

# **BIOLOGÍA DE LAS NEURONAS ESPEJO: RELACIÓN CON EL LENGUAJE, LA EMPATÍA Y DETERMINADOS TRASTORNOS DE LA CONDUCTA**

## **MIRROR NEURONS' BIOLOGY: RELATION WITH SPEECH, EMPATHY AND SPECIFIC BEHAVIOUR DISORDERS**



Trabajo de Fin de Grado

**Paula Amador Abreu**

Tutorizado por Ricardo Reyes Rodríguez y Fátima Concepción Mesa Herrera

Grado en Biología. Marzo 2020

## **ÍNDICE**

<b>Resumen</b>	3
<b>Abstract</b>	3
<b>Introducción</b>	4
<b>Objetivos</b>	5
<b>Anatomía de las Neuronas Espejo</b>	5
<b>Neuronas Espejo y el Movimiento</b>	7
<b>Neuronas Espejo y el Lenguaje</b>	10
<b>Neuronas Espejo y la Empatía</b>	12
<b>Neuronas Espejo y Trastornos asociados</b>	21
<b>Conclusiones</b>	23
<b>Conclusions</b>	24
<b>Anexo I. Tabla de Relación de Experimentos y sus Conclusiones</b>	26
<b>Anexo II. Esquema De Las Regiones Cerebrales</b>	30
<b>Bibliografía</b>	31

## **RESUMEN**

En este trabajo de revisión se describen una serie de experimentos llevados a cabo a partir del controvertido descubrimiento de un grupo de neuronas motoras específicas, denominadas neuronas espejo debido a su capacidad para reflejar las acciones y estados mentales de otros individuos, e identificarlos como propios, tanto durante la observación de un acto motor ajeno, como al oír un sonido relacionado con el mismo. En este trabajo, además, se describe la distribución anatómica de estas neuronas espejo en las distintas áreas corticales del cerebro de macacos (en concreto de la especie *Macaca nemestrina*) y de humanos. Otro de los puntos tratados en esta revisión se centra en discutir la implicación de los sistemas espejo en el reconocimiento de las emociones de otros individuos, señalando las diferencias entre empatía cognitiva y afectiva, así como la diferencia existente entre géneros en cuanto a la capacidad empática y su relación con los sistemas espejo. Finalmente, se discute la relación entre estas neuronas y ciertos trastornos neuropsicológicos, como pueden ser trastornos del espectro autista y algunas psicopatías, mencionando la ausencia total o parcial de alguno de los sistemas espejo como causa de las manifestaciones clínicas en las personas que padecen alguno de estos trastornos.

## **ABSTRACT**

This review work refers to different research which was carried out stemming from the controversial discovery of a group of specific motor neurons, called mirror neurons, due to their ability to reflect the actions and mental states of other individuals, and identify them as ours, both during the observation of a motor act in other individuals, such as hearing a sound related to said motor act. This work, furthermore, describe the anatomic distribution of this mirror neurons in the different cortical areas of the brain of macaques (specifically in the specie *Macaca nemestrina*) and of humans. Another point addressed in this review focuses on discussing the implications of mirror neurons systems on the recognition of the emotions of other individuals, pointing out the differences between cognitive and affective empathy, just like the difference existing between genres regards to the empathic ability and it relationship with mirror systems. Finally, it discusses the relationship between these neurons and certain neuropsychological disorders, like can be autism spectrum disease and pscopathies, mentioning the partial or total lack of some of the mirror systems, as cause of the clinical manifestations of people who suffer from some of these disorders.

## INTRODUCCIÓN

Las neuronas espejo son neuronas motoras especializadas capaces de activarse tanto cuando el individuo realiza una acción como cuando el individuo observa la misma acción o una acción similar que haya sido realizada por otro individuo. Su actividad ocurre para movimientos manuales, orales o gestos faciales con un significado biológico, por ejemplo, las neuronas espejo se activarán al observar a otro individuo coger un maní para llevárselo a la boca (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996; Ferrari et al., 2006).

Estas neuronas fueron descubiertas en los laboratorios de la Universidad de Parma en el año 1992 (di Pellegrino et al., 1992). El equipo del neurobiólogo Giacomo Rizzolatti estudiaba la actividad neuronal del área F5 en monos (*Macaca nemestrina*), análoga a la corteza motora primaria, corteza frontal premotora y área motora suplementaria en humanos (áreas 4, 6, 44 y 45 de Brodmann) (Vittorio Gallese et al., 1996). En concreto, estas regiones corticales participan en el registro, diseño y coordinación de movimientos de manos, cara, boca y faringe.

