leq 0.01$.

Conectividad CPv-M1

El análisis mostró que la amplitud del PME tras aplicación de pulsos pareados fue significativamente mayor que tras aplicación de pulsos simples ($t_{39} = 4.96$; $p \leq 0.001$) (ver figura 28).

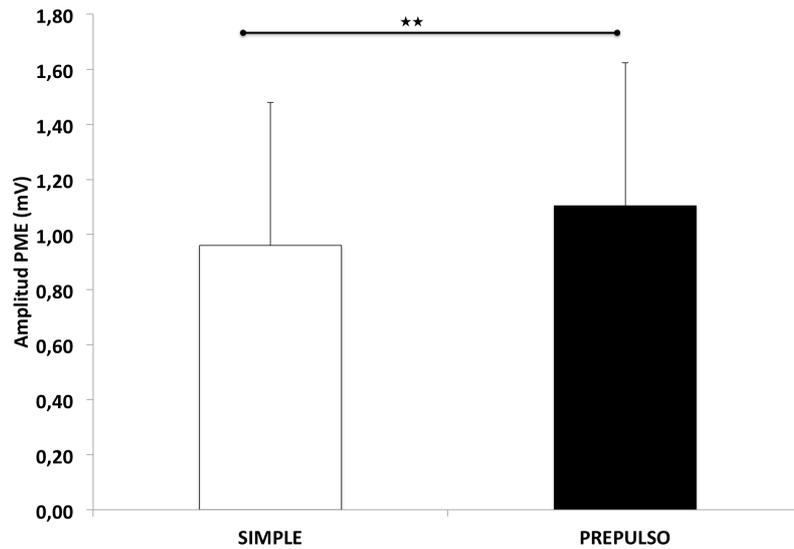


Figura 28 Valor absoluto de amplitud del PME registrado con los sujetos en reposo tras aplicación de pulsos simples (M1) y pulsos pareados (CPv-M1). El símbolo ★★ indica $p \leq 0.001$. Las barras de error indican desviación estándar.

La Anova de 1 factor, tomando como variable dependiente el porcentaje de aumento producido en la amplitud del PME al aplicar pulsos pareados no reveló un efecto principal del factor grupo ($F_{3,36} = 0.53$; $p = 0.66$) (ver figura 29).

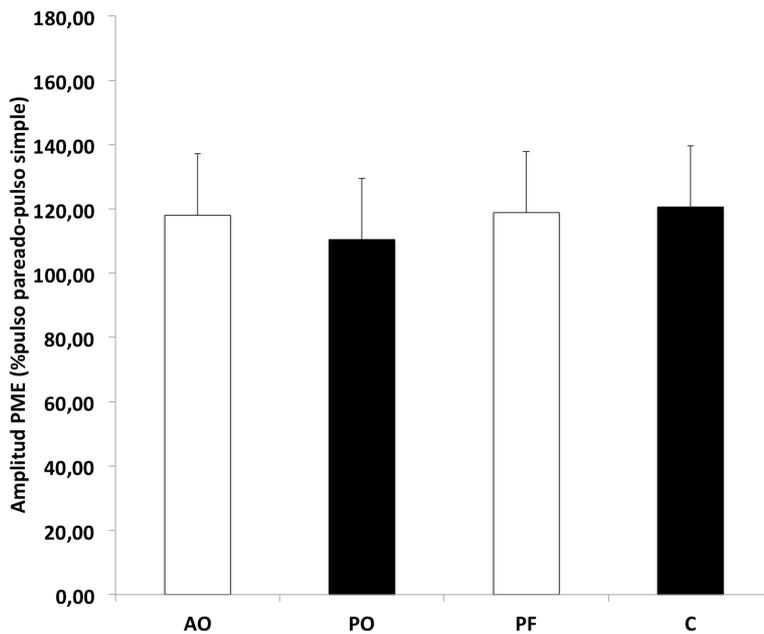


Figura 29 Porcentaje de aumento del PME provocado en cada grupo al aplicar el EC sobre la CPv. Las barras de error indican desviación estándar.

La Anova-MR con los valores de amplitud del PME tras aplicar pulsos pareados, calculados en porcentaje del PME en la condición pulso simple reveló efecto principal del factor Condición ($F_{3,36} = 5.03$; $p = 0.009$). No se halló efecto principal del factor Grupo ($F_{3,36} = 0.20$; $p = 0.90$), ni interacción entre factores condición x grupo ($F_{3,36} = 0.99$; $p = 0.44$) (ver figura 30). El análisis post-hoc, agrupando los valores de todos los grupos, reveló que el aumento en la amplitud del PME, hallado al aplicar el EC sobre la CPv con los sujetos en reposo ($\approx 20\%$), desapareció cuando se observó el vídeo del golpeo, ejecutado tanto con la mano como con el pie ($p \leq 0.05$ para ambas comparaciones). En las condiciones en las que los sujetos observaban una acción (mano, pie) la facilitación del PME mediante aplicación del EC sobre la CPv desaparecía.

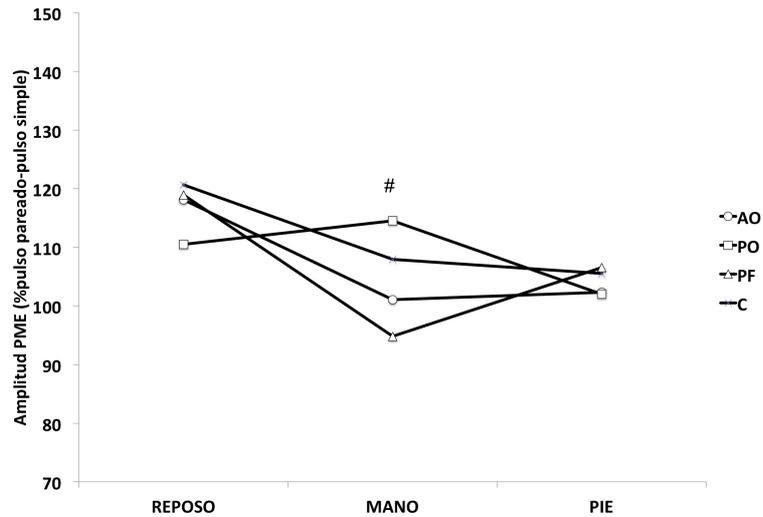


Figura 30 Amplitud del PME hallado durante la aplicación de pulsos pareados (CPv-M1) en las condiciones reposo, mano y pie. Se muestra el valor como porcentaje del PME mediante aplicación de pulso simple en la misma condición. El símbolo (#) indica efecto principal del factor condición. Se omiten los datos de desviación estándar para claridad de la gráfica.

Conectividad CPP-MI

El análisis llevado a cabo reveló que la amplitud del PME tras aplicación de pulsos pareados fue significativamente mayor que tras aplicación de pulsos simples ($t_{39} = 5.18$; $p \leq 0.001$) (ver figura 31).

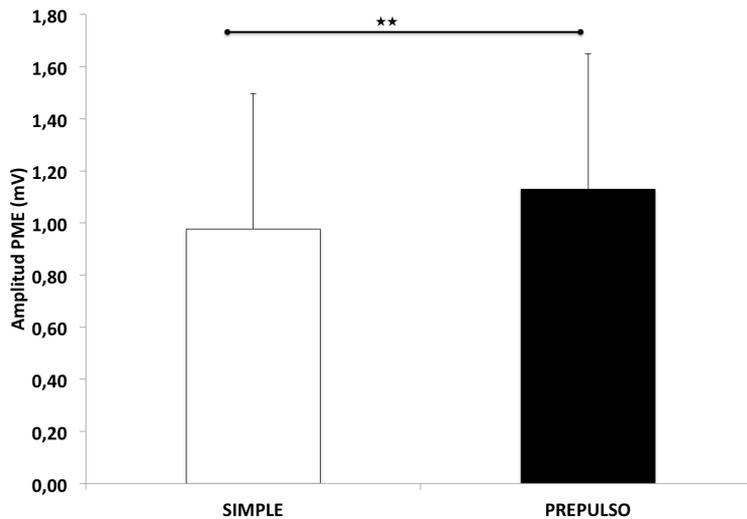


Figura 31 Valor absoluto de amplitud del PME registrado con los sujetos en reposo tras aplicación de pulsos simples (M1) y pulsos pareados (CPP-M1). El símbolo ★★ indica $p \leq 0.001$. Las barras de error indican desviación estándar.

La Anova de 1 factor, tomando como variable dependiente el porcentaje de aumento producido en la amplitud del PME al aplicar pulsos pareados no reveló efecto principal del factor grupo ($F_{3,36} = 0.45$; $p = 0.72$) (ver figura 32).

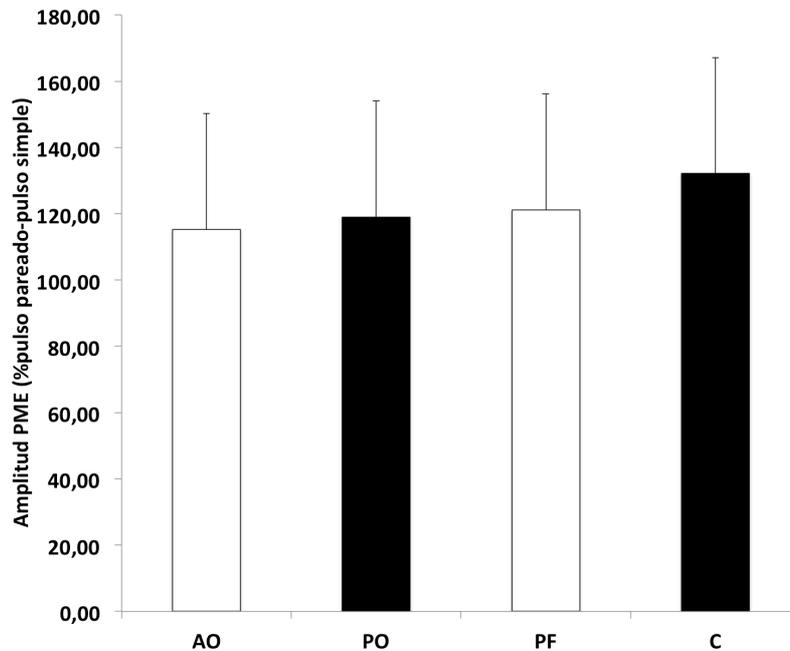


Figura 32 Porcentaje de aumento del PME provocado en cada grupo al aplicar el EC sobre la CPP. Las barras de error indican desviación estándar.

La Anova-MR con los valores de amplitud del PME tras aplicar pulsos pareados, calculados en porcentaje del PME en la condición pulso simple, reveló efecto principal del factor condición ($F_{3,36} = 7.20$; $p = 0.01$). No se halló efecto principal del factor grupo ($F_{3,36} = 0.39$; $p = 0.76$), ni interacción entre factores condición x grupo ($F_{3,36} = 0.81$; $p = 0.57$) (ver figura 33). El análisis post-hoc, agrupando los valores de todos los grupos, reveló que el aumento en la amplitud del PME, hallado al aplicar el EC sobre la CPv, con los sujetos en reposo ($\approx 20\%$), desaparece cuando se observaba la acción de golpeo, ejecutada tanto con la mano como con el pie ($p \leq 0.05$ para ambas comparaciones). En las condiciones en las que los sujetos observaban una acción (mano, pie) desaparecía la facilitación del PME provocada por la aplicación del EC sobre la CPP.

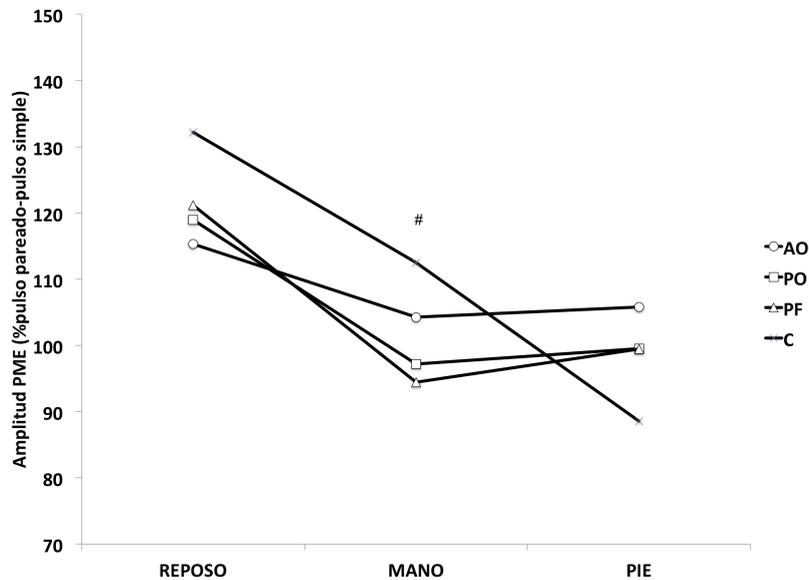


Figura 33 Amplitud del PME hallado durante la aplicación de pulsos pareados (CPP-M1) en las condiciones reposo, mano y pie. Se muestra el valor como porcentaje del PME tras aplicación de pulso simple en la misma condición. El símbolo (#) indica efecto principal del factor condición. Se omiten los datos de desviación estándar para claridad de la gráfica.

4.2.3.6.- Discusión

Este es el primer estudio en el que se demuestra que el tipo de protocolo efectuado por un sujeto durante las primeras fases de aprendizaje de una tarea novedosa condicionará la respuesta del SNE durante la observación de la acción aprendida. Los resultados revelan que la combinación de observación y ejecución de acciones, durante el período de práctica motriz de una tarea novedosa, provocará que la excitabilidad de M1 se vea significativamente aumentada cuando se observe la acción aprendida. Sin embargo, la modulación que experimentan las interacciones cortico-corticales entre CPv-M1, y entre CPP-M1, durante la observación de una acción no está supeditada al protocolo de aprendizaje al que haya sido expuesto previamente el observador. Además, este estudio evidencia que la modulación que experimentan estas interacciones cortico-corticales durante la observación de una acción no está condicionada por la musculatura implicada en la ejecución de la acción observada.

Excitabilidad M1

Se hallaron diferencias entre grupos al comparar el nivel de excitabilidad de M1 durante la observación de la acción de golpeo. Al analizar la amplitud del PME del músculo PDI se descubrieron diferencias entre grupos tanto cuando la acción observada era ejecutada con una mano (se encuentra activamente implicado el PDI) como con un pie (el PDI no se encuentra involucrado). Los resultados muestran que la amplitud del PME fue mayor en el grupo que había realizado previamente un protocolo de aprendizaje por observación (AO), en el que se intercala observación de un modelo y ejecución de la acción a aprender.

Al comparar el nivel de activación que presentó M1 durante la observación de la acción de golpeo con la mano y la observación de la acción ejecutada con el pie, sólo el grupo AO mostró diferencias significativas. La amplitud del PME del músculo PDI, en los sujetos del grupo AO, fue significativamente mayor cuando este músculo se encontraba activamente implicado en la ejecución de la acción observada.

Los resultados de este estudio sugieren que no es la experiencia motora o visual, por separado, la que determina la modulación de la excitabilidad de M1 durante la observación de acciones. Los grupos PF (experiencia motriz) y PO (experiencia visual y motriz por separado) no mostraron aumento en la excitabilidad de M1 en comparación con el grupo C (sin experiencia visual ni motriz). Únicamente el grupo AO (combinación de experiencia visual y motriz) presentó un aumento significativo en la excitabilidad de M1 durante la observación de la acción previamente entrenada, en comparación con los demás grupos (PO, PF, C). Sakamoto et al. revelaron que la excitabilidad de M1, durante la observación de una acción de agarre, aumenta de manera progresiva a lo largo de un protocolo de práctica física de la acción observada (Sakamoto et al., 2009). Sin embargo, esto no sucede cuando, en lugar de ejecutar físicamente la acción, los sujetos observan a otra persona haciéndolo, o bien practican un movimiento diferente al observado, incluso cuando este implica al mismo efector biológico. Esto está en línea con los hallazgos de

Molnar-Szakacs et al. (Molnar-Szakacs, Wu, Robles, & Iacoboni, 2007), los cuales probaron que el incremento que se produce en el tamaño del PME durante la observación de una acción, depende de la familiaridad visual que el observador posea respecto a la acción observada. La excitabilidad de M1 se ve aumentada cuando un observador presenta experiencia visual, o experiencia visual y motriz en relación a la acción observada (Aglioti et al., 2008). En línea con lo expuesto proponemos que la combinación previa de ejecución (experiencia motriz) y observación (experiencia visual) de una acción, a través de un protocolo de aprendizaje por observación, altera el nivel de activación del tracto corticoespinal durante la observación del patrón motor previamente adquirido.

Modulación interacciones cortico-corticales (CPv-M1, CPP-M1)

El presente estudio revela que las interacciones cortico-corticales entre CPv-M1 y entre CPP-M1 se ven moduladas durante la observación de acciones ejecutadas por otros individuos, lo cual se encuentra en línea con las evidencias halladas por Koch et al. (Koch, Versace, et al., 2010). Los resultados hallados indican que la modulación de conectividad CPv-M1 y CPP-M1 no es específica de la musculatura implicada en la acción observada, como prueba el hecho de que la respuesta del músculo PDI sea la misma en las condiciones mano y pie. Por tanto, los resultados de este estudio se encuentran en línea con la propuesta de Cattaneo et al. (Cattaneo et al., 2010), los cuales defienden que las regiones parieto-frontales llevan a cabo un análisis abstracto de las acciones ejecutadas por otros individuos, ya que no tienen en cuenta la musculatura utilizada.