Estudios en humanos y monos descubrieron la actividad de estas neuronas espejo en distintas áreas parietales y frontales, tales como la corteza premotora, el lóbulo parietal inferior, la parte posterior del área de Broca, la ínsula y la circunvolución anterior cingulada. Estas dos últimas participando en el sistema límbico espejo (Yorio, 2010; Sallés et al., 2013), activo durante el reconocimiento de las emociones y conductas ajenas, lo cual se asocia al concepto de Chartrand y Bargh del vínculo percepción-conducta, que dice que un individuo es capaz de codificar los comportamientos observados en otros, identificarlos y activar representaciones internas de comportamientos iguales o similares para generar una respuesta adecuada (Chartrand y Bargh, 1999). En concreto, las expresiones de disgusto están representadas en la ínsula anterior y corteza cingulada anterior, las emociones de miedo en la amígdala (Wicker et al., 2003), y las emociones de felicidad que se relacionan con la actividad del área motora presuplementaria (pre-SMA) (Krolak-Salmon et al., 2005). A esta capacidad se la denomina empatía, la cual se diferencia entre empatía cognitiva y empatía emocional.

Por otro lado, la disfunción de las neuronas espejo en algunas de las regiones corticales se relaciona con ciertos trastornos psiquiátricos cuyo diagnóstico se basa en la falta de

empatía del paciente. Se han manifestado como razones neurobiológicas de dichos trastornos los déficits de actividad de las regiones corticales relacionadas, tales como las regiones temporoparietales que están afectadas en individuos con trastornos del espectro autista (TEA), o la ínsula anterior o amígdala afectadas en pacientes con trastornos psicopáticos (Blair, 2005; Fectaeu, 2007).

## **OBJETIVOS**

En este trabajo bibliográfico se plantea como objetivo revisar los siguientes apartados:

- La anatomía de las neuronas espejo.
- La relación de las neuronas espejo con el movimiento, su percepción y su ejecución.
- La relación de las neuronas espejo con el desarrollo y la comprensión del lenguaje.
- La relación de las neuronas espejo con los procesos emocionales y la generación de empatía.

## **ANATOMÍA DE LAS NEURONAS ESPEJO**

Como se expuso en la introducción, hace aproximadamente veinte años se demostró la existencia de una nueva clase de neuronas en la región anterior de la corteza premotora ventral del cerebro de macacos (área F5), las cuales denominaron neuronas espejo debido a sus propiedades cognitivas, puesto que presentan actividad durante la observación de actos motores ajenos y durante la comprensión de la intención de los actos motores, no solo al observarlos, sino también al oír los sonidos asociados a los mismos (Marshall, 2014; Yorio, 2010).

La complejidad del sistema motor en cuanto a su anatomía y funcionalidad ha sido objeto de estudio a lo largo de los años, hasta que finalmente se aceptó la existencia de múltiples representaciones corticales superpuestas, admitiendo el trabajo en paralelo de distintas estructuras corticales (regiones frontal, parietal, occipital y temporal) para la integración de la información sensorial y motora, y su transformación en respuestas motoras. Esto ayuda, por tanto, a dar forma a la teoría de las neuronas espejo como sustrato neuronal de tales funciones cognitivas como: observación, imitación y recreación de las acciones en la organización y aprendizaje de un movimiento (Sallés et al., 2013; Rizzolatti et al., 2014).

Las observaciones en monos permitieron descubrir estas neuronas también en la corteza motora primaria y la corteza parietal inferior. Al mismo tiempo se definía la posibilidad de su existencia en la especie humana, descubriendo su presencia en extensas áreas de la corteza premotora, el lóbulo parietal inferior y la parte posterior del área de Broca (Yorio, 2010; Sallés et al., 2013), y la participación del sistema espejo parieto-frontal en el reconocimiento de las conductas voluntarias, y de un sistema espejo límbico, donde participan estructuras tales como la región insular y la circunvolución anterior cingulada (Sallés et al., 2013). Aunque el circuito completo de actividad de las neuronas espejo continúa siendo objeto de estudio, se puede concretar la presencia de este tipo de neuronas en distintas áreas como son: el surco temporal superior (STS), que descarga al observar una acción y conecta directamente con el lóbulo parietal inferior, a la vez en conexión con la corteza premotora ventral; también se activa durante la observación la región arqueada. En concreto, en el STS, las diferentes áreas anatómicas con propiedades espejo son: área temporal media y sus satélites polisensoriales medios (STPm); mientras que en el lóbulo parietal inferior, destacamos las áreas PFG (parte posterior del giro supramarginal), PF (parte anterior del giro supramarginal, correspondiente a las áreas 40 y 43 de Brodmann), PG (parte central del giro angular, correspondientes a las áreas 39 y 40 de Brodmann), y la corteza intraparietal anterior (AIP). Cabe destacar que las conexiones establecidas entre ambas áreas: AIP y STS se inician en una región de la corteza inferotemporal, región considerada clave para la codificación del significado de los objetos, lo cual quiere decir que aporta información semántica de los objetos a los circuitos del sistema espejo. Genéricamente, por tanto, se reconoce un circuito iniciado en STS para conectar primero bien con PFG o con la corteza inferotemporal, y finalmente con las áreas premotoras F5 y F4 (esta última constituida por algunas neuronas espejo con capacidad de reconocimiento táctil y visual) (Rizzolatti et al., 2014).

En las distintas regiones corticales del sistema motor se han identificado dos tipos de neuronas, las canónicas (capaces de responder a la presentación visual de un objeto) y las neuronas espejo ya descritas (Yorio, 2010). Además, se descubrieron neuronas del tracto piramidal (PTNs) con propiedades espejo en las zonas de la corteza motora primaria y de la corteza premotora ventral anterior o área F5 de monos (Kraskov et al., 2014). Estas neuronas son, a su vez, clasificadas en neuronas espejo de facilitación y neuronas espejo de supresión, según aumente o disminuya su excitación durante la

observación (Kraskov et al., 2014; Rizzolatti et al., 2014). Se ha comprobado que existe un mayor número de PTNs espejo en la corteza motora primaria que en el área F5, pero igualmente eficaces, capaces de llevar el estímulo-respuesta desde los centros corticales hasta los núcleos efectores, solo durante la observación de las acciones ajenas, no durante la ejecución, momento en que se activan PTNs sin propiedades espejo (Kraskov et al., 2014), por tanto, los estudios indican que las neuronas del tracto corticoespinal de facilitación (f-PTNs) forman parte de la red de neuronas activas durante la comprensión de el/los objetivo/s de las acciones motoras (Rizzolatti et al., 2014). En concreto, se habla de comprensión de la intención en cada contexto para la acción observada (en seres humanos), donde la actividad de neuronas espejo es bilateral en las áreas occipitales y temporo-parietales (Rizzolatti et al., 2014).

Por otro lado, en el ser humano, se conoce la participación de estas neuronas espejo, en concreto, del hemisferio derecho, en el comportamiento social, esto es, en la empatía y la comprensión de las conductas, sentimientos y emociones ajenas, así como en la atribución de estados mentales a otros individuos (Rizzolatti et al., 2014). En este tipo de reconocimiento, fundamental en las interacciones interpersonales, se conoce la participación del llamado sistema límbico de neuronas espejo, básicamente constituido por la ínsula y la circunvolución cingulada anterior (Sallés et al., 2013). Al mismo tiempo, otra diferencia en los seres humanos resulta ser la actividad de neuronas espejo en áreas relacionadas con la producción y comprensión del lenguaje, el área de Broca (área de Brodmann 44 y 45), la cual se corresponde al área F5 de *Macaca nemestrina*, por lo que se puede predecir que sea efecto de la evolución (Yorio, 2010; Sallés et al., 2013).

## **LAS NEURONAS ESPEJO Y EL MOVIMIENTO**

La actividad de las neuronas espejo se ha visto relacionada con el movimiento. Investigaciones previas al descubrimiento de estas neuronas, llevadas a cabo por Lhermitte y colaboradores (1986) observaron que pacientes que presentaban lesiones focales en la corteza frontal tenían mayor predisposición a la imitación continua e involuntaria de todos los actos motores de aquellos individuos que habían observado, evidenciando la relación entre la ecopraxia<sup>1</sup> presente en estos pacientes y la lesión del

---

<sup>1</sup> Ecopraxia: repetición involuntaria o imitación de los movimientos observados en otra persona. Estrecha relación con la ecolalia, repetición involuntaria del lenguaje de otra persona.

lóbulo frontal, lo que ponía de manifiesto la relación de estas neuronas con el movimiento (Lhermitte et al., 1986).