Las neuronas espejo fueron halladas por primera vez en el área F5 de primates no humanos (Gallese et al., 1996). La corteza premotora ventral (CPv) parece ser la homóloga humana del área F5, ya que se activa cuando un sujeto observa a otro individuo observando una acción (para revisión consultar (Binkofski & Buccino, 2006). Sabemos, además, que la activación de CPv durante la observación de acciones se encuentra organizada de forma

somatotópica (Buccino, Binkofski, & Riggio, 2004), de manera similar al clásico homúnculo de la corteza motora (Penfield & Rasmussen, 1952).

Por otro lado, el lóbulo parietal de primates no humanos responde ante la observación y ejecución de acciones (Gallese et al., 2002). Esto ha sido también demostrado en humanos, en los cuales se ha hallado que el lóbulo parietal inferior responde ante la observación y ejecución de acciones (Chong, Cunnington, Williams, Kanwisher, & Mattingley, 2008). La activación del lóbulo parietal se produce cuando otro individuo ejecuta una acción albergada en el repertorio motor del observador (Buccino, Lui, et al., 2004).

Hemos de tener en cuenta que gran parte de la información que llega a la corteza premotora durante la observación de acciones tiene su origen en áreas parietales. Buccino et al. demostraron que el circuito neuronal que subyace al mecanismo de resonancia motora y por tanto al aprendizaje motor por observación, está formado por el LPI y la parte posterior de la cisura frontal inferior (CFi) junto con la Corteza Premotora (Buccino, Vogt, et al., 2004). Sin embargo, existen evidencia que sugieren que este circuito no se activa ante la observación de cualquier tipo de acción. Los resultados de Jonas et al. sugieren que la actividad del circuito fronto-parietal aumentará de manera significativa sólo en aquellos casos en los que la acción observada pretenda alcanzar un objetivo extrínseco al movimiento (Jonas et al., 2007).

Experiencia visuo-motora y activación del SNE

El presente estudio revela que no es la experiencia motriz la que condiciona la actividad del SNE, sino que es la combinación repetida de experiencia visual y motriz la que permite a este sistema activarse con mayor robustez durante la observación de acciones. Los resultados prueban que, de los grupos que presentaban experiencia motriz previa (PF, PO, AO), sólo el grupo AO (observación y ejecución intercalada durante el período de práctica) muestra una excitabilidad de M1 significativamente mayor que el grupo C (sin experiencia visual y/o motriz). El SNE de expertos bailarines de danza se

activa cuando observan acciones previamente entrenadas (Calvo-Merino et al., 2005), siendo esta activación mayor cuando la acción observada es específica de su género (Calvo-Merino et al., 2006). Kim et al. ampliaron el conocimiento sobre la activación del SNE al ámbito de las destrezas deportivas, probando que tiradores de arco muestran mayor activación del SNE que sujetos no tiradores cuando se les muestra una acción específica de esta modalidad deportiva (Kim et al., 2011). Estas evidencias han llevado a defender que la experiencia motriz que un individuo presente en relación a un acción condicionará el nivel de activación del SNE durante la observación de acciones. Sin embargo, se ha de tener en cuenta que es habitual que un deportista entrene en grupo y que por tanto tenga acceso tanto a práctica motriz (sus propias ejecuciones) como a práctica visual (las ejecuciones efectuadas por sus compañeros), factor que no se ha tenido en cuenta en la discusión de los estudios anteriormente citados (Calvo-Merino et al., 2005; Calvo-Merino et al., 2006; Kim et al., 2011).

Nuestros resultados se encuentran en línea con la propuesta de la teoría del aprendizaje sensitivo-motor (Catmur, Walsh, & Heyes, 2007), en la que se propone que la experiencia visuo-motora que presente un sujeto alterará la respuesta del SNE durante la observación de acciones. Se ha probado que para que se produzca una modulación de la actividad del sistema motor durante la observación de acciones será necesario que el observador haya intercalado observación y ejecución de la acción durante el período de práctica motriz. Esto sugiere que el sistema de neuronas espejo, más que ser innato o dependiente sólo de la experiencia visual o motora, correlaciona con la experiencia sensitivo-motora que el observador presente (Catmur et al., 2007).

La corteza premotora y la corteza parietal se activan cuando un sujeto observa acciones con las que está familiarizado (Calvo-Merino et al., 2005). Por ejemplo, un entrenamiento de práctica física continuada (5 horas por semana, durante 5 semanas) provoca un aumento en la respuesta de la CPv y del LPI durante la observación de las acciones entrenadas (Cross et al., 2006). Sin embargo, en nuestro estudio hemos hallado modulación de la conectividad

cortico-cortical incluso en aquellos sujetos que no tenían acceso a ningún tipo de práctica previa (grupo C), ni visual, ni motriz. Por otro lado, hemos de tener en cuenta que el período de práctica al que fueron expuestos los sujetos de los grupos AO, PO, y PF fue de tan sólo 30 minutos. Por tanto, es posible que para producir alteraciones en la respuesta de regiones parieto-frontales durante la observación de acciones sea necesario que el aprendiz sea expuesto a un período de entrenamiento prolongado.

4.2.3.7.- Conclusiones

- La combinación de ejecución y observación de acciones altera el nivel de actividad mostrado por M1 cuando un individuo observa el patrón motor previamente adquirido.
- Las áreas espejo CPv y CPP realizan una codificación muscularmente inespecífica de la acción observada, sin importar el tipo de experiencia motriz y visual que el observador presente.

4.2.4.- *Discusión general*

Se ha revelado que el aprendizaje motor por observación no es un método de enseñanza que permita alcanzar mayor nivel de rendimiento que la práctica física durante la realización de tareas que presenten una única estrategia de ejecución (exp. 3). Se ha demostrado también que durante la observación de un modelo de ejecución de este tipo de tarea se produce una activación del SNE (exp. 5). El sistema de neuronas espejo ha sido propuesto como soporte neurofisiológico del aprendizaje motor por observación (Cattaneo & Rizzolatti, 2009), a través de la transformación de información visual en comandos motores mediante el mecanismo de resonancia motora (Fabbri-Destro & Rizzolatti, 2008). Sin embargo, los resultados hallados en esta serie de 3 experimentos demuestran que la información visual presentada por un modelo de ejecución no puede ser transformada en comandos motores, aún cuando se active el mecanismo de resonancia motora, al menos en tareas que no presenten diferentes estrategias de ejecución. Por tanto, y en contra de lo que han sugerido otros autores (Hickok & Hauser, 2010), el SNE no siempre permitirá a un individuo aprender a ejecutar un movimiento a partir de la activación de representaciones motoras que repliquen el movimiento presentado por un modelo de ejecución.

La modulación de la actividad de M1 durante la observación de la acción previamente aprendida, exhibida en el exp. 5 sólo por aquellos sujetos que habían realizado previamente un protocolo de aprendizaje en el que se intercalaba observación de un modelo y práctica motriz, podría ser consecuencia de la activación de representaciones motoras que repliquen el movimiento observado (W. Prinz, 1997; Viviani & Stucchi, 1992). Esto está en línea con la teoría de la codificación compartida (W. Prinz, 1997) y la teoría de la simulación mental (Jeannerod, 2001, 2006), las cuales defienden que percepción y acción comparten ciertas representaciones neuronales (Wolfgang Prinz & Hommel, 2002). La neurociencia ha probado que el mecanismo de resonancia motora (Buccino et al., 2001), puesto en acción por el Sistema de Neuronas Espejo (Craighero et al., 2007), podría ser el causante de la

activación de representaciones motoras en el sujeto que observa (Rizzolatti & Craighero, 2004). Un sistema de neuronas espejo cuyo principal núcleo está formado por una red de conexiones parieto-frontales compuesta por la región inferior del lóbulo parietal, la corteza premotora ventral y la cisura frontal inferior (Buccino, Vogt, et al., 2004; Grezes et al., 2003). Estas conexiones parieto-frontales se activan cuando el observador presenta experiencia previa en relación a la tarea observada (Calvo-Merino et al., 2005; Calvo-Merino et al., 2006; Kim et al., 2011). La práctica física previa provoca un aumento en la actividad de estas áreas cuando se observa a otro individuo ejecutando la acción practicada (Cross et al., 2006). Sin embargo, la modulación de las interacciones entre CPv-M1 y entre CPP-M1, descubierta durante la observación de la acción de golpeo de una bola, no se vio condicionada por el tipo de práctica realizada previamente por el observador (exp. 5). Es más, el grupo control, que no presentaba ni experiencia visual ni motriz, mostró idéntica modulación de esta conectividad que los sujetos de los grupos AO y PO (experiencia visual y motriz), y los sujetos del grupo PF (experiencia motriz).

En el experimento 4 se ha probado que ciertos sujetos son capaces de mejorar su capacidad de predecir el resultado de acciones ejecutadas por otros individuos, lo cual está directamente relacionado con la capacidad perceptiva del observador (Canal-Bruland & Williams, 2010). El mecanismo de resonancia motora permite dar explicación al fenómeno de interacción visión-acción, es decir, la interferencia que lo observado ejerce sobre lo ejecutado, pero no así a la influencia que la ejecución de acciones ejerce sobre su posterior percepción (Vogt & Thomaschke, 2007). Por ello Schutz-Bosbach y Prinz. (Schutz-Bosbach & Prinz, 2007) proponen que existe un mecanismo de resonancia perceptiva, basándose para ello en que un sujeto se vuelve perceptivamente más sensible ante acciones similares a las previamente ejecutadas (Miall et al., 2006; Schubo et al., 2004; Stoet & Hommel, 2002; Zwickel et al., 2007). El hecho de que la mejora de la capacidad predictiva se observara en el exp. 4 sólo en aquellos sujetos que durante el período de práctica motriz tuvieron acceso a información visual (modelo de ejecución), en

línea con otros estudios (Aglioti et al., 2008; Canal-Bruland et al., 2011; Farrow & Abernethy, 2003; Savelsbergh et al., 2002), sugiere que no es la experiencia motriz la que determina el funcionamiento de este mecanismo de resonancia perceptiva, sino la combinación de experiencia visual y motriz.

Capítulo 5. CONCLUSIONES.

Gracias al contraste de las hipótesis planteadas a lo largo de los 5 experimentos de este trabajo de investigación, se ha llegado a las siguientes conclusiones:

1. Propiedades de activación del Sistema de Neuronas Espejo:
 - a. La observación de una acción de alcance y agarre natural provoca una facilitación del PME del músculo PDI, y modula las conexiones existentes entre la CPv y M1.
 - b. Durante la observación de una acción de alcance y agarre, dirigida hacia un objeto nocivo, la excitabilidad de las conexiones CPv-M1 se reduce, en comparación a cuando el objeto es neutral.
 - c. Durante la observación de acciones, las conexiones existentes entre CPv-M1 son moduladas de diferente manera en función de si la acción observada quisiera ser ejecutada en una situación real.
 - d. La excitabilidad de la corteza motora, durante la observación de la preparación de una acción de alcance, agarre y alzamiento, se ve modulada en función de la posible implicación de la musculatura analizada en la consecución del objetivo de lo observado.
 - e. La especificación muscular del programa motor activado durante la observación de acciones se produce cuando se muestra una interacción entre el efector biológico y el objeto con el que interactúa.

2. Aprendizaje motor por observación y Sistema de Neuronas Espejo:
 - a. El método de aprendizaje motor por observación no permite alcanzar niveles de rendimiento mayores que la práctica física en tareas que presenten una única estrategia de ejecución.
 - b. El protocolo de práctica motriz al que se exponga un sujeto durante las primeras fases de aprendizaje de una tarea que

presente una única estrategia de ejecución, condicionará su capacidad de predecir el resultado final de la acción aprendida.

- c. La combinación de ejecución y observación de acciones altera el nivel de actividad mostrado por M1 cuando un individuo observa el patrón motor previamente adquirido.
- d. Las áreas espejo fronto-parietales realizan una codificación muscularmente inespecífica de la acción observada, sin importar el tipo de experiencia motriz y visual que el observador presente.

**Capítulo 6. LIMITACIONES DEL TRABAJO DE
INVESTIGACIÓN**

En la literatura se ha interpretado que durante la observación de acciones, el aumento de excitabilidad que experimenta M1 (Fadiga, et al., 1995; Patuzzo, Fiaschi, & Manganotti, 2003) y la modulación de interacciones cortico-corticales (Koch et al., 2010; Catmur, Mars, Rushworth, & Heyes, 2011) resulta de la activación del SNE. En línea con estos estudios, los resultados hallados en aquellos experimentos de este trabajo de investigación en los que se utilizó EMT (experimentos 1, 2 y 5) han sido relacionados con el SNE. Esta interpretación se basa en que durante la observación de acciones el SNE activará representaciones motoras que repliquen la acción observada, provocando un incremento en la actividad de M1 a través de redes neuronales que conecten las áreas espejo con M1 (consultar Fadiga & Craighero, 2004).

La actividad de M1 puede ser estudiada administrando sobre ella EMT. La aplicación de un pulso electromagnético aumenta la actividad de la población de neuronas objeto de estimulación (Pascual-Leone et al., 1998), provocando que neuronas cortico-espinales descarguen repetidamente a intervalos de entre 1-1.5 ms. La primera onda descargada resulta de la activación directa de neuronas cortico-espinales (onda “D” directa), y las subsiguientes (ondas “I” indirectas) se piensa dependen de la excitación transináptica de interneuronas intracorticales que terminan descargando sobre las neuronas cortico-espinales (Amassian & Stewart, 2003; Di Lazzaro et al., 2003). Por tanto, si en comparación con una condición control, se produce un aumento en la amplitud del PME durante la observación de acciones, cabe esperar que la población de neuronas estimulada haya visto aumentada su excitabilidad a causa del estímulo observado.

Sin embargo, esta interpretación presenta varias limitaciones. La primera, que las modificaciones que se producen en la amplitud del PME, tras aplicación de pulsos simples de EMT sobre M1, no siempre reflejan cambios en la actividad de las neuronas sobre las que haya sido administrado el pulso electromagnético (Reis et al., 2008). En el caso de neuronas que se encuentren parcialmente despolarizadas, pero que no hubieran alcanzado el umbral de despolarización, la aplicación del pulso de EMT las ayudará a alcanzar dicho

umbral. De esta manera se producirá un aumento en la amplitud del PME sin que se haya dado un incremento en el nivel de descarga de la población de neuronas objeto de estimulación. Por otra parte, en nuestros experimentos se ha estudiado la modulación de actividad del tracto cortico-espinal a través del análisis de la amplitud del PME (Rossini et al., 1998) asumiendo que dicha modulación, durante la observación de acciones, resulta de la activación del SNE. No obstante, hemos de tener en cuenta que la actividad del tracto cortico-espinal es el efecto final de un conjunto de interacciones cortico-corticales facilitadoras e inhibitoras (Reis et al., 2008).

Para saber si un circuito cortico-cortical se encuentra implicado en la observación de acciones se han utilizado pulsos pareados de EMT (estímulo condicionante “EC” y estímulo test “ET”) (Baumer et al., 2009; Civardi, Cantello, Asselman, & Rothwell, 2001; Koch et al., 2007). La modulación sufrida por estas interacciones cortico-corticales se debe a la modificación de su estado (Reis et al., 2008). Por ello cabe esperar que los cambios hallados al comparar el PME mediante pulsos pareados durante la observación de acciones y una situación control se deban a una modulación de la actividad del circuito cortico-cortical sobre el que haya sido administrada la EMT.

Sin embargo, los circuitos neuronales que controlan los procesos de facilitación e inhibición intra-cortical y cortico-cortical están interconectados, y por tanto no son independientes (Ni, Muller-Dahlhaus, Chen, & Ziemann, 2011). La actividad de M1, medida a través del análisis del PME tras aplicación de un estímulo electromagnético, es por tanto el resultado de la interacción de todos estos circuitos neuronales. Por tanto, es posible que los cambios de amplitud del PME, resultantes de la aplicación de pulsos pareados durante la observación de acciones, sean provocados por modificaciones de inputs llegados a M1 desde regiones corticales diferentes de aquella sobre la que haya sido aplicado el EC.

En futuros estudios, para un análisis más fiable de la modulación de conectividades cortico-corticales durante la observación de acciones, sería interesante combinar la aplicación de EMT con la utilización de técnicas de

neuroimagen (RMF, tomografía por emisión de positrones; Paus, 1999; Paus et al., 1997, 1998) o con una medición de la actividad cerebral mediante EEG (Ilmoniemi et al., 1997). El análisis de las ondas-I tardías, que regulan el input que llega a M1 a través de tractos cortico-corticales transmisores de información desde otras áreas cerebrales (Cattaneo et al., 2005; Shimazu, Maier, Cerri, Kirkwood, & Lemon, 2004), será de ayuda en experimentos en los que se analice la modulación de interacciones cortico-corticales mediante pulsos pareados de EMT. Asimismo, la estimulación magnética transcraneal mediante pulsos triples permitiría al investigador estudiar las interacciones que se dan entre diferentes circuitos neuronales (Ni et al., 2011).

En definitiva, hemos de asumir que, aún cuando los resultados hallados en los experimentos de esta tesis doctoral han sido interpretados en consonancia con la literatura existente sobre activación del SNE durante la observación de acciones, cabe la posibilidad de que las modificaciones de amplitud del PME, signo de la modulación de la excitabilidad de M1 y de interacciones cortico-corticales (CPv-M1, CPP-M1), sean de origen diferente al del accionamiento del SNE. Por ello, en futuros estudios será útil combinar diferentes técnicas de análisis de la actividad cerebral (EMT, RMF, EEG) con el fin de saber más acerca de la funcionalidad y propiedades de activación del SNE.

Capítulo 7. BIBLIOGRAFÍA.