Las neuronas espejo son neuronas motoras específicas capaces de activarse tanto en la ejecución como en la observación de un mismo movimiento (Di Pellegrino et al., 1992) tal y como se descubrió investigando el movimiento de manos (completa o solo dedos) en el área F5 de monos, donde las neuronas de este área se activaban tanto en la ejecución propia de un agarre como en la observación de la misma acción. Además de corroborar la presencia de estas neuronas en el área F5 de monos (corteza motora primaria, suplementaria y premotora), V. Gallese y colaboradores observaron que las neuronas espejo son activadas por las acciones observadas cuando estas, por el contexto, recuerden a un movimiento propio similar (Gallese et al., 1996); a la vez, comprobaron que la actividad de estas neuronas puede ser específica de un tipo de movimiento particular, pero sin ningún efecto del objeto en sí que haya sido manejado durante la acción. Había quedado demostrada la existencia de estas neuronas en monos.

Por otra parte, los estudios de estimulación transcraneal magnética en humanos (ver Anexo 1) pusieron de manifiesto la presencia de estas neuronas espejo en el sistema motor de individuos humanos, en concreto, en la corteza motora izquierda (Fadiga et al., 1995). Los potenciales motores evocados (MEP)<sup>2</sup> durante la observación y ejecución de acciones concretas coincidían con los encontrados en monos. Además, el conjunto de experimentos llevados a cabo demostraron que los sistemas espejo no eran activados frente a estímulos visuales simples que no implicaran una acción motora (Di Pellegrino et al., 1992; Fadiga et al., 1995; Gallese et al., 1996). Experimentos de imagen de resonancia magnética funcional (IRMf) de la corteza frontal inferior izquierda y del lóbulo parietal superior derecho en humanos apoya la teoría de la presencia de sistemas espejos en dichas regiones, capaces de activarse tanto en la ejecución como en la observación de una acción manual (ver anexo 1; Iacoboni et al., 1999).

El área F5 de monos fue la primera región con actividad espejo detectada, que se corresponde con la corteza motora primaria, la corteza premotora y el área motora suplementaria (SMA) de humanos (Gallese et al., 1996). Sin embargo, se descubrieron

---

<sup>2</sup> Potencial evocado se trata de una exploración neurofisiológica que evalúa la función del sistema sensorial acústico, visual, somatosensorial y sus vías por medio de respuestas provocadas frente a un estímulo conocido y normalizado.

otras áreas con propiedades espejo: área 7b, área intra-parietal (AIP) o surco temporal superior (STS). Las investigaciones próximas al descubrimiento de estas neuronas centraron sus esfuerzos en descubrir las regiones corticales activas durante los movimientos de agarre en humanos (ver anexo 1). Rizzolatti y colaboradores observaron que las actividades espejo en humanos se activaban significativamente en la corteza inferotemporal izquierda y el giro frontal inferior izquierdo. Se relacionó esta actividad neuronal con las acciones motoras ligadas a un significado biológico (contexto), lo cual coincide con los hallazgos de V. Gallese (Gallese et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996).

Además, en apoyo a los descubrimientos de Vittorio Gallese antes mencionados (Gallese et al., 1996), Iacoboni llevó a cabo estudios referentes a la necesidad de un contexto para la actividad de las neuronas espejo al observar una acción (ver anexo 1). En definitiva, concluyó que las neuronas espejo son activadas al observar una acción que lleve implícito una intención, es decir, una acción con un significado claro para el observador, como el ejemplo del estudio de Iacoboni, al observar una imagen de una mesa con platos y tazas vacías y una mano cogiendo una taza, el cerebro de este individuo observador activará una representación somática motora interna concreta para la acción de “recoger la mesa” (Iacoboni et al., 2005). Sin embargo, estas neuronas no solo se activan en la observación y ejecución de un mismo acto motor, sino que presentan un pico de actividad para las acciones que acontecen a las observadas (Iacoboni et al., 2005).