- Abernethy, B., & Russell, D. G. (1987). Expert-novice differences in an applied selective attention task. *Journal of Sport Psychology*(9), 325-345.
- Aglioti, S. M., Cesari, P., Romani, M., & Urgesi, C. (2008). Action anticipation and motor resonance in elite basketball players. *Nat Neurosci*, 11(9), 1109-1116.
- Al-Abood, S. A., Davids, K., Bennett, S. J., Ashford, D., & Martinez Marin, M. (2001). Effects of manipulating relative and absolute motion information during observational learning of an aiming task. *J Sports Sci*, 19(7), 507-520.
- Al-Abood, S. A., Davids, K. F., & Bennett, S. J. (2001). Specificity of task constraints and effects of visual demonstrations and verbal instructions in directing learners' search during skill acquisition. *J Mot Behav*, 33(3), 295-305.
- Alaerts, K., Senot, P., Swinnen, S. P., Craighero, L., Wenderoth, N., & Fadiga, L. (2010). Force requirements of observed object lifting are encoded by the observer's motor system: a TMS study. *Eur J Neurosci*, 31(6), 1144-1153.
- Alaerts, K., Swinnen, S. P., & Wenderoth, N. (2009). Is the human primary motor cortex activated by muscular or direction-dependent features of observed movements? *Cortex*, 45(10), 1148-1155.
- Alaerts, K., Swinnen, S. P., & Wenderoth, N. (2010). Observing how others lift light or heavy objects: which visual cues mediate the encoding of muscular force in the primary motor cortex? *Neuropsychologia*, 48(7), 2082-2090.

- Allison, T., Puce, A., & McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: Role of the STS region. *Trends Cogn Sci*, 4267-278.
- Amassian, V. E., Cracco, R. Q., & Maccabee, P. J. (1989). Focal stimulation of human cerebral cortex with the magnetic coil: a comparison with electrical stimulation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 74(6), 401-416.
- Amassian, V. E., & Stewart, M. (2003). Motor cortical and other cortical interneuronal networks that generate very high frequency waves. *Suppl Clin Neurophysiol*, 56, 119-142.
- Ashford, D., Bennett, S. J., & Davids, K. (2006). Observational modeling effects for movement dynamics and movement outcome measures across differing task constraints: a meta-analysis. *J Mot Behav*, 38(3), 185-205.
- Avenanti, A. (2007). Somatic and motor components of action simulation. *Current Biology*, 17, 2129–2135.
- Avenanti, A., Bolognini, N., Maravita, A., & Aglioti, S. M. (2007). Somatic and motor components of action simulation. *Curr Biol*, 17(24), 2129-2135.
- Avenanti, A., Buetti, D., Galati, G., & Aglioti, S. M. (2005). Transcranial magnetic stimulation highlights the sensorimotor side of empathy for pain. *Nat Neurosci*, 8(7), 955-960.
- Avenanti, A., Minio-Paluello, I., Bufalari, I., & Aglioti, S. M. (2006). Stimulus-driven modulation of motor-evoked potentials during observation of others' pain. *Neuroimage*, 32(1), 316-324.

- Avenanti, A., Minio-Paluello, I., Sforza, A., & Aglioti, S. M. (2009). Freezing or escaping? Opposite modulations of empathic reactivity to the pain of others. *Cortex*, 45(9), 1072-1077.
- Avikainen, S., Kulomaki, T., & Hari, R. (1999). Normal movement reading in Asperger subjects. *Neuroreport*, 10(17), 3467-3470.
- Badets, A., Blandin, Y., & Shea, C. H. (2006). Intention in motor learning through observation. *Q J Exp Psychol (Colchester)*, 59(2), 377-386.
- Bandura, A. (1987). *Pensamiento y acción : fundamentos sociales*. Barcelona: Martínez Roca.
- Barker, A. T., Jalinous, R., & Freeston, I. L. (1985). Non-invasive magnetic stimulation of human motor cortex. *Lancet*, 1(8437), 1106-1107.
- Baumer, T., Bock, F., Koch, G., Lange, R., Rothwell, J. C., Siebner, H. R., & Munchau, A. (2006). Magnetic stimulation of human premotor or motor cortex produces interhemispheric facilitation through distinct pathways. *J Physiol*, 572(Pt 3), 857-868.
- Baumer, T., Schippling, S., Kroeger, J., Zittel, S., Koch, G., Thomalla, G., . . . Munchau, A. (2009). Inhibitory and facilitatory connectivity from ventral premotor to primary motor cortex in healthy humans at rest--a bifocal TMS study. *Clin Neurophysiol*, 120(9), 1724-1731.
- Beek, P. J., & van Santvoord, A. A. (1992). Learning the cascade juggle: a dynamical systems analysis. *J Mot Behav*, 24(1), 85-94.
- Bekkering, H., Wohlschläger, A., & Gattis, M. (2000). Imitation of gestures in children is goal-directed. *Q J Exp Psychol A*, 53(1), 153-164.

- Binkofski, F., & Buccino, G. (2006). The role of ventral premotor cortex in action execution and action understanding. *J Physiol Paris*, 99(4-6), 396-405.
- Boniface, S. J., Mills, K. R., & Schubert, M. (1991). Responses of single spinal motoneurons to magnetic brain stimulation in healthy subjects and patients with multiple sclerosis. *Brain*, 114 (Pt 1B), 643-662.
- Boniface, S. J., Schubert, M., & Mills, K. R. (1994). Suppression and long latency excitation of single spinal motoneurons by transcranial magnetic stimulation in health, multiple sclerosis, and stroke. *Muscle Nerve*, 17(6), 642-646.
- Borroni, P., & Baldissera, F. (2008). Activation of motor pathways during observation and execution of hand movements. *Social Neuroscience*, 3(3-4), 276-288.
- Borroni, P., Montagna, M., Cerri, G., & Baldissera, F. (2005). Cyclic time course of motor excitability modulation during the observation of a cyclic hand movement. *Brain Research*, 1065(1-2), 115-124.
- Borroni, P., Montagna, M., Cerri, G., & Baldissera, F. (2008). Bilateral motor resonance evoked by observation of a one-hand movement: role of the primary motor cortex. *The European Journal Of Neuroscience*, 28(7), 1427-1435.
- Brasil-Neto, J. P., McShane, L. M., Fuhr, P., Hallett, M., & Cohen, L. G. (1992). Topographic mapping of the human motor cortex with magnetic stimulation: factors affecting accuracy and reproducibility. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 85(1), 9-16.

- Brass, M., Bekkering, H., Wohlschläger, A., & Prinz, W. (2000). Compatibility between observed and executed finger movements: comparing symbolic, spatial, and imitative cues. *Brain Cogn*, 44(2), 124-143.
- Breslin, G., Hodges, N. J., & Williams, A. M. (2009). Effect of information load and time on observational learning. *Research Quarterly For Exercise And Sport*, 80(3), 480-490.
- Breslin, G., Hodges, N. J., Williams, A. M., Curran, W., & Kremer, J. (2005). Modelling relative motion to facilitate intra-limb coordination. *Hum Mov Sci*, 24(3), 446-463.
- Brighina, F., La Bua, V., Oliveri, M., Piazza, A., & Fierro, B. (2000). Magnetic stimulation study during observation of motor tasks. *J Neurol Sci*, 174(2), 122-126.
- Bub, D. N., Masson, M. E., & Bukach, C. M. (2003). Gesturing and naming: the use of functional knowledge in object identification. *Psychol Sci*, 14(5), 467-472.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., . . . Freund, H. J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *The European Journal Of Neuroscience*, 13(2), 400-404.
- Buccino, G., Binkofski, F., & Riggio, L. (2004). The mirror neuron system and action recognition. *Brain Lang*, 89(2), 370-376.
- Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., . . . Rizzolatti, G. (2004). Neural circuits involved in the recognition of

- actions performed by nonconspicuous: an FMRI study. *J Cogn Neurosci*, 16(1), 114-126.
- Buccino, G., Vogt, S., Ritzl, A., Fink, G. R., Zilles, K., Freund, H. J., & Rizzolatti, G. (2004). Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study. *Neuron*, 42(2), 323-334.
- Buchanan, J. J., & Dean, N. J. (2010). Specificity in practice benefits learning in novice models and variability in demonstration benefits observational practice. *Psychol Res*, 74(3), 313-326.
- Buchanan, J. J., & Wright, D. L. (2010). Generalization of action knowledge following observational learning. *Acta Psychol (Amst)*, 136(1), 167-178.
- Calvo-Merino, B., Ehrenberg, S., Leung, D., & Haggard, P. (2010). Experts see it all: Configural effects in action observation. *Psychological Research*, 74(4), 400-406.
- Calvo-Merino, B., Glaser, D. E., Grezes, J., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers. *Cereb Cortex*, 15(8), 1243-1249.
- Calvo-Merino, B., Grezes, J., Glaser, D. E., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2006). Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Curr Biol*, 16(19), 1905-1910.
- Canal-Bruland, R., van Ginneken, W. F., van der Meer, B. R., & Williams, A. M. (2011). The effect of local kinematic changes on anticipation judgments. *Hum Mov Sci*, 30(3), 495-503.

- Canal-Bruland, R., & Williams, A. M. (2010). Recognizing and predicting movement effects: identifying critical movement features. *Exp Psychol*, 57(4), 320-326.
- Carretie, L., Iglesias, J., Garcia, T., & Ballesteros, M. (1997). N300, P300 and the emotional processing of visual stimuli. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 103(2), 298-303.
- Catmur, C., Walsh, V., & Heyes, C. (2007). Sensorimotor learning configures the human mirror system. *Curr Biol*, 17(17), 1527-1531.
- Catmur, C., Mars, R. B., Rushworth, M. F., & Heyes, C. (2011). Making mirrors: premotor cortex stimulation enhances mirror and counter-mirror motor facilitation. *J Cogn Neurosci*, 23(9), 2352-2362.
- Cattaneo, L., Voss, M., Brochier, T., Prabhu, G., Wolpert, D. M., & Lemon, R. N. (2005). A cortico-cortical mechanism mediating object-driven grasp in humans. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 102(3), 898-903.
- Cattaneo, L., Caruana, F., Jezzini, A., & Rizzolatti, G. (2009). Representation of goal and movements without overt motor behavior in the human motor cortex: a transcranial magnetic stimulation study. *J Neurosci*, 29(36), 11134-11138.
- Cattaneo, L., & Rizzolatti, G. (2009). The mirror neuron system. *Arch Neurol*, 66(5), 557-560.
- Cattaneo, L., Sandrini, M., & Schwarzbach, J. (2010). State-dependent TMS reveals a hierarchical representation of observed acts in the temporal, parietal, and premotor cortices. *Cereb Cortex*, 20(9), 2252-2258.

- Cerri, G., Shimazu, H., Maier, M. A., & Lemon, R. N. (2003). Facilitation from ventral premotor cortex of primary motor cortex outputs to macaque hand muscles. *J Neurophysiol*, 90(2), 832-842.
- Chistyakov, A. V., Soustiel, J. F., Hafner, H., Trubnik, M., Levy, G., & Feinsod, M. (2001). Excitatory and inhibitory corticospinal responses to transcranial magnetic stimulation in patients with minor to moderate head injury. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*, 70(5), 580-587.
- Chong, T. T., Cunnington, R., Williams, M. A., Kanwisher, N., & Mattingley, J. B. (2008). fMRI adaptation reveals mirror neurons in human inferior parietal cortex. *Curr Biol*, 18(20), 1576-1580.
- Civardi, C., Cantello, R., Asselman, P., & Rothwell, J. C. (2001). Transcranial magnetic stimulation can be used to test connections to primary motor areas from frontal and medial cortex in humans. *Neuroimage*, 14(6), 1444-1453.
- Clark, S., Tremblay, F., & Ste-Marie, D. (2004). Differential modulation of corticospinal excitability during observation, mental imagery and imitation of hand actions. *Neuropsychologia*, 42(1), 105-112.
- Conforto, A. B., Z'Graggen, W. J., Kohl, A. S., Rosler, K. M., & Kaelin-Lang, A. (2004). Impact of coil position and electrophysiological monitoring on determination of motor thresholds to transcranial magnetic stimulation. *Clin Neurophysiol*, 115(4), 812-819.
- Conte, A., Belvisi, D., Iezzi, E., Mari, F., Inghilleri, M., & Berardelli, A. (2008). Effects of attention on inhibitory and facilitatory phenomena elicited by paired-pulse transcranial magnetic stimulation in healthy subjects. *Exp Brain Res*, 186(3), 393-399.

- Costantini, M., Galati, G., Ferretti, A., Caulo, M., Tartaro, A., Romani, G. L., & Aglioti, S. M. (2005). Neural systems underlying observation of humanly impossible movements: an fMRI study. *Cerebral Cortex* (New York, N Y : 1991), 15(11), 1761-1767.
- Craighero, L., Bello, A., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (2002). Hand action preparation influences the responses to hand pictures. *Neuropsychologia*, 40(5), 492-502.
- Craighero, L., Metta, G., Sandini, G., & Fadiga, L. (2007). The mirror-neurons system: data and models. *Prog Brain Res*, 164, 39-59.
- Cross, E. S., Hamilton, A. F., & Grafton, S. T. (2006). Building a motor simulation de novo: observation of dance by dancers. *Neuroimage*, 31(3), 1257-1267.
- Curra, A., Modugno, N., Inghilleri, M., Manfredi, M., Hallett, M., & Berardelli, A. (2002). Transcranial magnetic stimulation techniques in clinical investigation. *Neurology*, 59(12), 1851-1859.
- Cuthbert, B. N., Schupp, H. T., Bradley, M. M., Birbaumer, N., & Lang, P. J. (2000). Brain potentials in affective picture processing: covariation with autonomic arousal and affective report. *Biol Psychol*, 52(2), 95-111.
- Dapretto, M., Davies, M. S., Pfeifer, J. H., Scott, A. A., Sigman, M., Bookheimer, S. Y., & Iacoboni, M. (2006). Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nat Neurosci*, 9(1), 28-30.

- Davare, M., Lemon, R., & Olivier, E. (2008). Selective modulation of interactions between ventral premotor cortex and primary motor cortex during precision grasping in humans. *J Physiol*, 586(Pt 11), 2735-2742.
- Davare, M., Montague, K., Olivier, E., Rothwell, J. C., & Lemon, R. N. (2009). Ventral premotor to primary motor cortical interactions during object-driven grasp in humans. *Cortex*, 45(9), 1050-1057.
- Davey, N. J., Smith, H. C., Wells, E., Maskill, D. W., Savic, G., Ellaway, P. H., & Frankel, H. L. (1998). Responses of thenar muscles to transcranial magnetic stimulation of the motor cortex in patients with incomplete spinal cord injury. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*, 65(1), 80-87.
- Di Lazzaro, V., Oliviero, A., Mazzone, P., Pilato, F., Saturno, E., Dileone, M., & Tonali, P. A. (2003). Generation of I waves in the human: spinal recordings. *Suppl Clin Neurophysiol*, 56, 143-152.
- Di Lazzaro, V., Pilato, F., Saturno, E., Oliviero, A., Dileone, M., Mazzone, P., . . . Rothwell, J. C. (2005). Theta-burst repetitive transcranial magnetic stimulation suppresses specific excitatory circuits in the human motor cortex. *J Physiol*, 565(Pt 3), 945-950.
- di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp Brain Res*, 91(1), 176-180.
- Dinstein, I. (2008). Human cortex: reflections of mirror neurons. *Curr Biol*, 18(20), R956-959.

- Eidelberg, L. (1929). Experimenteller Beitrag zum Mechanismus der Imitationsbewegung. *Jahresbücher für Psychiatrie und Neurologie* 46, 170-173.
- Fabbri-Destro, M., & Rizzolatti, G. (2008). Mirror neurons and mirror systems in monkeys and humans. *Physiology* (Bethesda), 23, 171-179.
- Fadiga, L., & Craighero, L. (2004). Electrophysiology of action representation. *J Clin Neurophysiol*, 21(3), 157-169.
- Fadiga, L., Craighero, L., & Olivier, E. (2005). Human motor cortex excitability during the perception of others' action. *Curr Opin Neurobiol*, 15(2), 213-218.
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J Neurophysiol*, 73(6), 2608-2611.
- Farrow, D., & Abernethy, B. (2003). Do expertise and the degree of perception - Action coupling affect natural anticipatory performance? *Perception*, 32(9), 1127-1139.
- Fecteau, S., Pascual-Leone, A., & Theoret, H. (2008). Psychopathy and the mirror neuron system: preliminary findings from a non-psychiatric sample. *Psychiatry Res*, 160(2), 137-144.
- Ferrari, P. F., Bonini, L., & Fogassi, L. (2009). From monkey mirror neurons to primate behaviours: possible 'direct' and 'indirect' pathways. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 364(1528), 2311-2323.

- Fogassi, L., Ferrari, P. F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., & Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science*, 308(5722), 662-667.
- Fridman, E. A., Immisch, I., Hanakawa, T., Bohlhalter, S., Waldvogel, D., Kansaku, K., . . . Hallett, M. (2006). The role of the dorsal stream for gesture production. *Neuroimage*, 29(2), 417-428.
- Funase, K., Tabira, T., Higashi, T., Liang, N., & Kasai, T. (2007). Increased corticospinal excitability during direct observation of self-movement and indirect observation with a mirror box. *Neurosci Lett*, 419(2), 108-112.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 119 (Pt 2), 593-609.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (2002). Action representation and the inferior parietal lobule. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Common mechanisms in perception and action* (Vol. XIX, pp. 334-355). Oxford: Oxford University Press.
- Gangitano, M., Mottaghy, F. M., & Pascual-Leone, A. (2001). Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *Neuroreport*, 12(7), 1489-1492.
- Gangitano, M., Mottaghy, F. M., & Pascual-Leone, A. (2004). Modulation of premotor mirror neuron activity during observation of unpredictable grasping movements. *Eur J Neurosci*, 20(8), 2193-2202.

- Gazzola, V., Rizzolatti, G., Wicker, B., & Keysers, C. (2007). The anthropomorphic brain: the mirror neuron system responds to human and robotic actions. *Neuroimage*, 35(4), 1674-1684.
- Gazzola, V., van der Worp, H., Mulder, T., Wicker, B., Rizzolatti, G., & Keysers, C. (2007). Aphasics born without hands mirror the goal of hand actions with their feet. *Curr Biol*, 17(14), 1235-1240.
- Goulet, C., Bard, C., & Fleury, M. (1989). Expertise differences in preparing to return a tennis serve: A visual information processing approach. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 11, 382-398.
- Grafton, S. T., Arbib, M. A., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. 2. Observation compared with imagination. *Exp Brain Res*, 112(1), 103-111.
- Grezes, J., Armony, J. L., Rowe, J., & Passingham, R. E. (2003). Activations related to "mirror" and "canonical" neurones in the human brain: an fMRI study. *Neuroimage*, 18(4), 928-937.
- Grezes, J., & Decety, J. (2002). Does visual perception of object afford action? Evidence from a neuroimaging study. *Neuropsychologia*, 40(2), 212-222.
- Hajcak, G., Molnar, C., George, M. S., Bolger, K., Koola, J., & Nahas, Z. (2007). Emotion facilitates action: a transcranial magnetic stimulation study of motor cortex excitability during picture viewing. *Psychophysiology*, 44(1), 91-97.

- Hallett, M. (2000). Transcranial magnetic stimulation and the human brain. *Nature*, 406(6792), 147-150.
- Hallett, M. (2007). Transcranial magnetic stimulation: a primer. *Neuron*, 55(2), 187-199.
- Hamilton, A. F., & Grafton, S. T. (2006). Goal representation in human anterior intraparietal sulcus. *J Neurosci*, 26(4), 1133-1137.
- Hanajima, R., Ugawa, Y., Machii, K., Mochizuki, H., Terao, Y., Enomoto, H., . . . Kanazawa, I. (2001). Interhemispheric facilitation of the hand motor area in humans. *J Physiol*, 531(Pt 3), 849-859.
- Hayes, S. J., Ashford, D., & Bennett, S. J. (2008). Goal-directed imitation: the means to an end. *Acta Psychol (Amst)*, 127(2), 407-415.
- Hayes, S. J., Hodges, N. J., Scott, M. A., Horn, R. R., & Williams, A. M. (2006). Scaling a motor skill through observation and practice. *J Mot Behav*, 38(5), 357-366.
- Hauser, M., & Wood, J. (2010). Evolving the capacity to understand actions, intentions, and goals. *Annu Rev Psychol*, 61, 303-324, C301.
- Heiser, M., Iacoboni, M., Maeda, F., Marcus, J., & Mazziotta, J. C. (2003). The essential role of Broca's area in imitation. *The European Journal Of Neuroscience*, 17(5), 1123-1128.
- Herwig, U., Satrapi, P., & Schonfeldt-Lecuona, C. (2003). Using the international 10-20 EEG system for positioning of transcranial magnetic stimulation. *Brain Topogr*, 16(2), 95-99.

- Heyes, C. (2001). Causes and consequences of imitation. *Trends Cogn Sci*, 5(6), 253-261.
- Heyes, C. (2010). Where do mirror neurons come from? *Neurosci Biobehav Rev*, 34(4), 575-583.
- Heyes, C. M., & Foster, C. L. (2002). Motor learning by observation: evidence from a serial reaction time task. *Q J Exp Psychol A*, 55(2), 593-607.
- Hickok, G., & Hauser, M. (2010). (Mis)understanding mirror neurons. *Curr Biol*, 20(14), R593-594.
- Hodges, N. J., Chua, R., & Franks, I. M. (2003). The role of video in facilitating perception and action of a novel coordination movement. *J Mot Behav*, 35(3), 247-260.
- Hodges, N. J., & Franks, I. M. (2000). Attention focusing instructions and coordination bias: implications for learning a novel bimanual task. *Hum Mov Sci*, 19, 843-867.
- Hodges, N. J., Hayes, S. J., Breslin, G., & Williams, A. M. (2005). An evaluation of the minimal constraining information during observation for movement reproduction. *Acta Psychol (Amst)*, 119(3), 264-282.
- Hodges, N. J., Williams, A. M., Hayes, S. J., & Breslin, G. (2007). What is modelled during observational learning? *Journal Of Sports Sciences*, 25(5), 531-545.
- Hohmann, T., Troje, N. F., Olmos, A., & Munzert, J. (2011). The influence of motor expertise and motor experience on action and actor recognition. *Journal of Cognitive Psychology*, 23(4), 403-415.

- Hommel, B., Musseler, J., Aschersleben, G., & Prinz, W. (2001). The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *Behav Brain Sci*, 24(5), 849-878; discussion 878-937.
- Huang, Y. Z., Edwards, M. J., Rounis, E., Bhatia, K. P., & Rothwell, J. C. (2005). Theta burst stimulation of the human motor cortex. *Neuron*, 45(2), 201-206.
- Huang, Y. Z., Rothwell, J. C., Chen, R. S., Lu, C. S., & Chuang, W. L. (2010). The theoretical model of theta burst form of repetitive transcranial magnetic stimulation. *Clin Neurophysiol*, 122(5), 1011-1018.
- Huys, R., & Beek, P. J. (2002). The coupling between point-of-gaze and ball movements in three-ball cascade juggling: The effects of expertise, pattern and tempo. *Journal of Sports Sciences*, 20(3), 171-186.
- Iacoboni, M. (2009). Neurobiology of imitation. *Curr Opin Neurobiol*, 19(6), 661-665.
- Iacoboni, M., Koski, L. M., Brass, M., Bekkering, H., Woods, R. P., Dubeau, M. C., . . . Rizzolatti, G. (2001). Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 98(24), 13995-13999.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *PLoS Biol*, 3(3), e79.

- Iacoboni, M., Woods, R. P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *Science*, 286(5449), 2526-2528.
- Ilmoniemi, R. J., Virtanen, J., Ruohonen, J., Karhu, J., Aronen, H. J., Naatanen, R., & Katila, T. (1997). Neuronal responses to magnetic stimulation reveal cortical reactivity and connectivity. *Neuroreport*, 8(16), 3537-3540.
- Janelle, C. M., Champenoy, J. D., Coombes, S. A., & Mousseau, M. B. (2003). Mechanisms of attentional cueing during observational learning to facilitate motor skill acquisition. *J Sports Sci*, 21(10), 825-838.
- Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage*, 14(1 Pt 2), S103-109.
- Jeannerod, M. (2006). The origin of voluntary action: history of a physiological concept. *C R Biol*, 329(5-6), 354-362.
- Jeannerod, M., Arbib, M. A., Rizzolatti, G., & Sakata, H. (1995). Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation. *Trends Neurosci*, 18(7), 314-320.
- Jellema, T., Baker, C. I., Oram, M. W., & Perrett, D. I. (2002). Cell populations in the banks of the superior temporal sulcus of the macaque and imitation. In A. N. Meltzoff & W. Prinz (Eds.), *The imitative mind: Development, evolution, and brain bases* (pp. 267-290). Cambridge: Cambridge University Press.
- Johnson-Frey, S. H., Maloof, F. R., Newman-Norlund, R., Farrer, C., Inati, S., & Grafton, S. T. (2003). Actions or hand-object interactions? Human

inferior frontal cortex and action observation. *Neuron*, 39(6), 1053-1058.

Johnson-Frey, S. H., Newman-Norlund, R., & Grafton, S. T. (2005). A distributed left hemisphere network active during planning of everyday tool use skills. *Cereb Cortex*, 15(6), 681-695.

Jonas, M., Siebner, H. R., Biermann-Ruben, K., Kessler, K., Baumer, T., Buchel, C., . . . Munchau, A. (2007). Do simple intransitive finger movements consistently activate frontoparietal mirror neuron areas in humans? *Neuroimage*, 36 Suppl 2, T44-53.

Kamewari, K., Kato, M., Kanda, T., Ishiguro, H., & Hiraki, K. (2005). Six-and-a-half-month-old children positively attribute goals to human action and to humanoid-robot motion. *Cognitive Development*, 20(2), 303-320.

Kammer, T., Beck, S., Thielscher, A., Laubis-Herrmann, U., & Topka, H. (2001). Motor thresholds in humans: a transcranial magnetic stimulation study comparing different pulse waveforms, current directions and stimulator types. *Clin Neurophysiol*, 112(2), 250-258.

Kantak, S. S., & Winstein, C. J. (2012). Learning-performance distinction and memory processes for motor skills: a focused review and perspective. *Behavioural Brain Research*, 228(1), 219-231.

Keysers, C., & Perrett, D. I. (2004). Demystifying social cognition: a Hebbian perspective. *Trends Cogn Sci*, 8(11), 501-507.

- Kiers, L., Cros, D., Chiappa, K. H., & Fang, J. (1993). Variability of motor potentials evoked by transcranial magnetic stimulation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 89(6), 415-423.
- Kilner, J. M., Vargas, C., Duval, S., Blakemore, S. J., & Sirigu, A. (2004). Motor activation prior to observation of a predicted movement. *Nat Neurosci*, 7(12), 1299-1301.
- Kim, Y. T., Seo, J. H., Song, H. J., Yoo, D. S., Lee, H. J., Lee, J., . . . Chang, Y. (2011). Neural correlates related to action observation in expert archers. *Behavioural Brain Research*, 223(2), 342-347.
- Kobayashi, M., & Pascual-Leone, A. (2003). Transcranial magnetic stimulation in neurology. *The Lancet*, 2(March), 145-155.
- Koch, G., Cercignani, M., Pecchioli, C., Versace, V., Oliveri, M., Caltagirone, C., . . . Bozzali, M. (2010). In vivo definition of parieto-motor connections involved in planning of grasping movements. *Neuroimage*, 51(1), 300-312.
- Koch, G., Fernandez Del Olmo, M., Cheeran, B., Ruge, D., Schippling, S., Caltagirone, C., & Rothwell, J. C. (2007). Focal stimulation of the posterior parietal cortex increases the excitability of the ipsilateral motor cortex. *J Neurosci*, 27(25), 6815-6822.
- Koch, G., Fernandez Del Olmo, M., Cheeran, B., Schippling, S., Caltagirone, C., Driver, J., & Rothwell, J. C. (2008). Functional interplay between posterior parietal and ipsilateral motor cortex revealed by twin-coil transcranial magnetic stimulation during reach planning toward contralateral space. *J Neurosci*, 28(23), 5944-5953.

- Koch, G., Franca, M., Del Olmo, M. F., Cheeran, B., Milton, R., Alvarez Saucó, M., & Rothwell, J. C. (2006). Time course of functional connectivity between dorsal premotor and contralateral motor cortex during movement selection. *J Neurosci*, 26(28), 7452-7459.
- Koch, G., & Rothwell, J. C. (2009). TMS investigations into the task-dependent functional interplay between human posterior parietal and motor cortex. *Behav Brain Res*, 202(2), 147-152.
- Koch, G., Versace, V., Bonni, S., Lupo, F., Gerfo, E. L., Oliveri, M., & Caltagirone, C. (2010). Resonance of cortico-cortical connections of the motor system with the observation of goal directed grasping movements. *Neuropsychologia*, 48(12), 3513-3520.
- Koski, L., Wohlschläger, A., Bekkering, H., Woods, R. P., Dubeau, M. C., Mazziotta, J. C., & Iacoboni, M. (2002). Modulation of motor and premotor activity during imitation of target-directed actions. *Cereb Cortex*, 12(8), 847-855.
- Kujirai, T., Caramia, M. D., Rothwell, J. C., Day, B. L., Thompson, P. D., Ferbert, A., . . . Marsden, C. D. (1993). Corticocortical inhibition in human motor cortex. *J Physiol*, 471, 501-519.
- Lepage, J. F., Tremblay, S., & Theoret, H. (2010). Early non-specific modulation of corticospinal excitability during action observation. *Eur J Neurosci*, 31(5), 931-937.
- Liepelt, R., Cramon, D. Y., & Brass, M. (2008). What is matched in direct matching? Intention attribution modulates motor priming. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 34(3), 578-591.

- Liepert, J., & Neveling, N. (2009). Motor excitability during imagination and observation of foot dorsiflexions. *J Neural Transm*, 116(12), 1613-1619.
- Logothetis, N. K. (2008). What we can do and what we cannot do with fMRI. *Nature*, 453(7197), 869-878.
- Mann, D. L., Abernethy, B., & Farrow, D. (2010). Action specificity increases anticipatory performance and the expert advantage in natural interceptive tasks. *Acta Psychologica*, 135(1), 17-23.
- Martineau, J., Cochin, S., Magne, R., & Barthelemy, C. (2008). Impaired cortical activation in autistic children: is the mirror neuron system involved? *International Journal Of Psychophysiology: Official Journal Of The International Organization Of Psychophysiology*, 68(1), 35-40.
- Maslovat, D., Hodges, N. J., Krigolson, O. E., & Handy, T. C. (2010). Observational practice benefits are limited to perceptual improvements in the acquisition of a novel coordination skill. *Exp Brain Res*, 204(1), 119-130.
- Matelli, M., Luppino, G., & Rizzolatti, G. (1985). Patterns of cytochrome oxidase activity in the frontal agranular cortex of the macaque monkey. *Behav Brain Res*, 18(2), 125-136.
- Mattar, A. A., & Gribble, P. L. (2005). Motor learning by observing. *Neuron*, 46(1), 153-160.
- McCullagh, P., & Weiss, M. R. (2001). Modeling: considerations for motor skill performance and psychological responses. *Handbook of sport psychology*, 205-238.

- Meltzoff, A. N., Kuhl, P. K., Movellan, J., & Sejnowski, T. J. (2009). Foundations for a new science of learning. *Science*, 325(5938), 284-288.
- Meltzoff, A. N., & Moore, M. K. (1977). Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science*, 198(4312), 75-78.
- Merton, P. A., & Morton, H. B. (1980). Stimulation of the cerebral cortex in the intact human subject. *Nature*, 285(5762), 227.
- Miall, R. C., Stanley, J., Todhunter, S., Levick, C., Lindo, S., & Miall, J. D. (2006). Performing hand actions assists the visual discrimination of similar hand postures. *Neuropsychologia*, 44(6), 966-976.
- Mochizuki, H., Huang, Y. Z., & Rothwell, J. C. (2004). Interhemispheric interaction between human dorsal premotor and contralateral primary motor cortex. *J Physiol*, 561(Pt 1), 331-338.
- Molnar-Szakacs, I., Iacoboni, M., Koski, L., & Mazziotta, J. C. (2005). Functional segregation within pars opercularis of the inferior frontal gyrus: Evidence from fMRI studies of imitation and action observation. *Cereb Cortex*, 15, 986-994.
- Molnar-Szakacs, I., Wu, A. D., Robles, F. J., & Iacoboni, M. (2007). Do you see what I mean? Corticospinal excitability during observation of culture-specific gestures. *PLoS One*, 2(7), e626.
- Montagna, M., Cerri, G., Borroni, P., & Baldissera, F. (2005). Excitability changes in human corticospinal projections to muscles moving hand and fingers while viewing a reaching and grasping action. *Eur J Neurosci*, 22(6), 1513-1520.

- Mukamel, R., Ekstrom, A. D., Kaplan, J., Iacoboni, M., & Fried, I. (2010). Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. *Curr Biol*, 20(8), 750-756.
- Munzert, J., Hohmann, T., & Hossner, E. J. (2010). Discriminating throwing distances from point-light displays with masked ball flight. *European journal of cognitive psychology*, 22(2), 247-264.
- Neal, A., & Kilner, J. M. (2010). What is simulated in the action observation network when we observe actions? *Eur J Neurosci*, 32(10), 1765-1770.
- Ni, Z., Muller-Dahlhaus, F., Chen, R., & Ziemann, U. (2011). Triple-pulse TMS to study interactions between neural circuits in human cortex. *Brain Stimul*, 4(4), 281-293.
- Nishitani, N., & Hari, R. (2000). Temporal dynamics of cortical representation for action. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 97(2), 913-918.
- Nishitani, N., & Hari, R. (2002). Viewing lip forms: cortical dynamics. *Neuron*, 36(6), 1211-1220.
- Oberman, L. M., Pineda, J. A., & Ramachandran, V. S. (2007). The human mirror neuron system: a link between action observation and social skills. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2(1), 62-66.
- Oliveri, M., Babiloni, C., Filippi, M. M., Caltagirone, C., Babiloni, F., Cicinelli, P., . . . Rossini, P. M. (2003). Influence of the supplementary motor area on primary motor cortex excitability during movements triggered by neutral or emotionally unpleasant visual cues. *Exp Brain Res*, 149(2), 214-221.

- Pascual-Leone, A., & Tormos-Munoz, J. M. (2008). [Transcranial magnetic stimulation: the foundation and potential of modulating specific neuronal networks]. *Rev Neurol*, 46 Suppl 1, S3-10.
- Pascual-Leone, A., Tormos, J. M., Keenan, J., Tarazona, F., Canete, C., & Catala, M. D. (1998). Study and modulation of human cortical excitability with transcranial magnetic stimulation. *J Clin Neurophysiol*, 15(4), 333-343.
- Pascual-Leone, A., Walsh, V., & Rothwell, J. (2000). Transcranial magnetic stimulation in cognitive neuroscience--virtual lesion, chronometry, and functional connectivity. *Curr Opin Neurobiol*, 10(2), 232-237.
- Patuzzo, S., Fiaschi, A., & Manganotti, P. (2003). Modulation of motor cortex excitability in the left hemisphere during action observation: a single- and paired-pulse transcranial magnetic stimulation study of self- and non-self-action observation. *Neuropsychologia*, 41(9), 1272-1278.
- Paus, T. (1999). Imaging the brain before, during, and after transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia*, 37(2), 219-224.
- Paus, T., Jech, R., Thompson, C. J., Comeau, R., Peters, T., & Evans, A. C. (1997). Transcranial magnetic stimulation during positron emission tomography: a new method for studying connectivity of the human cerebral cortex. *J Neurosci*, 17(9), 3178-3184.
- Paus, T., Jech, R., Thompson, C. J., Comeau, R., Peters, T., & Evans, A. C. (1998). Dose-dependent reduction of cerebral blood flow during rapid-rate transcranial magnetic stimulation of the human sensorimotor cortex. *J Neurophysiol*, 79(2), 1102-1107.