Cabe destacar que las investigaciones en humanos y monos, en concreto en la especie *Macaca nemestrina*, señala que estas neuronas espejo son capaces de presentar actividad para acciones llevadas a cabo por individuos de otras especies, por ejemplo, los monos presentaban actividad espejo al observar a un humano llevarse a la boca los cacahuates (Di Pellegrino et al., 1992). Las investigaciones de Buccino, 2004, señalaron la presencia de neuronas espejo activas cuando un individuo humano observa imágenes de distintas especies (perro, mono o humano) mordiendo un trozo de comida. La morfología de la acción en sí misma difiere altamente entre especies, siendo mayor la diferencia entre perros y humanos, que entre monos y humanos, por lo que existe cierta diferencia de actividad, sin embargo, se observa que el lóbulo parietal inferior y la corteza premotora son activados durante la observación de la mordida de cualquier

especie, aunque exponencialmente mayor en el lado izquierdo, por lo que se señala que el hemisferio izquierdo codifica la acción en concreto, independientemente de la apariencia, a diferencia del hemisferio derecho, influenciado por los aspectos visuales de la acción, por lo que este lado de la corteza será más activo durante la observación de una acción con mayor semejanza a la realizada por el individuo observador (Buccino et al., 2004).

Por otro lado, algunas investigaciones sugirieron la posibilidad de actividad del sistema espejo frente a la audición de sonidos relacionados con una acción en concreto. Kohler y colaboradores (2002) comprobaron cómo las neuronas espejo se activan durante el sonido de una acción concreta, con algún significado biológico, mientras que no presentaban actividad frente a sonidos sin relación con acciones motoras (Kohler et al., 2002).

## **LAS NEURONAS ESPEJO Y EL LENGUAJE**

Las neuronas espejo están involucradas en la producción e interpretación del lenguaje. Se observó que las neuronas espejo son capaces de reconocer movimientos realizados con la boca, no solo con las manos (Di Pellegrino et al., 1992). Los experimentos de Di Pellegrino y colaboradores (1992) observaron cómo estas neuronas se activaron cuando el mono observó acciones comunicativas en otros individuos. Esto demuestra una homología entre el área F5 de monos y al área de Broca<sup>3</sup> de humanos (área cortical del discurso y el lenguaje).

La teoría de Liberman y colaboradores (1967) acerca de la percepción del lenguaje proponía como objetivo del discurso el gesto fonético frente al sonido. Definió que los mecanismos primitivos de producción del lenguaje se traducen en movimientos articulatorios reales, y que estos mecanismos primitivos han evolucionado hacia sistemas más especializados como el discurso en humanos. Esta teoría motora de la percepción del discurso coincide con los hallazgos acerca de la implicación de las neuronas espejo en las áreas implicadas en el lenguaje (Gallese et al., 1996). Los datos obtenidos en los experimentos de Gallese y colaboradores (1996) permitieron especular

---

<sup>3</sup> Sección del cerebro humano involucrada en la producción del lenguaje. Ubicada en la 3ª circunvolución frontal del hemisferio izquierdo, en las secciones opercular y triangular del hemisferio dominante para el lenguaje. Se corresponde a las áreas 44 (par opercularis) y 45 (par triangularis) de Brodmann y conecta con el área de Wernicke (la otra región de relevancia para el lenguaje en humanos) mediante el fascículo arqueado (haz de fibras nerviosas).

que las neuronas que codifican los gestos fonéticos en el área F5 de monos deben actuar como neuronas espejo, y han de estar presentes en el área de Broca de humanos, representando el sustrato neurofisiológico para la percepción del diálogo.

Iacoboni y colaboradores (1999) realizaron trabajos experimentales que consiguieron demostrar la presencia de neuronas espejo en el área de Broca (o área 44 y 45 de Brodmann) de humanos. Se demostró la activación de un grupo de neuronas espejo durante la observación de acciones comunicativas basadas en gestos faciales, en concreto, orales (Iacoboni et al., 1999). Los experimentos de Buccino y colaboradores (2004) permitieron no solo identificar el foco de actividad de las neuronas espejo frente a las acciones comunicativas orales, sino también las diferencias de actividad según el tipo de comunicación llevada a cabo (ladrido, chasquido o diálogo). Se aclaró que las acciones que se corresponden con el repertorio motor<sup>4</sup> del individuo observador son aquellas que sus neuronas espejo codifican, mientras que aquellas fuera del repertorio del individuo son exclusivamente identificadas por sus propiedades visuales, no estando implicadas las neuronas espejo. En este experimento, durante la observación del discurso (sin sonido), la persona que observaba la acción manifestaba actividad en las neuronas espejo del par opercularis del giro frontal inferior, la parte rostral del área de Broca, lo que coincide con lo ya conocido, el procesamiento del lenguaje tiene sus centros de activación en las distintas partes del giro frontal inferior izquierdo. Además, un foco de actividad neuronal adicional se localizó alrededor del surco orbitalis (área de Brodmann 47), el cual probablemente se active durante la intención de dar sentido al habla observada. Sin embargo, esto no ocurre al observar las formas de comunicación de otros animales. Al observar los chasquidos de un mono solo se produce una ligera activación del par opercularis del giro frontal inferior, con cierta prevalencia del lado derecho, y al ver a un perro ladrar no se observa ninguna actividad frontal significativa (Buccino et al., 2004).