- Penfield, W., & Rasmussen, T. (1952). *The cerebral cortex of man*. New York: Mcmillan.
- Polson, M. J., Barker, A. T., & Freeston, I. L. (1982). Stimulation of nerve trunks with time-varying magnetic fields. *Med Biol Eng Comput*, 20(2), 243-244.
- Prinz, W. (1997). Perception and Action Planning. *European journal of cognitive psychology*, 9, 129-154.
- Prinz, W. (2005). An ideomotor approach to imitation. In S. Hurley & N. Chater (Eds.), *Perspectives on imitation: From neuroscience to social science* (Vol. 1, pp. 141-156). Cambridge, MA: MIT Press.
- Prinz, W., & Hommel, B. (2002). Common mechanisms in perception and action. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Attention and performance* (1st ed ed., Vol. XIX). Oxford: Oxford University Press.
- Reis, J., Swayne, O. B., Vandermeeren, Y., Camus, M., Dimyan, M. A., Harris-Love, M., . . . Cohen, L. G. (2008). Contribution of transcranial magnetic stimulation to the understanding of cortical mechanisms involved in motor control. *J Physiol*, 586(2), 325-351.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annu Rev Neurosci*, 27, 169-192.
- Rizzolatti, G., & Fadiga, L. (1998). Grasping objects and grasping action meanings: the dual role of monkey rostroventral premotor cortex (area F5). *Novartis Found Symp*, 218, 81-95; discussion 95-103.

- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res Cogn Brain Res*, 3(2), 131-141.
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, 31(6), 889-901.
- Rizzolatti, G., Luppino, G., & Matelli, M. (1998). The organization of the cortical motor system: new concepts. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 106(4), 283-296.
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2010). The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: interpretations and misinterpretations. *Nat Rev Neurosci*, 11(4), 264-274.
- Romani, M., Cesari, P., Urgesi, C., Facchini, S., & Aglioti, S. M. (2005). Motor facilitation of the human cortico-spinal system during observation of bio-mechanically impossible movements. *Neuroimage*, 26(3), 755-763.
- Rossini, P. M., Barker, A. T., Berardelli, A., Caramia, M. D., Caruso, G., Cracco, R. Q., . . . et al. (1994). Non-invasive electrical and magnetic stimulation of the brain, spinal cord and roots: basic principles and procedures for routine clinical application. Report of an IFCN committee. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 91(2), 79-92.
- Rushworth, M. F., & Taylor, P. C. (2006). TMS in the parietal cortex: updating representations for attention and action. *Neuropsychologia*, 44(13), 2700-2716.

- Sakamoto, M., Muraoka, T., Mizuguchi, N., & Kanosue, K. (2009). Execution-dependent modulation of corticospinal excitability during action observation. *Exp Brain Res*, 199(1), 17-25.
- Savelsbergh, G. J., Williams, A. M., Van der Kamp, J., & Ward, P. (2002). Visual search, anticipation and expertise in soccer goalkeepers. *J Sports Sci*, 20(3), 279-287.
- Saxe, R. (2006). Uniquely human social cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 16, 1-5.
- Schluter, N. D., Rushworth, M. F., Passingham, R. E., & Mills, K. R. (1998). Temporary interference in human lateral premotor cortex suggests dominance for the selection of movements. A study using transcranial magnetic stimulation. *Brain*, 121 (Pt 5), 785-799.
- Schmidt, R. A., & Lee, T. D. (2005). Motor control and learning : a behavioral emphasis (4th ed ed.). Champaign (Illinois). Human Kinetics.
- Schubo, A., Prinz, W., & Aschersleben, G. (2004). Perceiving while acting: action affects perception. *Psychol Res*, 68(4), 208-215.
- Schutz-Bosbach, S., & Prinz, W. (2007). Perceptual resonance: action-induced modulation of perception. *Trends Cogn Sci*, 11(8), 349-355.
- Sebanz, N., & Shiffrar, M. (2009). Detecting deception in a bluffing body: the role of expertise. *Psychon Bull Rev*, 16(1), 170-175.
- Shea, C. H., Wright, D. L., Wulf, G., & Whitacre, C. (2000). Physical and observational practice afford unique learning opportunities. *J Mot Behav*, 32(1), 27-36.

- Shea, C. H., Wulf, G., Park, J. H., & Gaunt, B. (2001). Effects of an auditory model on the learning of relative and absolute timing. *J Mot Behav*, 33(2), 127-138.
- Shimazu, H., Maier, M. A., Cerri, G., Kirkwood, P. A., & Lemon, R. N. (2004). Macaque ventral premotor cortex exerts powerful facilitation of motor cortex outputs to upper limb motoneurons. *J Neurosci*, 24(5), 1200-1211.
- Shmuelof, L., & Zohary, E. (2005). Dissociation between ventral and dorsal fMRI activation during object and action recognition. *Neuron*, 47(3), 457-470.
- Stevens, C., Winkler, H., Howell, C., Vidal, L. M., Latimer, C., & Milne-Home, J. (2010). Perceiving dance: schematic expectations guide experts' scanning of a contemporary dance film. *J Dance Med Sci*, 14(1), 19-25.
- Stoet, G., & Hommel, B. (2002). Interactions between feature binding in perception and action. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Common mechanisms in perception and action (Attention and Performance)* (Vol. XIX). Oxford: Oxford University Press.
- Strafella, A. P., & Paus, T. (2000). Modulation of cortical excitability during action observation: a transcranial magnetic stimulation study. *Neuroreport*, 11(10), 2289-2292.
- Taylor, P. C., Walsh, V., & Eimer, M. (2008). Combining TMS and EEG to study cognitive function and cortico-cortico interactions. *Behav Brain Res*, 191(2), 141-147.

- Theoret, H., Halligan, E., Kobayashi, M., Fregni, F., Tager-Flusberg, H., & Pascual-Leone, A. (2005). Impaired motor facilitation during action observation in individuals with autism spectrum disorder. *Curr Biol*, 15(3), R84-85.
- Tipper, S. P., Paul, M. A., & Hayes, A. E. (2006). Vision-for-action: the effects of object property discrimination and action state on affordance compatibility effects. *Psychon Bull Rev*, 13(3), 493-498.
- Umiltà, M. A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., & Rizzolatti, G. (2001). I know what you are doing. a neurophysiological study. *Neuron*, 31(1), 155-165.
- Villiger, M., Chandrasekharan, S., & Welsh, T. N. (2011). Activity of human motor system during action observation is modulated by object presence. *Exp Brain Res*, 209(1), 85-93.
- Viviani, P., & Stucchi, N. (1992). Biological movements look uniform: evidence of motor-perceptual interactions. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 18(3), 603-623.
- Vogt, S. (2002). Visuomotor couplings in object-oriented and imitative actions. In A. N. Meltzoff & W. Prinz (Eds.), *The imitative mind: Development, evolution, and brain bases* (pp. 206-220). Cambridge: Cambridge University Press.
- Vogt, S., Buccino, G., Wohlschläger, A. M., Canessa, N., Shah, N. J., Zilles, K., . . . Fink, G. R. (2007). Prefrontal involvement in imitation learning of hand actions: effects of practice and expertise. *Neuroimage*, 37(4), 1371-1383.

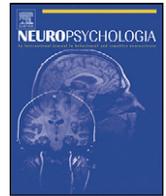
- Vogt, S., & Thomaschke, R. (2007). From visuo-motor interactions to imitation learning: behavioural and brain imaging studies. *J Sports Sci*, 25(5), 497-517.
- Wassermann, E. M. (1998). Risk and safety of repetitive transcranial magnetic stimulation: report and suggested guidelines from the International Workshop on the Safety of Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation, June 5-7, 1996. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 108(1), 1-16.
- Wassermann, E. M. (2002). Variation in the response to transcranial magnetic brain stimulation in the general population. *Clin Neurophysiol*, 113(7), 1165-1171.
- Wassermann, E. M., McShane, L. M., Hallett, M., & Cohen, L. G. (1992). Noninvasive mapping of muscle representations in human motor cortex. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 85(1), 1-8.
- Weeks, D. L., & Anderson, L. P. (2000). The interaction of observational learning with overt practice: effects on motor skill learning. *Acta Psychol (Amst)*, 104(2), 259-271.
- Williams, A. M., Huys, R., Canal-Bruland, R., & Hagemann, N. (2009). The dynamical information underpinning anticipation skill. *Hum Mov Sci*, 28(3), 362-370.
- Williams, A. M., Ward, P., Knowles, J. M., & Smeeton, N. J. (2002). Anticipation skill in a real-world task: measurement, training, and transfer in tennis. *J Exp Psychol Appl*, 8(4), 259-270.

- Williams, J. A., Imamura, M., & Fregni, F. (2009). Updates on the use of non-invasive brain stimulation in physical and rehabilitation medicine. *Journal Of Rehabilitation Medicine: Official Journal Of The UEMS European Board Of Physical And Rehabilitation Medicine*, 41(5), 305-311.
- Wilson, M., & Knoblich, G. (2005). The case for motor involvement in perceiving conspecifics. *Psychological Bulletin*, 131(3), 460-473.
- Wohlschlagel, A., Gattis, M., & Bekkering, H. (2003). Action generation and action perception in imitation: an instance of the ideomotor principle. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 358(1431), 501-515.
- Wood, J. N., Glynn, D. D., & Hauser, M. D. (2007). The uniquely human capacity to throw evolved from a non-throwing primate: an evolutionary dissociation between action and perception. *Biol Lett*, 3(4), 360-364.
- Ziemann, U. (2004). TMS and drugs. *Clin Neurophysiol*, 115(8), 1717-1729.
- Ziemann, U., Lonnecker, S., Steinhoff, B. J., & Paulus, W. (1996). Effects of antiepileptic drugs on motor cortex excitability in humans: a transcranial magnetic stimulation study. *Ann Neurol*, 40(3), 367-378.
- Ziemann, U., Rothwell, J., & Ridding, M. C. (1996). Interaction between intracortical inhibition and facilitation in human motor cortex. *J Physiol*, 496, 873-881.
- Ziemann, U., Tergau, F., Wassermann, E. M., Wischer, S., Hildebrandt, J., & Paulus, W. (1998). Demonstration of facilitatory I wave interaction in

the human motor cortex by paired transcranial magnetic stimulation. *J Physiol*, 511 (Pt 1), 181-190.

Zwicker, J., Grosjean, M., & Prinz, W. (2007). Seeing while moving: measuring the online influence of action on perception. *Q J Exp Psychol (Hove)*, 60(8), 1063-1071.

Capítulo 8. ANEXOS



Ventral premotor to primary motor cortical interactions during noxious and naturalistic action observation

Angel Lago^a, Giacomo Koch^b, Binith Cheeran^c, Gonzalo Márquez^a, Jose Andrés Sánchez^a, Milagros Ezquerro^a, Manolo Giraldez^a, Miguel Fernández-del-Olmo^{a,*}

^a *Facultade de Ciencias do Deporte e a Educación Física (INEF Galicia), Departamento de Educación Física e Deportiva, Avd. Ernesto Che Guevara 121, Pazos-Liáns, 15179 Oleiros, A Coruña, Spain*

^b *Laboratorio di Neurologia Clinica e Comportamentale, Fondazione Santa Lucia IRCCS, Italy*

^c *Institute of Neurology, London, United Kingdom*

ARTICLE INFO

Article history:

Received 29 October 2009

Received in revised form 19 January 2010

Accepted 25 February 2010

Available online 17 March 2010

Keywords:

Mirror system

Action observation

Transcranial magnetic stimulation

Ventral premotor cortex

Reaching

ABSTRACT

Within the motor system, cortical areas such as the primary motor cortex (M1) and the ventral premotor cortex (PMv), are thought to be activated during the observation of actions performed by others. However, it is not known how the connections between these areas become active during action observation or whether these connections are modulated by the volitional component induced by the action observed. In this study, using a paired pulse transcranial magnetic stimulation (ppTMS) method, we evaluated the excitability of PMv–M1 connections during the observation of videos showing a human hand reaching to grasp a ball (naturalistic grasping video) or a switched on soldering iron (noxious grasping video). The results show that the observation of the naturalistic grasping action increased the M1 excitability and changed the strength of the PMv–M1 connections. The observation of the noxious grasping action did not induce any change in the excitability of the PMv–M1 connections throughout the video, but the strength of PMv–M1 connectivity was reduced. These results demonstrate that the PMv–M1 connections are modulated differently depending on whether the action observed would or would not be performed in real life.

Crown Copyright © 2010 Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Electrophysiological studies in macaques have identified neurons that are active both when the animal observed a directed action to an object as well as when the action itself is executed (di Pellegrino, Fadiga, Fogassi, Gallese, & Rizzolatti, 1992; Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996). These neurons, called mirror neurons, may allow the monkey, through an observation–execution process, to recognize the action performed by others.

Human neuroimaging studies indicate that a mirror neuron system is also present in the human brain (Buccino et al., 2001, 2004). There is evidence to suggest that observation of an action recruits a consistent network of cortical areas, including the inferior frontal gyrus, the inferior parietal lobule, the superior temporal cortex and the ventral premotor cortex (Craighero, Metta, Sandini, & Fadiga, 2007; Nishitani & Hari, 2000; Rizzolatti & Craighero, 2004).

Over the last few years, transcranial magnetic stimulation studies have begun to explore activation for hand actions in humans

during observation of actions performed by others (for review see Fadiga, Craighero, & Olivier, 2005). These studies provide evidence that action observation triggers specific facilitation of the muscles that are involved in the actual execution of the observed movement (Fadiga, Fogassi, Pavesi, & Rizzolatti, 1995; Strafella & Paus, 2000). Moreover, there is a temporal coupling between cortico-spinal excitability and the dynamics of a reaching–grasping movement observed passively (Gangitano, Mottaghy, & Pascual-Leone, 2001). The assumption underlying these experiments was that, if the observation of a movement activates the premotor cortex in humans, this activation should induce an enhancement of motor-evoked potentials (MEPs) elicited by the transcranial magnetic pulse on the motor cortex (Fadiga et al., 1995). The assumption that the MEP change is related to computational processes in premotor areas is based on indirect evidence (Fadiga et al., 1995, 2005). A recent study using repetitive TMS has shown that a virtual lesion of ventral premotor cortex (PMv) influences the mirror motor facilitation (Avenanti, Bolognini, Maravita, & Aglioti, 2007). Thus, activity in the PMv seems crucial in the MEP facilitation during passive action observation. However, little is known about the neurophysiological mechanisms that are responsible for the influence of the left PMv on the primary motor cortex (M1) facilitation during action observation.

* Corresponding author. Tel.: +34 981167000; fax: +34 981167048.

E-mail address: mafo@udc.es (M. Fernández-del-Olmo).

Recent studies have also shown that it may be possible to probe the functional connectivity of different cortical areas in the human cortex with the use of paired pulse TMS (ppTMS) (for a review see Koch & Rothwell, 2009). In this method, a conditioning stimulus (CS) is first used to activate putative pathways originating from cortical areas such as the posterior parietal cortex (PPC) or the ventral (PMv) and dorsal premotor cortex (PMd) (Bäumer et al., 2009; Civardi, Cantello, Asselman, & Rothwell, 2001; Davare, Lemon, & Olivier, 2008; Koch et al., 2006, 2007, 2008). A second stimulus or test stimulus (TS) delivered over the M1 a few milliseconds later probes changes in excitability that it is produced by the input, reflecting the activation of specific cortico–cortical pathways (Koch & Rothwell, 2009).

One question that has not been addressed yet is whether the cortical excitability is modulated by the intention that the video induces in the onlooker. In other words, how does the mirror systems behave when we see a movement that we would not like to perform in a real life situation, e.g. a reaching movement towards a noxious object. Previous TMS studies have reported MEP suppression during the observation of a needle entering body parts of another person (Avenanti, Buetti, Galati, & Aglioti, 2005; Avenanti, Minio-Paluello, Sforza, & Aglioti, 2009; Fecteau, Pascual-Leone, & Theoret, 2008) and MEP facilitation during the observation of bio-mechanically impossible movements (Avenanti et al., 2007; Romani, Cesari, Urgesi, Facchini, & Aglioti, 2005), suggesting an afferent component of observed actions (Avenanti et al., 2007). Interestingly, this modulation was specific to those muscles that were observed to be painfully stimulated (Avenanti, Minio-Paluello, Bufalari, & Aglioti, 2006; Avenanti et al., 2009). In our study we explore the first dorsal interosseus (FDI) muscle modulation during the observation of naturalistic reaching actions (reaching to grasp a ball) and a noxious reaching actions (reaching to grasp the end of a soldering iron). This approach will allow us to examine the effect of the volitional component of the action observed without the afferent component of the MEP modulation.

Our objective in this study was two fold: first we explored whether PMv1–M1 connectivity changes in response to observation of reaching and grasping actions. Second, we tested whether this modulation depends of the volitional component induced by the video in the observers.

2. Materials and methods

2.1. Subjects

Eleven right-handed subjects (4 females and 7 males) participated in this study after providing informed consent. None of the subjects reported neurological impairment and contraindications to TMS (Wassermann, 1998). The experimental procedure was approved by the Ethics Committee of Universidad da Coruña.