Por otro lado, cabe destacar la mención de la prevalencia del lado derecho durante la actividad neuronal en el cerebro humano frente a la observación de la comunicación en monos. En los mismos experimentos, se observaron diferencias de actividad entre el hemisferio izquierdo y derecho del cerebro (a nivel de neuronas espejo), lo que permitió

---

<sup>4</sup> Repertorio motor: acciones motoras que un individuo ha realizado en algún momento de su vida y, por tanto, puede reconocer en otro individuo.

definir que el lado izquierdo se activa al codificar una acción en concreto, independientemente de la apariencia visual que cobre, ya que solo toma como referencia el significado biológico o contexto de esta acción, mientras que el lado derecho solo reconoce los aspectos visuales del estímulo recibido (Buccino et al., 2004). Por tanto, las neuronas espejo se activan en el hemisferio izquierdo durante el reconocimiento de acciones que estén dentro del repertorio motor del observador.

## **LAS NEURONAS ESPEJO Y LA EMPATÍA**

Las neuronas espejo son responsables de los reflejos imitativos que presentan los individuos, tanto recién nacidos como adultos. A su vez, son responsables de la capacidad empática de un individuo (Fuhrmann et al., 2014). Myowa (1996) estudió la imitación neonatal de gestos faciales en chimpancés, lo cual resulta un aspecto fundamental en el desarrollo de la habilidad social del individuo. En este estudio observó que los chimpancés bebés copiaban los gestos observados con la mayor equivalencia posible. Dedujo entonces que la imitación implica la detección de equivalencias motoras y el procesamiento intermodal<sup>5</sup> de la información motriz y visual (Myowa, 1996).

Sin embargo, la imitación neonatal va desapareciendo con la edad. Los individuos pierden el interés en los gestos estáticos, y comienzan a interesarse por gestos móviles, incluso, a mayor edad comienzan a interesarse por las relaciones sociales, lo que encubre las respuestas imitativas (Myowa, 1996). Esto coincide con las observaciones de Ferrari y colaboradores (2006) en el estudio de la imitación neonatal en *Macaca mulatta*, donde a su vez compararon los resultados con los obtenidos en estudios realizados en humanos y chimpancés. Los individuos de *Macaca mulatta* pierden antes el interés por los gestos estáticos (1<sup>a</sup>-2<sup>a</sup> semana), que los chimpancés (hasta la 12<sup>a</sup>-15<sup>a</sup> semana) y que los humanos (hasta el 2<sup>o</sup>-3<sup>o</sup> mes). Este periodo de duración de la imitación neonatal en las distintas especies coincide con el desarrollo cognitivo y motor de las distintas especies (Myowa et al., 1996, Ferrari et al., 2006).

Los experimentos de Ferrari (2006) mostraron ciertas discrepancias, pues no todos los individuos mostraban la misma imitación facial, a la vez que, no eran capaces de imitar

---

<sup>5</sup> Procesamiento de la información recibida desde distintas modalidades sensoriales que se da en otras regiones cerebrales.

todos los gestos. Se observó en este experimento como los individuos de *Macaca mulatta* realizaban otros gestos de mucha semejanza para imitar los que le habían sido presentados previamente, lo que se ha asociado al no reconocimiento del movimiento observado en su repertorio motor (Ferrari et al., 2006). Esto último permite afirmar que existe actividad de las neuronas espejo durante las respuestas imitativas de un individuo, ya que tal y como se expone en apartados anteriores, son activadas durante la observación de las acciones que tengan una correspondencia en el repertorio motor del individuo observador (Di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996). A su vez, frente a estas diferencias de resultados, se dedujo como causa la diferencia en el comportamiento animal, ya que los individuos de *Macaca mulatta* se encontraban expuestos a gestos humanos, siendo más complejos que los propios de la especie estudiada, lo cual pudo originar las diferencias, puesto que en otras actividades como la ingesta de comida sí son capaces de identificar la acción en el humano (Ferrari et al., 2006). En cualquier caso, ambos trabajos coinciden en la imitación neonatal como un mecanismo de relación intermodal<sup>6</sup>, donde la percepción y producción de actos en bebés primates y humanos pueden representarse dentro de un marco común, permitiendo procesar la información visual y motora obtenida, y realizar una respuesta motora acorde. A su vez, coinciden en la base de este mecanismo las neuronas espejo presentes en la corteza premotora y parietal (Myowa, 1996; Ferrari et al., 2006).

La imitación neonatal es un proceso clave en el individuo para su desarrollo cognitivo y social. Esta imitación neonatal de gestos estáticos suele preceder a las conductas prosociales en la edad adulta, en la que de manera inconsciente se mantienen gestos y acciones semejantes entre los miembros de un mismo grupo social, esto es, lo que los expertos definieron como efecto camaleón (Chartrand y Bargh, 1999). Durante experimentos basados en la descripción de imágenes con compañeros de interacción, lograron demostrar el mecanismo implicado en esta imitación: el mecanismo de percepción-conducta (ver anexo 1). La observación de un comportamiento en concreto implica una copia especular de lo mismo en el observador, por tanto, la percepción de una conducta implica comportarse de forma idéntica, de manera totalmente automática y pasiva, no intencional (Prinz, 1990; Chartrand y Bargh, 1999). Así, los mecanismos de percepción-conducta no solo subyacen al llamado “efecto camaleón” sino que

---

<sup>6</sup> Se refiere a la capacidad de las cortezas asociativas de interactuar, de manera que la información procedente de distintas modalidades sensoriales sea integrada, permitiendo la interpretación del entorno y la planificación y ejecución de actos mentales y conductas.

también subyacen a la comprensión empática en las interacciones sociales, de modo que a mayor capacidad de comprender las conductas ajenas mayor mimetismo mostrarán (Chartrand y Bargh, 1999), lo que provocará mayor agrado en el/los compañero/s de interacción. A su vez, las condiciones experimentales permitieron refutar la necesidad de familiaridad con los compañeros de interacción para la aparición del mimetismo.

Por tanto, las investigaciones de Chartrand y Bargh (1999) apuntaron las diferencias entre empatía cognitiva y empatía afectiva. La empatía se ha definido como la capacidad de entender y compartir los estados mentales y emocionales de otros (Christov-Moore et al., 2014; De Waal et al., 2017), y ha sido diferenciada entre: empatía cognitiva, empatía afectiva y empatía motora. Sendas tres deben interactuar para el correcto desarrollo prosocial del individuo (Christov-Moore et al., 2014).

La empatía cognitiva se describe como la comprensión de los estados mentales de los otros en términos de creencias, deseos y emociones o sentimientos, lo que puede diferir de los propios y conllevar a acciones concretas, producto de esos estados mentales; además se considera fundamental para el éxito en las relaciones interpersonales (Walker, 2005; Calero et al., 2013). En el estudio de la capacidad cognitiva de la empatía en individuos humanos de distintas franjas de edad se ha utilizado el término Teoría de la Mente (ToM) para hacer referencia a la empatía cognitiva. En estos estudios, además, se midió la actividad de distintas regiones corticales con sistemas de neuronas espejo, destacando la activación de estas neuronas presentes en la unión temporoparietal (TPJ) durante la comprensión e inferencia de los estados mentales de otros (Völlm et al., 2006; Schnell et al., 2010); la actividad espejo del STS involucrado en el entendimiento de la causalidad e intencionalidad de los agentes durante las tareas de ToM, ya que esta región cortical se asocia directamente con la percepción de los movimientos, de la dirección de la mirada y de la expresión facial (Völlm et al., 2006). Los lóbulos temporal superior e inferior (SPL y IPL) también muestran actividad espejo durante tareas de ToM, evocando antiguos recuerdos del observador, permitiendo así entender las creencias ajenas, en base a las experiencias propias, y tomar decisiones correctas. Por último, durante estas tareas, se observó actividad de neuronas espejo en la corteza prefrontal medial, siendo la región dorsolateral más activa durante los procesos de empatía cognitiva que la ventromedial, aunque también presenta actividad (Nummenmaa et al., 2008; Schnell et al., 2010); en concreto, la actividad espejo de la