2.2. Videos

Three videos (A–C) were displayed on a 21 inch PC monitor (Fig. 1). The three videos showed a table. The videos A and B showed the right arm of a person reaching and preparing to grip, by means of the thumb and the index finger, a ball (naturalistic grasping) or the end of a soldering iron situated on a table (noxious grasping), respectively. The soldering iron in video B was switched on so that smoke emerged. The last frame of videos A and B were the beginning of the close-phase grip previous to the contact with the objects. Thus, the grip action itself was not displayed. Video C only displayed the table without a target object or the arm, and used as a control. All the videos had the same duration, i.e. 5000 ms sampled in 120 frames. The end of the video was followed by a full black screen for 5000 ms.

2.3. Procedure

Subjects were seated in a comfortable chair positioned 1 m in front of a PC monitor. Before playing the videos, an initial block with a total of 40 pulses (20 single and 20 pair pulses) was performed in order to evaluate the PMv–M1 interactions at rest. In the following blocks, the videos (A–C) were presented with TMS delivered in a single or pair pulse modality, at the beginning of the video (300 ms after the start of the video) or at the end (in the last frame). Three hundred ms is the time necessary

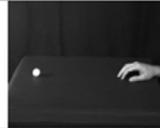
Videos/TMS pulses	FINAL	FINAL
	(4500 ms after video onset)	(300 ms after video onset)
BALL VIDEO		
SOLDERING VIDEO		
NEUTRAL VIDEO		

Fig. 1. Videos displayed and timing of the TMS pulses.

for complex visual stimuli to reach motor/premotor areas (Carretié, Iglesias, García, & Ballesteros, 1997; Cuthbert, Schupp, Bradley, Birbaumer, & Lang, 2000). Thus, during videos A and B the TMS pulses were delivered when the hand was still in a static position and the reaching movement had not been initiated (initial pulse) or during the beginning of the closing movement of the index and thumb (final pulse). Each video was displayed 40 times (a total of 120) in random order and distributed in two separate blocks of 60 trials, with an interval of 5 min between each block. For each video there were 10 trials for each TMS condition (single and pair pulses, initial and final pulses, 40 in total). The minimum time between pulses was 6 s. The timing of the pulses (initial versus final), the type of stimulation (single versus paired pulse) and the display of videos were all randomized.

2.4. TMS procedure

We used a paired pulse stimulation technique with two high-power Magstim 200 machines (Magstim Co., Whitland, Dyfed, UK). First, the intensity of the test stimulus (TS) was adjusted to evoke an MEP of approximately 1 mV peak-to-peak in the relaxed right FDI. The hand motor area of left M1 was defined as the point where stimulation evoked the largest MEP from the contralateral FDI muscle. The test stimulator was connected to a small custom-made figure-of-eight-shaped coil (external diameter 50 mm). The conditioning stimulus (CS) intensity was adjusted to 90% of active motor threshold (AMT). We defined AMT as the lowest intensity that evoked five small responses (about 200 μ V) in the right FDI muscle, in a series of ten stimuli when the subject kept a light contraction of the FDI muscle. The conditioning stimulator was connected to a normal figure-of-eight-shaped coil (external diameter 70 mm). To stimulate M1, the coil was always placed tangentially to the scalp at a 45° to the midline to induce a posterior–anterior (PA) current flow across the central sulcus. We used a neuronavigation system (Softaxix, E.M.S., Bologna, Italy) to precisely position the coil over the left PMv, using individual anatomical magnetic resonance images; this technique has been described in detail previously (Koch et al., 2007). The individual coordinates of each stimulation site were normalized a posteriori into the Montreal Neurological Institute (MNI) coordinate system and averaged. The centre of the coil was positioned tangentially to the skull with the handle pointing downward and slightly posterior (10°). Mean normalized MNI coordinates of PMv site were -52.8 ± 4.1 , 11.6 ± 3.8 and 35.1 ± 4.5 mm (x, y, z , respectively mean \pm SD).

The CS always preceded the TS and the time interval was set at 6 ms. Both the CS intensity and time interval between CS and TS were established followed the indications of Bäumer et al. (2009). We did not test other intervals in order to limit the number of stimuli given to each subject during one experimental session.

2.5. Data acquisition and analysis

Electromyographic (EMG) traces were recorded from the first right dorsal interosseous (FDI) muscles using 9 mm diameter, Ag–AgCl surface cup electrodes. The active electrode was placed over the muscle belly and the reference electrode over the metacarpophalangeal joint of the index finger. Responses were amplified with a Digitimer D360 amplifier (Digitimer Ltd., Welwyn Garden City, Hertfordshire, UK) through filters set at 20 Hz and 2 kHz with a sampling rate of 5 kHz, then recorded by a computer using SIGNAL software (Cambridge Electronic Devices, Cambridge, UK). The magstim stimulators were triggered using Signal software and CED data acquisition interface. The videos were displayed using Superlab software (CEDrus Coporation, CA, USA) and synchronized with the CED through a PCI card in order to control the timing of the pulses.

For each single pulses (TS alone) peak-to-peak MEP amplitudes were measured and averaged. The effects of paired stimulation on the left PMv on the size of the MEPs recorded from the contralateral FDI were analyzed as the percentage of the mean peak-to-peak amplitude of the unconditioned TS.

2.6. Statistical analysis

A Student's *t* test for paired samples was conducted between the absolute MEP values of the single and pair pulses in order to evaluate the effect of the CS over the PMv at rest.

Two separate repeated measurement ANOVAs were performed for the MEPs obtained in the single pulses (M1) and paired pulses (vPM-M1), respectively. The main factors in the ANOVAs were the time of the pulse (initial, final) and video displayed (ball, soldering iron and control). In case of a significant interaction post hoc analysis was performed with Bonferroni corrections. No data violated the assumption of normality.

3. Results

The analysis showed that the MEPs evoked from the conditioning pulse over the PMv were significantly larger ($t_{10} = 2.49, p = 0.05$) compared to that after the single pulse over the M1, indicating a facilitation effect (Fig. 2).

The ANOVAs performed on the absolute MEP values for the single pulses showed a significant time \times video interaction ($F_{2,20} = 3.75, p = 0.045$). Post hoc analysis did not show differences in the initial MEPs values between the videos. However, only for the naturalistic grasping video, the MEPs were larger in the final pulse compared to the initial pulse ($t_{10} = 4.22, p = 0.002$; Fig. 3). No significant changes were reported between initial and final pulse for the noxious grasping video and the control video although a significant

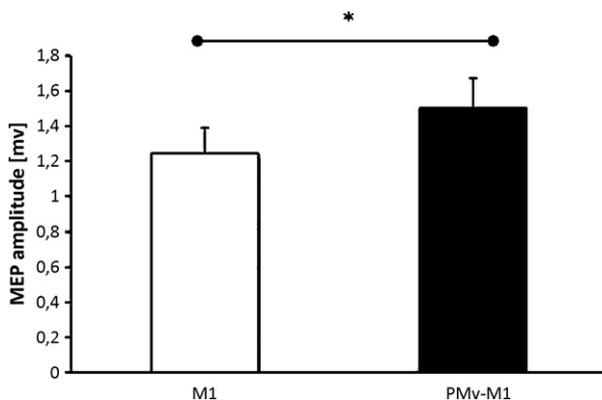


Fig. 2. PMv-M1 connections at rest.

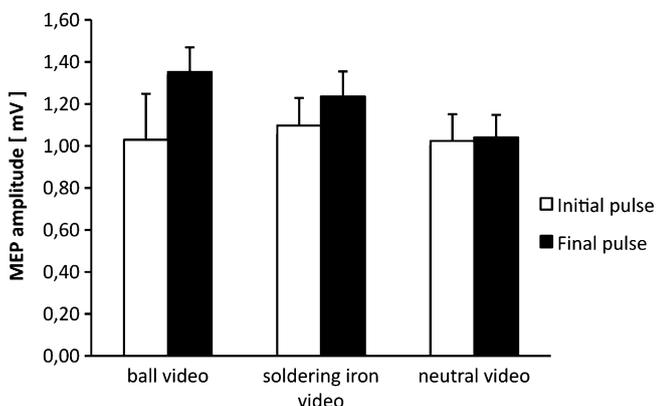


Fig. 3. MEP size from single pulse during the video observation. MEP amplitude increases at the final compared with the initial pulse in both the ball and soldering iron video.

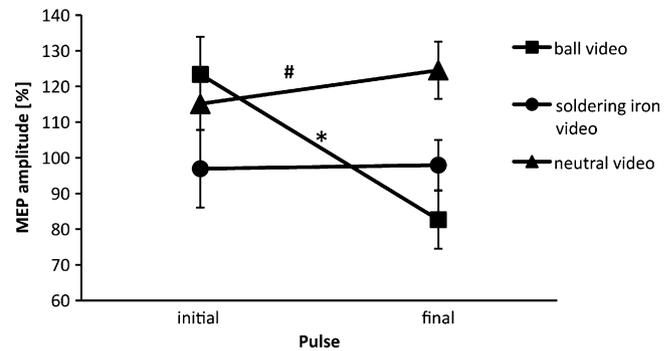


Fig. 4. MEP size from paired PMv-M1 pulse. There was a significant modulation during the observation of the reaching ball video (*) and no modulation for the soldering iron video or for the neutral video. However, regardless of the time pulse, the MEP size for the neutral video was significantly bigger than for the soldering iron video (#). In addition, the MEP size at the initial pulse during the naturalistic grasping video was larger than in the noxious grasping video (†).

trend was shown for the noxious grasping video where the initial pulse was smaller than final pulse ($t_{10} = 1.9, p = 0.08$). However, when the ANOVA was performed with only two videos (naturalistic and noxious) there was a main effect for time ($F_{1,10} = 12.78, p = 0.005$) but no significant time \times video interaction. The post hoc analysis grouping both videos revealed a significant MEP increase for the second pulse in comparison with the initial pulse ($p = 0.005$). Thus, the single TMS pulse modulated both naturalistic and noxious grasping videos in the same way.

For the paired pulse, the ANOVA performed on the percentage of the mean peak-to-peak amplitude of the unconditioning test M1 induced by PMv conditioning showed a main effect for Video ($F_{2,20} = 3.58, p = 0.044$) and a significant time \times video interaction ($F_{2,20} = 5.17, p = 0.013$). When the ANOVA was performed with only two videos (naturalistic and noxious) there was also a significant time \times video interaction ($F_{1,10} = 5.3, p = 0.03$). Post hoc analysis showed a significant decrease ($t_{10} = 2.67, p = 0.02$) in the conditioning MEP size in the final pulse in comparison with the initial pulse during the observation of the naturalistic grasping video (Fig. 4). No changes in the conditioning MEP size were found between the initial and final timepoints during the observation of the noxious grasping and neutral videos. However, overall conditioned MEP amplitudes for the noxious grasping video were significantly smaller than those for the neutral video ($p = 0.042$). In addition, the conditioned MEP amplitude at the initial timepoint was larger in the naturalistic than in the noxious grasping videos ($t_{10} = 1.9, p = 0.046$). However, there were no significant differences between these videos at the final timepoint.

4. Discussion

The present study reveals that the excitability of the M1 and of the PMv-M1 connection are specifically modulated during the observation of a reaching to grasp movement performed by others. Changes in the PMv-M1 connection are modulated according to the type of observed grasp, being evident for naturalistic grasping action, but not when grasping is performed towards a noxious object.

4.1. Changes in excitability of M1

There were no differences between the MEP amplitudes in the initial pulses across the different videos, even when the neutral video did not display any hand. Although it has been suggested that the observation of a static hand at the beginning of a reaching movement may be sufficient to induce a minimal activation of

cortico-spinal excitability (Gangitano, Mottaghy, & Pascual-Leone, 2004), this explanation does not account for the results obtained in the neutral video. Thus, it is not likely that the MEP values obtained in the initial TMS pulse for the reach videos could reflect the activation of canonical premotor neurons that describe the action according to its goal. If this would be the case, we should expect lower MEP amplitudes in the initial pulse in the neutral video in comparison with the reach videos. Other studies show that behavioural effects of affordance only occur when the intention to grasp the object is triggered in the observer (Bub, Masson, & Bukach, 2003; Tipper, Paul, & Hayes, 2006). Thus, it is possible that the static object images in the present study (ball and soldering iron) may not be able to trigger the grasping action at the beginning of the video and therefore no differences in MEP amplitudes were observed. An alternative and more conservative explanation is that an increase in the alertness at the beginning of the videos could have masked the small modulation of the mirror system for the reaching videos. However, the effect of attention on MEP size is still undetermined. While some studies have not found a significant attentional effect (Kiers, Cros, Chiappa, & Fang, 1993) others have found a significant MEP facilitation elicited by 5 Hz rTMS when attention was focused on the hand being stimulated (Conte et al., 2008).

We found a significant increase of MEP amplitude for the final pulse only when subjects were observing the grasping videos. This modulation is in agreement with a previous study (Gangitano et al., 2001) that showed facilitation of the MEP for the FDI during the observation of a reaching-grasping action. Although in our videos the grasping action was not displayed, a facilitation of the MEPs in the last frame confirmed that the mirror neurons became active during the action presentation. These results support the notion that the mirror neurons became active in the final part of the action, even when the final part of the action is hidden and can therefore only be inferred (Umiltà et al., 2001). Moreover, Gangitano et al. (2004) have suggested that the motor plan is loaded as whole at the beginning of the observation, and once started tends to proceed to its completion regardless of changes to the visual cues.

4.2. PMv–M1 modulation

In line with other findings (Bäumer et al., 2009), when subjects were at rest and were not watching any video, a conditioning pulse applied over PMv at 80% AMT was able to induce a facilitation over the ipsilateral M1. This cortico-cortical interaction was specifically modulated when subjects were observing the ball grasping video, but not when the noxious and the neutral videos were observed.

The facilitatory effect that we found at rest is in agreement with previous studies on macaque monkey (Cerri, Shimazu, Maier, & Lemon, 2003; Shimazu, Maier, Cerri, Kirkwood, & Lemon, 2004) that showed a short-latency facilitation by ventral premotor cortex (area F5) of motor outputs from M1. These studies suggest that the most likely mechanism for this effect is the facilitation, by cortico-cortical inputs from F5, of cortico-spinal I wave evoked from M1. Recently, it has been reported that a pre-pulse over the PMv inhibits M1 (Davare et al., 2008). This inhibition contrasts with the facilitation found in our study, even when the time-course of PMv–M1 in both of these studies was exactly the same (6 ms). Thus, it is likely that this opposite effect is due to the different parameters used for the conditioning pulse. While in our study the intensity of the TMS pulse applied over the PMv was established at 90% of active motor threshold, in the Davare et al. (2008) study the intensity was 80% of resting motor threshold. Hence, the inhibitory and facilitatory projections from PMv to M1 seem to be sensitive to the intensity of the conditioning stimulus. This intensity related effect has been also reported for the PMd–M1 connections (Bäumer et al., 2006; Koch et al., 2006; Mochizuki, Huang, & Rothwell, 2004).

The PMv–M1 facilitation was modulated during the observation of the video that displayed a hand reaching a ball. The facilitation found at the beginning of the video (when the hand was static) turned into inhibition at the moment of the grasp. In humans, little is known about the nature of PMv–M1 connections at rest and about the possible modulation of these interactions during reaching and different types of grasp. Recent studies showed that the interactions between PMv and M1 are modulated during grasp actions such that a PMv–M1 inhibition at rest turned into facilitation during the preparation or execution of the grasp (Davare et al., 2008; Davare, Montague, Olivier, Rothwell, & Lemon, 2009). Although our study showed the opposite change, since we found that the initial facilitation turned to inhibition, the current data still reflect a specific modulation of the PMv–M1 interaction, occurring during the observation of a similar action. Thus, as previously suggested (Gangitano et al., 2001), it is reasonable to argue that the observation of naturalistic movement may recruit the activity of the same cortical circuits that usually control the actual action (Rizzolatti & Luppino, 2001).

The observation of a movement performed to grasp a noxious object did not induce any change in the excitability of the PMv–M1 connection, throughout the video, even when the action and the kinematics of the hand observed in both reaching videos were identical. However, the strength of PMv–M1 connectivity was reduced in comparison with the other conditions at the beginning of the video, when subjects were presented with the potentially noxious object (see Fig. 4). Therefore the excitability of the PMv–M1 connectivity was modulated independently of the M1 excitability alone, since we found an increase of M1 excitability (as revealed by unconditioned MEP amplitude, Fig. 3) that was absent in the case of PMv–M1 interaction (as revealed by the analysis of conditioned MEP amplitude). Thus, we may argue that the decrease of the strength of the PMv–M1 interaction that occurred following the observation of the noxious object reflects a specific modulation in the activity of these cortical areas. This difference in PMv–M1 modulation between the two reaching videos may depend on the different somatic feelings evoked by the presented objects. Several studies using single pulse TMS have shown that the observation of painful stimulation delivered to the body of a stranger human model leads to a decrease in the MEP specific to the muscle being painfully stimulated (Avenanti et al., 2006, 2009). However, in our study the FDI is not the target of the painful stimulation and thus the afferent somatic feeling must be excluded. In addition, the subjects did not report any aversive or “disgusted” feeling after the observation of the noxious object video that could affect the PMv–M1 modulation (Hajcak et al., 2007; Oliveri et al., 2003), but all of them agreed that they would not perform that action in real life. Thus, it seems that in the present study the intention of the action is responsible for the difference in modulation. This is in line with behavioural studies showing that the internal motor representation evoked in the observer during the action observation, can be top-down modulated by the observer’s interpretation of the intention of the observed movement (Liepelt, Cramon, & Brass, 2008). It is important to emphasize that no previous TMS study assessed the facilitation effect of observing reaching movements toward a noxious object and thus, no direct comparison with our study can be drawn.

In summary, our study demonstrates that the passive observation of a naturalistic reaching-grasp action evokes a facilitation of the MEP in the FDI muscle and modulates the PMv–M1 connections. However during the observation of a reaching-grasp action towards a noxious object, the excitability of PMv–M1 connections is reduced in comparison with the naturalistic and neutral videos. These results suggest that the PMv–M1 connection is differentially modulated depending on whether the action observed would or would not be performed in real life.

Acknowledgements

Noa Fogelson for the review of the paper. Financial support was provided by a grant (PGIDIT06PXIB160333PR) from Xunta de Galicia, Spain.

References

- Avenanti, A., Bolognini, N., Maravita, A., & Aglioti, S. M. (2007). Somatic and motor components of action simulation. *Current Biology*, *17*, 2129–2135.
- Avenanti, A., Buetti, D., Galati, G., & Aglioti, S. M. (2005). Transcranial magnetic stimulation highlights the sensorimotor side of empathy for pain. *Nature Neuroscience*, *8*, 955–960.
- Avenanti, A., Minio-Paluello, I., Bufalari, I., & Aglioti, S. M. (2006). Stimulus-driven modulation of motor-evoked potentials during observation of others' pain. *Neuroimage*, *32*, 316–324.
- Avenanti, A., Minio-Paluello, I., Sforza, A., & Aglioti, S. M. (2009). Freezing or escaping? Opposite modulations of empathic reactivity to the pain of others. *Cortex*, *45*, 1072–1077.
- Bäumer, T., Bock, F., Koch, G., Lange, R., Rothwell, J. C., Siebner, H. R., et al. (2006). Magnetic stimulation of human premotor or motor cortex produces inter-hemispheric facilitation through distinct pathways. *Journal of Physiology*, *572*, 857–868.
- Bäumer, T., Schippling, S., Kroeger, J., Zittel, S., Koch, G., Thomalla, G., et al. (2009). Inhibitory and facilitatory connectivity from ventral premotor to primary motor cortex in healthy humans at rest—A bifocal TMS study. *Clinical Neurophysiology*, *120*, 1724–1733.
- Bub, D. N., Masson, M. E., & Bukach, C. M. (2003). Gesturing and naming: The use of functional knowledge in object identification. *Psychological Science*, *14*, 467–472.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., et al. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: An fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, *13*, 400–404.
- Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., et al. (2004). Neural circuits involved in the recognition of actions performed by noncon-specifics: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*, 114–126.
- Carretié, L., Iglesias, J., García, T., & Ballesteros, M. (1997). N300, P300 and the emotional processing of visual stimuli. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *103*, 298–303.
- Cerri, G., Shimazu, H., Maier, M. A., & Lemon, R. N. (2003). Facilitation from ventral premotor cortex of primary motor cortex outputs to macaque hand muscles. *Journal of Neurophysiology*, *90*, 832–842.
- Civardi, C., Cantello, R., Asselman, P., & Rothwell, J. C. (2001). Transcranial magnetic stimulation can be used to test connections to primary motor areas from frontal and medial cortex in humans. *Neuroimage*, *14*, 1444–1453.
- Conte, A., Belvisi, D., Iezzi, E., Mari, F., Inghilleri, M., & Berardelli, A. (2008). Effects of attention on inhibitory and facilitatory phenomena elicited by paired-pulse transcranial magnetic stimulation in healthy subjects. *Experimental Brain Research*, *186*, 393–399.
- Craighead, L., Metta, G., Sandini, G., & Fadiga, L. (2007). The mirror-neurons system: Data and models. *Progress in Brain Research*, *164*, 39–59.
- Cuthbert, B. N., Schupp, H. T., Bradley, M. M., Birbaumer, N., & Lang, P. J. (2000). Brain potentials in affective picture processing: Covariation with autonomic arousal and affective report. *Biological Psychology*, *52*, 95–111.
- Davare, M., Lemon, R., & Olivier, E. (2008). Selective modulation of interactions between ventral premotor cortex and primary motor cortex during precision grasping in humans. *Journal of Physiology*, *586*, 2735–2742.
- Davare, M., Montague, K., Olivier, E., Rothwell, J. C., & Lemon, R. N. (2009). Ventral premotor to primary motor cortical interactions during object-driven grasp in humans. *Cortex*, *45*, 1050–1057.
- di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: A neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, *91*, 176–180.
- Fadiga, L., Craighero, L., & Olivier, E. (2005). Human motor cortex excitability during the perception of others' action. *Current Opinion in Neurobiology*, *15*, 213–218.
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: A magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology*, *73*, 2608–2611.
- Fecteau, S., Pascual-Leone, A., & Theoret, H. (2008). Psychopathy and the mirror neuron system: Preliminary findings from a nonpsychiatric sample. *Psychiatry Research*, *160*, 137–144.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, *119*, 593–609.
- Gangitano, M., Mottaghy, F. M., & Pascual-Leone, A. (2001). Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *Neuroreport*, *12*, 1489–1492.
- Gangitano, M., Mottaghy, F. M., & Pascual-Leone, A. (2004). Modulation of premotor mirror neuron activity during observation of unpredictable grasping movements. *European Journal of Neuroscience*, *20*, 2193–2202.
- Hajcak, G., Molnar, C., George, M. S., Bolger, K., Koola, J., & Nahas, Z. (2007). Emotion facilitates action: A transcranial magnetic stimulation study of motor cortex excitability during picture viewing. *Psychophysiology*, *44*, 91–97.
- Kiers, L., Cros, D., Chiappa, K. H., & Fang, J. (1993). Variability of motor potentials evoked by transcranial magnetic stimulation. *Electroencephalography Clinical Neurophysiology*, *89*, 415–423.
- Koch, G., Fernandez Del Olmo, M., Cheeran, B., Ruge, D., Schippling, S., Caltagirone, C., et al. (2007). Focal stimulation of the posterior parietal cortex increases the excitability of the ipsilateral motor cortex. *Journal of Neuroscience*, *27*, 6815–6822.
- Koch, G., Fernandez Del Olmo, M., Cheeran, B., Schippling, S., Caltagirone, C., Driver, J., et al. (2008). Functional interplay between posterior parietal and ipsilateral motor cortex revealed by twin-coil transcranial magnetic stimulation during reach planning toward contralateral space. *Journal of Neuroscience*, *28*, 5944–5953.
- Koch, G., Franca, M., Fernandez Del Olmo, M., Cheeran, B., Milton, R., Alvarez Saucó, M., et al. (2006). Time course of functional connectivity between dorsal premotor and contralateral motor cortex during movement selection. *Journal of Neuroscience*, *26*, 7452–7459.
- Koch, G., & Rothwell, J. C. (2009). TMS investigations into the task-dependent functional interplay between human posterior parietal and motor cortex. *Behavioural Brain Research*, *202*, 147–152.
- Liepelt, R., Cramon, D. Y., & Brass, M. (2008). What is matched in direct matching? Intention attribution modulates motor priming. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *34*, 578–591.
- Mochizuki, H., Huang, Y. Z., & Rothwell, J. C. (2004). Interhemispheric interaction between human dorsal premotor and contralateral primary motor cortex. *Journal of Physiology*, *561*, 331–338.
- Nishitani, N., & Hari, R. (2000). Temporal dynamics of cortical representation for action. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *97*, 913–918.
- Oliveri, M., Babiloni, C., Filippi, M. M., Caltagirone, C., Babiloni, F., Cicinelli, P., et al. (2003). Influence of the supplementary motor area on primary motor cortex excitability during movements triggered by neutral or emotionally unpleasant visual cues. *Experimental Brain Research*, *149*, 214–221.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, *27*, 169–192.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, *3*, 131–141.
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, *31*, 889–901.
- Romani, M., Cesari, P., Urgesi, C., Facchini, S., & Aglioti, S. M. (2005). Motor facilitation of the human cortico-spinal system during observation of bio-mechanically impossible movements. *Neuroimage*, *26*, 755–763.
- Shimazu, H., Maier, M. A., Cerri, G., Kirkwood, P. A., & Lemon, R. N. (2004). Macaque ventral premotor cortex exerts powerful facilitation of motor cortex outputs to upper limb motoneurons. *Journal of Neuroscience*, *24*, 1200–1211.
- Strafella, A. P., & Paus, T. (2000). Modulation of cortical excitability during action observation: A transcranial magnetic stimulation study. *Neuroreport*, *11*, 2289–2292.
- Tipper, S. P., Paul, M. A., & Hayes, A. E. (2006). Vision-for-action: The effects of object property discrimination and action state on affordance compatibility effects. *Psychonomic Bulletin and Review*, *13*, 493–498.
- Umiltà, M. A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., et al. (2001). I know what you are doing. A neurophysiological study. *Neuron*, *31*, 155–165.
- Wassermann, E. M. (1998). Risk and safety of repetitive transcranial magnetic stimulation: Report and suggested guidelines from the International Workshop on the Safety of Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation, June 5–7, 1996. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *108*, 1–16.



Movement observation specifies motor programs activated by the action observed objective

Angel Lago¹, Miguel Fernandez-del-Olmo*

Facultade de Ciencias do Deporte e a Educacin Fsica (INEF Galicia), Departamento de Educacin Fsica e Deportiva, Avd. Ernesto Che Guevara 121, Pazos-Lins, 15179 Oleiros, A Coruna, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 7 December 2010

Received in revised form 21 January 2011

Accepted 6 February 2011

Keywords:

Action observation

Motor program

TMS

Motor resonance

Mirror neurons

ABSTRACT

There are human cortical areas that fire both when a person executes an action and when he observes someone performing a similar action. The observer activates a motor program that resembles the observed action. However, it is not known whether the motor program activated via action observation is muscle specific. In this study, using simple pulse transcranial magnetic stimulation (TMS) applied over the primary motor cortex (M1), we investigated whether the Mirror System activates a muscle specific motor program, or codes the observed action in terms of its goal. The results showed that when subjects observed a static effector in front of an object, cortical excitability was enhanced even in muscles not involved in the observed movement, but that are able to achieve the goal of the action. When there was an effector–object interaction the motor program activated via action observation is muscle specific. These results suggest that when subjects observe an object related action there is an activation of a motor program based on the observed action goal, that is transformed into a muscle specific program when the subject shows an effector–object interaction.

© 2011 Elsevier Ireland Ltd. All rights reserved.

When we observe someone executing an action, we activate a motor program that resembles the observed movement [29]. Studies in primates suggest that special visuo-motor neurons are activated [11]. These visuo-motor neurons transform specific sensory information into a motor format [12], firing both when the monkey performs a certain action and when it observes another person performing the same action [16]. Neuroanatomical studies have shown that, in humans, there are four principal areas in which these visuo-motor neurons are located: the inferior parietal lobule, the superior temporal cortex, the inferior frontal gyrus, and the ventral premotor cortex [for a review see 10]. In addition, neurophysiological studies have been conducted in order to investigate the main features of the mirror neuron system [for review see 14]. The most commonly used technique has been the transcranial magnetic stimulation (TMS), applied over the primary motor cortex (M1) to study the changes in the motor evoked potential (MEP) during the observation of an action.

The first evidence of the mirror neurons in humans was discovered by Fadiga et al. [13]. These authors showed MEP changes in a resting subject during the observation of a movement. In addition, the MEP modulation mimics the pattern of muscle activity

involved in the observed action. Buccino et al. [4] suggested that, when humans observe an action, an internal replica of that action is automatically generated in their premotor cortex. They called this pattern of neural activation “motor resonance”, which reaches the motor neurons from the ventral premotor cortex through the primary motor cortex [3,28]. Moreover, the Mirror System does not only code hand actions, in fact, it can be activated even when the observed action is made by other effectors, such as mouth or foot [4,27].

One of the questions that has not been investigated is whether the pattern of neural activation evoked by action observation and action execution is the same in terms of muscle specificity. Several studies have indicated that, during the action observation, a specific motor program, that resembles the observed action in relation to its muscles, is activated [1,15,17,33]. However, recently, Borroni and Baldissera [3] found that when we observe an action, there is a motor resonance not only in the muscles involved in the observed action, but also in the contralateral muscles. Therefore, they concluded that the Mirror System enhanced the activity of any muscle that could achieve the same objective that the observed action. Moreover, Lepage et al. [26] found a modulation of cortical excitability in the ADM muscle while the action observed was performed by the index finger, even though the ADM was not directly involved in the observed movement. These results are in agreement with studies that suggest that the Mirror System is capable of coding an action based on its objective rather than on its spatio-temporal features [6,18–20].

* Corresponding author. Tel.: +34 981167000; fax: +34 981167048.

E-mail addresses: alago@udc.es (A. Lago), mafo@udc.es

(M. Fernandez-del-Olmo).

¹ Tel.: +34 981167000; fax: +34 981167048.

VIDEO/TMS PULSES	INITIAL (3000ms after video onset)	FINAL (8400ms after video onset)
HAND		
FOOT		

Fig. 1. The study included 4 experimental conditions: video displayed (hand and foot) and TMS stimulus time (initial and final).

The aim of this study was to determine whether the motor resonance activates the specific motor program of the observed action or a more abstract motor program that allows the observer to achieve the goal of the observed action. In the present study subjects were shown a reaching-grasp action performed by two different biological effectors (hand, foot). We evaluated the excitability modulation of the muscle involved in only one of the observed actions (first dorsal interosseous (FDI)), and the muscle that was not involved in any of them (abductor digiti minimi (ADM)). Based on the specificity theory we hypothesized that the excitability of the FDI will be higher than that of the ADM during the observation of the hand action. The features of the mechanisms involved in the action observation are discussed.

Sixteen subjects (11 male and 5 female) participated in the experiment. Age ranged from 19 to 32 (mean = 21.5; SD = 3.4). None of them reported neurological impairment and/or contraindications to TMS [36]. All the participants were informed about the aim of the study and assigned an agreement document. The experimental procedure was approved by the local ethics committee.

Two videos of a reach-grasp and lift action were displayed on a PC screen (Fig. 1). The videos started showing a static effector in front of a ball placed on a table. In video A the action was performed by the index and thumb fingers of the right hand. In video B the action was performed by a foot. The two videos had a duration of 10 s. In the first 3000 ms a cross appeared in the centre of the screen following by the action (hand or foot) with a duration of 7000 ms. The object–effector interaction started 5400 ms after the movement onset.

Subjects were seated in a comfortable chair placed 1 m in front of the screen. Before playing the videos, a single pulse TMS block was performed with the subject at rest, to determine baseline excitability. In the following block, two video conditions (hand and foot) were presented. Single pulse TMS was delivered at the beginning of the action presentation, when the effector was static in front of the ball (3100 ms after the video onset), and when the object–effector interaction was presented (at 8400 ms after the

video started) (Fig. 2). Each video was displayed 35 times (a total of 70). For each video there were 15 trials for each TMS condition (initial and final pulses) and 5 trials without TMS. The timing of the pulses (initial versus final) and the display of videos were all randomized.

TMS was performed using a Magstim 200 transcranial magnetic stimulator (Magstim Co., Whitland, UK) with a 70-mm figure-of-eight coil, delivered over the left M1. First, we looked for the hand motor area, defined as the point where stimulation evoked the largest MEP from both FDI and ADM contralateral muscles with subjects at rest. Then, we defined the resting motor threshold (rMT) for each subject, known like the lowest stimulus intensity allowed to evoked MEPs in the registered muscles with an amplitude of at least 50 μ V in 5 of 10 consecutive stimuli [31]. Finally, the TMS stimulus intensity was adjusted to 120% of the rMT all over the protocol. To stimulate M1, single TMS pulses were delivered over the optimal scalp position with the coil placed always tangentially to the scalp at 45° angle from midline of the central sulcus, inducing a posterior–anterior (PA) current flow.

Surface electromyography was performed with 9 mm diameter Ag–AgCl surface cup electrodes, placed over the first dorsal interosseous (FDI) muscle and the abductor digiti minimi (ADM) of the right hand. The FDI muscle was chosen because it is involved in one of the videos observed, whereas the ADM was used as a control muscle. The active electrode was placed over the muscle belly and the reference electrode was placed over the metacarpophalangeal joint of the finger. Responses were amplified with a Digitimer D360 amplifier (Digitimer Ltd, Welwyn Garden City, Hertfordshire, UK) through filters set at 20 Hz and 2 kHz with a sampling rate of 5 kHz. Data were recorded by a computer using SIGNAL software (3.08 version, Cambridge Electronic Devices, Cambridge, UK) and the CED Power1401 data acquisition interface (Cambridge Electronic Design, Cambridge, UK), and stored on a PC for off-line analysis. The videos were displayed using Superlab software (Cedrus Corporation, CA, USA) and synchronized with the CED Power1401 through a PCI card in order to control the timing of the pulses.

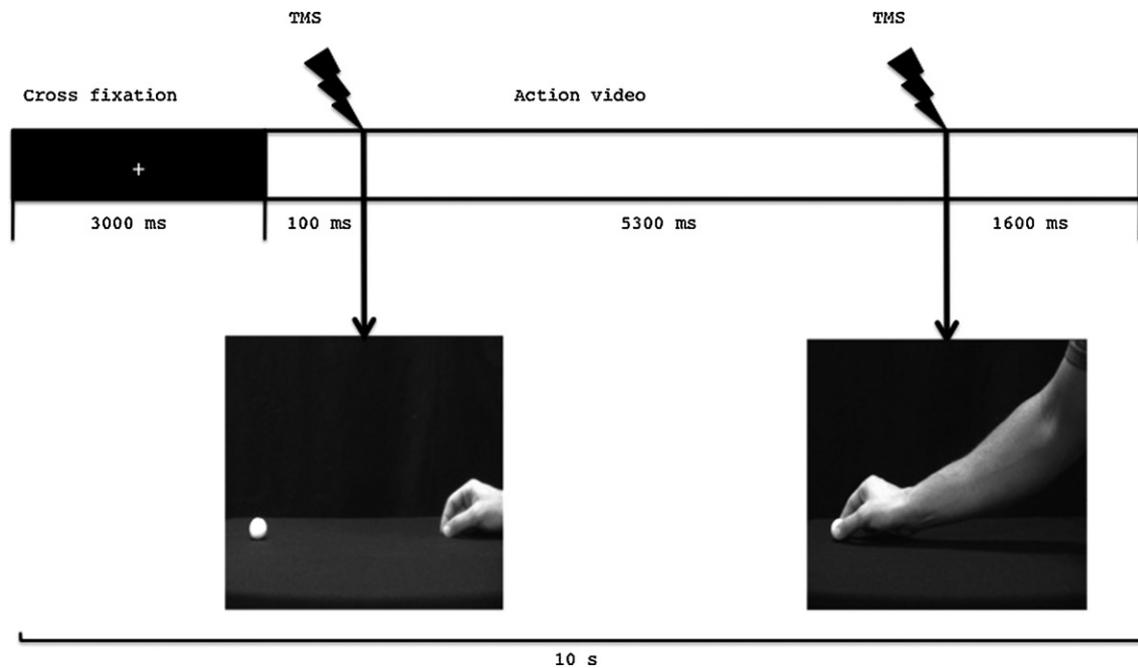


Fig. 2. Study protocol shows the video characteristics and the time points where the TMS pulses were applied.

For the data analysis, peak-to-peak MEP amplitudes were computed as the difference between the positive and negative wave peaks (measured in mV), calculated from the EMG registered data. MEPs were recorded during a time window of 500 ms. There were about 200 ms of registered data before the given pulse, to ensure that there was no muscle activity before the TMS.

A repeated measure ANOVA was conducted for the MEP amplitudes, relative to baseline condition, obtained in the two registered muscles (FDI, ADM) in each observed conditions. The main factors were muscle (FDI, ADM), video (hand, foot) and TMS (initial, final).

We performed a Student's *t* test for paired samples using the absolute MEP values to analyse the excitability modulation of the M1 in each condition compared to the baseline. No data violated the assumption of normality.

The baseline MEP amplitudes were significantly larger in the FDI in comparison with the ADM ($t = 4.74, p < 0.001$). Thus, we used the relative MEP amplitudes in order to compare muscle activation across the different conditions.

The absolute mean MEP amplitudes obtained in the four experimental conditions are as follows: FDI (initial hand = 1.81 ± 1.28 ; final hand = 1.82 ± 1.21 ; initial foot = 1.93 ± 1.27 ; final foot = 1.60 ± 1.14) and ADM (initial hand = 0.92 ± 0.75 ; final hand = 0.78 ± 0.58 ; initial foot = 0.88 ± 0.65 ; final foot = 0.87 ± 0.68).

The 3 way ANOVA showed a significant muscle \times video \times TMS stimulus time interaction ($F = 9.347, p = 0.008$), while there were no significant main factor effects.

The 2 way ANOVA (video and TMS) performed separately for each muscle showed a video \times TMS interaction ($F = 5.953, p = 0.028$) for the FDI muscle (Fig. 3). Post hoc analyses showed that the MEP amplitude for the FDI in the foot video was significantly smaller during the object–effector interaction (final TMS pulse) than during the observation of the static foot (initial TMS pulse) ($p = 0.023$) (Fig. 4). In addition, there was a trend for the MEP amplitude at the final TMS pulse during the hand video to be significantly larger ($p = 0.061$) than during the foot video (Fig. 4). No significant changes were reported in the ANOVA for the ADM.

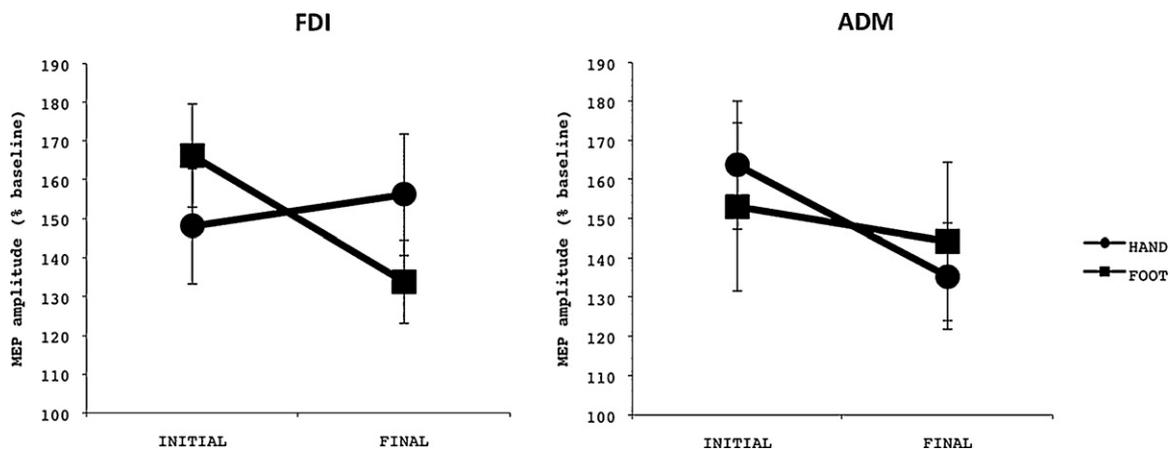


Fig. 3. MEP amplitudes of the FDI and ADM muscles, relative to the baseline block. There was a significant muscle \times video \times TMS interaction. Bars indicate S.E.M.

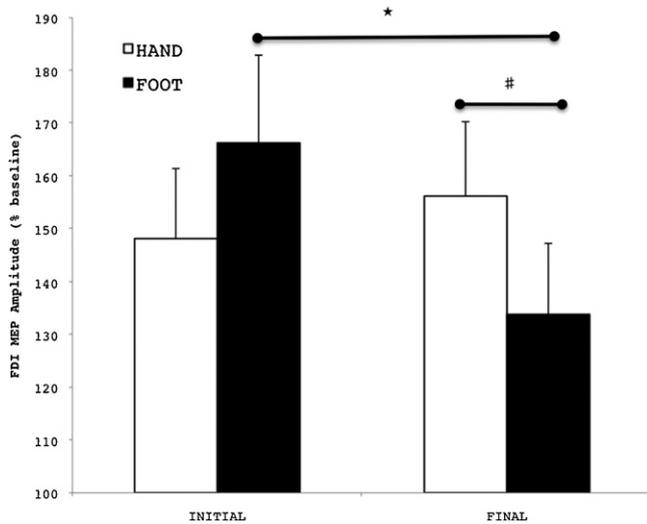


Fig. 4. MEP amplitude for hand and foot at initial and final TMS pulses. Positive bars indicate S.E.M. * $p < 0.05$, # $p = 0.063$.

When we compare the absolute MEP amplitudes for the FDI muscle between the observation videos and the baseline blocks, the analysis showed larger MEP amplitudes for the hand video (in both initial and final pulse) compared to baseline ($t = 2.85$, $p = 0.01$ and $t = 2.96$, $p = 0.01$, respectively) and larger for the initial pulse during the foot video compared with baseline ($t = 3.30$, $p = 0.005$) (Fig. 5). No significant changes were found in the absolute MEP amplitudes in the ADM during the video observation in comparison with the baseline block (Fig. 5).

The present study reveals that during the observation of an object-related action, the cortical excitability of a targeting muscle is modulated according to whether or not this muscle could execute the action observed in terms of its goal. In addition, the motor program activated by action observation is muscle specific only when the observed biological effector interacts with the action object.

When we presented to the subjects a static hand in front of an object there was an increase in the MEP amplitude compared to baseline, only for the FDI muscle. This result is in agreement with a previous study that reported a facilitatory effect during the observation of a static effector before the video displayed the movement of this effector towards an object [18]. It has been suggested that this facilitatory modulation may rely on the mirror neuron system capacity to infer the objective of an observed action [18,22,35]. Thus, in this study, the initial conditions, where the effector and the ball were static, may be able to trigger the grasping action at the beginning of the video and therefore increase the MEP amplitude of the FDI muscle.

Our results show a change from more unspecific towards more action specific modulation of TMS-related activation of muscles. We found that the MEP amplitude increases in the FDI at the beginning of the video, compared with baseline, was similar when the action observed was performed by a hand or a foot. Thus, we speculate that the observation of the static effector in front of the object (in our case the ball) can activate all the motor programs that are able to perform the observed movement (reach and grasp the ball). This is in agreement with motor learning theories suggesting that we can learn by imitation through cognitive specification of action goals [2,37]. According to this idea an observed action is cognitively reconstructed as a hierarchy of goals and sub-goals, and only the main goal is transferred to the imitator's motor system, not necessarily resulting in a similar motor pattern [37]. The lack of MEP facilitation in the ADM muscle seems to confirm this hypothesis, since the ADM is not involved in any grasp action and thus, in any motor program able to achieve the goal of that action.

During the observation of the effector–object interaction, the MEP amplitude of the FDI decreases in comparison with the initial pulse, but only when the effector observed was the foot. Moreover, there were no differences with the baseline MEP amplitude. In contrast, during the observation of the hand interacting with the object, the FDI MEP amplitude remains larger than in the baseline block. These results suggest that in the precise moment the effector interacts with the object, the motor program that includes the biological effector used to perform the action observed, is specified. Thus, during the observation of the foot–ball interaction, the initial FDI facilitation at the beginning of the video (when the movement had not started) is abolished since the FDI muscle is not involved in that action.

In our study, the modulation of the FDI responses to the TMS pulses during the action observation may fit with theories about the existence of two different mechanisms that govern the motor resonance [26]. The first mechanism proposed by Lepage and his colleagues maps the observed action, while the second mechanism specifies the muscles involved in the action. Thus, during the observation of an object-related action, we must distinguish the processes involved in the coding of the goal of the movement, and those specifying the effectors involved in the action. It has been suggested that while the action objective is coded by a parieto-frontal network, the Superior Temporal Sulcus specifies the muscles involved in the action [7].

Based on our results, we propose that the specificity of the motor program activated via action observation depends on the phase of the observed movement. We suggest that during the observation of an action preparation, we code the action goal and activate any motor program that lets us to reach that goal. However, once the effector–object interaction occurs we also code the effector performing the action.

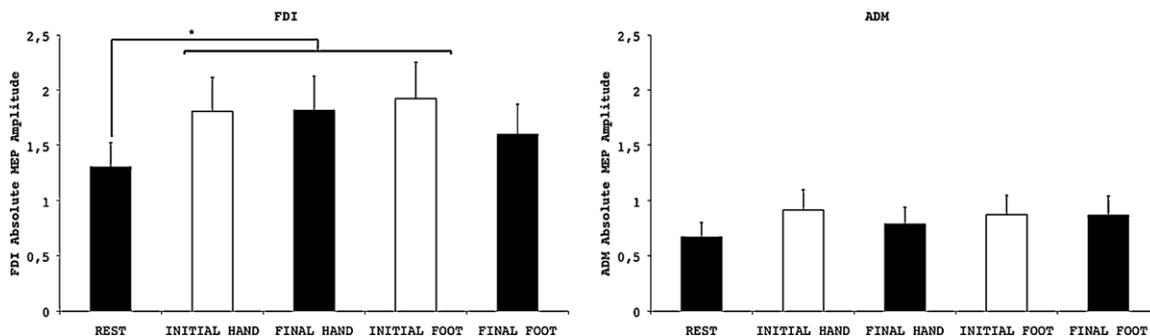


Fig. 5. Absolute MEP amplitudes for the FDI and ADM muscles across conditions. Positive bars indicate S.E.M. * $p < 0.05$.

Acknowledgements

Authors acknowledge Noa Fogelson for the review of the paper. Financial support was provided by a grant (PGIDIT06PXIB160333PR) from Xunta de Galicia, Spain.

References

- [1] K. Alaerts, S.P. Swinnen, N. Wenderoth, Is the human primary motor cortex activated by muscular or direction-dependent features of observed movements? *Cortex* (2008).
- [2] H. Bekkering, A. Wohlschlagel, M. Gattis, Imitation of gestures in children is goal-directed, *Q. J. Exp. Psychol. A* 53 (2000) 153–164.
- [3] P. Borroni, F. Baldissera, Activation of motor pathways during observation and execution of hand movements, *Soc. Neurosci.* 3 (2008) 276–328.
- [4] G. Buccino, F. Binkofski, G.R. Fink, L. Fadiga, L. Fogassi, V. Gallese, R.J. Seitz, K. Zilles, G. Rizzolatti, H.J. Freund, Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study, *Eur. J. Neurosci.* 13 (2001) 400–404.
- [6] L. Cattaneo, F. Caruana, A. Jezzini, G. Rizzolatti, Representation of goal and movements without overt motor behavior in the human motor cortex: a transcranial magnetic stimulation study, *J. Neurosci.* 29 (2009) 11134–11138.
- [7] L. Cattaneo, M. Sandrini, J. Schwarzbach, State-dependent TMS reveals a hierarchical representation of observed acts in the temporal, parietal, and premotor cortices, *Cereb. Cortex* (2010).
- [10] L. Craighero, G. Metta, G. Sandini, L. Fadiga, The mirror-neurons system: data and models, *Prog. Brain Res.* 164 (2007) 39–59.
- [11] G. di Pellegrino, L. Fadiga, L. Fogassi, V. Gallese, G. Rizzolatti, Understanding motor events: a neurophysiological study, *Exp. Brain Res.* 91 (1992) 176–180.
- [12] M. Fabbri-Destro, G. Rizzolatti, Mirror neurons and mirror systems in monkeys and humans, *Physiology (Bethesda)* 23 (2008) 171–179.
- [13] L. Fadiga, L. Fogassi, G. Pavesi, G. Rizzolatti, Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study, *J. Neurophysiol.* 73 (1995) 2608–2611.
- [14] L. Fadiga, L. Craighero, Electrophysiology of action representation, *J. Clin. Neurophysiol.* 21 (2004) 157–169.
- [15] K. Funase, T. Tabira, T. Higashi, N. Liang, T. Kasai, Increased corticospinal excitability during direct observation of self-movement and indirect observation with a mirror box, *Neurosci. Lett.* 419 (2007) 108–112.
- [16] V. Gallese, L. Fadiga, L. Fogassi, G. Rizzolatti, Action recognition in the premotor cortex, *Brain* 119 (Pt 2) (1996) 593–609.
- [17] M. Gangitano, F.M. Mottaghy, A. Pascual-Leone, Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation, *Neuroreport* 12 (2001) 1489–1492.
- [18] M. Gangitano, F.M. Mottaghy, A. Pascual-Leone, Modulation of premotor mirror neuron activity during observation of unpredictable grasping movements, *Eur. J. Neurosci.* 20 (2004) 2193–2202.
- [19] V. Gazzola, G. Rizzolatti, B. Wicker, C. Keysers, The anthropomorphic brain: the mirror neuron system responds to human and robotic actions, *Neuroimage* 35 (2007) 1674–1684.
- [20] V. Gazzola, H. van der Worp, T. Mulder, B. Wicker, G. Rizzolatti, C. Keysers, Aplasia born without hands mirror the goal of hand actions with their feet, *Curr. Biol.* 17 (2007) 1235–1240.
- [22] M. Iacoboni, I. Molnar-Szakacs, V. Gallese, G. Buccino, J.C. Mazziotta, G. Rizzolatti, Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system, *PLoS Biol.* 3 (2005) e79.
- [26] J.F. Lepage, S. Tremblay, H. Theoret, Early non-specific modulation of corticospinal excitability during action observation, *Eur. J. Neurosci.* 31 (2010) 931–937.
- [27] J. Liepert, N. Neveling, Motor excitability during imagination and observation of foot dorsiflexions, *J. Neural Transm.* 116 (2009) 1613–1619.
- [28] M. Montagna, G. Cerri, P. Borroni, F. Baldissera, Excitability changes in human corticospinal projections to muscles moving hand and fingers while viewing a reaching and grasping action, *Eur. J. Neurosci.* 22 (2005) 1513–1520.
- [29] G. Rizzolatti, L. Craighero, The mirror-neuron system, *Annu. Rev. Neurosci.* 27 (2004) 169–192.
- [31] P.M. Rossini, A.T. Barker, A. Berardelli, M.D. Caramia, G. Caruso, R.Q. Cracco, M.R. Dimitrijević, M. Hallett, Y. Katayama, C.H. Lüking, A.L. Maertens de Noordhout, C.D. Marsden, N.M.F. Murray, J.C. Rothwell, M. Swash, C. Tomberg, Non-invasive electrical and magnetic stimulation of the brain, spinal cord and roots: basic principles and procedures for routine clinical application. Report of an IFCN committee, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 91 (1994) 79–92.
- [33] A.P. Strafella, T. Paus, Modulation of cortical excitability during action observation: a transcranial magnetic stimulation study, *Neuroreport* 11 (2000) 2289–2292.
- [35] M.A. Umiltà, E. Kohler, V. Gallese, L. Fogassi, L. Fadiga, C. Keysers, G. Rizzolatti, I know what you are doing. A neurophysiological study, *Neuron* 31 (2001) 155–165.
- [36] E.M. Wassermann, Risk and safety of repetitive transcranial magnetic stimulation: report and suggested guidelines from the International Workshop on the Safety of Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation, June 5–7, 1996, *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 108 (1998) 1–16.
- [37] A. Wohlschlagel, M. Gattis, H. Bekkering, Action generation and action perception in imitation: an instance of the ideomotor principle, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 358 (2003) 501–515.