mPFC se relaciona con la capacidad de percibir los pensamientos ajenos como propios (Völlm et al., 2006). Las primeras aplicaciones de estos estudios se realizaron en individuos de edades entre los 3 y 5 años, en los que se demostró la capacidad empática en niños, y la evolución de la misma al incrementar la edad. Observaron un desarrollo normal de la cognición, siendo capaces de comprender las creencias y deseos de otros a partir de los 4 años de edad. Si bien analizaron algunos factores antropológicos y observaron que la mayoría no tenían efectos significativos en la empatía cognitiva, otros como el número de hermanos aumentaba el número de perspectivas distintas en el niño, afectando positivamente a la comprensión de intencionalidad y la interrelación de pensamiento-conducta en niños menores (S. Walker, 2005). Estas evidencias fueron estudiadas por Calero y colaboradores (2013) en niños de 6 a 8 años de edad, demostrando el carácter progresivo y secuencial del desarrollo de ToM (Calero et al., 2013). Durante los estudios de ToM en niños se definieron diferencias en el comportamiento social según la actitud del menor (agresivo, prosocial o tímido) (S. Walker, 2005), las cuales fueron evidentes al comparar las actitudes tomadas por niñas y niños. Las niñas demostraron tener un carácter más conciliador frente a los problemas sociales mostrados, desarrollaron un comportamiento más prosocial, mientras que los niños resolvían los problemas con actitudes más groseras o agresivas (S. Walker, 2005), si bien estas últimas fueron más controladas en individuos de mayor edad, lo que se piensa puede ser por la aversión a la violencia de la sociedad. Además, estas diferencias de género fueron evidenciadas también para la comprensión de los estados mentales de otros (en términos de creencias, deseos y sentimientos) en las tareas acerca de ToM, siendo las niñas las que obtuvieron calificaciones significativamente mejores para las tareas (S. Walker, 2005; Calero et al., 2013). Esta marcada diferencia de género se ha sugerido que pueda deberse al efecto de las presiones sociales para que se ajusten a los estereotipos de género establecidos en la sociedad actual (Calero et al., 2013), sin embargo, otros autores propusieron otros factores como causa, tales como factores filogenéticos u ontogénicos y no solo los roles culturales, defendiendo una diferencia cuantitativa en la actividad de las redes de neuronas espejo en las regiones corticales implicadas en función del género, siendo mayor en las niñas (Christov-Moore et al., 2014). Además, experimentos basados en economía, donaciones y voluntariado ayudó a comprobar el efecto de los factores contextuales en las diferencias de género, siendo las mujeres más altruistas que los hombres, ya que en cuanto a economía las mujeres

tendían a hacer un reparto más equitativo o desigual, de manera que terminarían siendo la parte perjudicada, a la vez que fueron más propensas a ayudar a personas en desamparo. Mientras que los hombres son más sensibles a las modulaciones contextuales, por ejemplo, mostraban más altruismo si se trataba de una mujer (Christov-Moore et al., 2014).

Por otro lado, la empatía afectiva se define como la capacidad de adquirir las emociones de los otros, y responder adecuadamente (De Waal et al., 2017). Son varias las especies animales capaces de utilizar expresiones faciales emocionales de otros para guiar su propio comportamiento, por ejemplo, cuando se observa un dolor específico, el individuo que lo observa presenta sensaciones de dolor, que indican la cantidad de empatía (Christov-Moore et al., 2014). Los comportamientos de consolación frente a individuos víctimas de una agresión o a individuos con algún tipo de molestia o daño (generalizado en el reino animal) se relaciona con la capacidad empática del individuo (Christov-Moore et al., 2014).

Algunos experimentos han mostrado las regiones corticales implicadas en la percepción y adopción propia de ciertas emociones, tanto negativas como positivas, y la implicación de los sistemas espejo. Wicker y colaboradores (2003) experimentaron para comprender las bases neuronales de los sentimientos de disgusto (ver anexo 1). Se pudo determinar la actividad de áreas corticales tanto durante la experimentación propia del disgusto, como durante la observación de otro individuo experimentando sensaciones de disgusto (Wicker et al., 2003). Mediante la presentación de olores agradables y desagradables, o de la observación de secuencias de expresiones de disgusto o agrado frente a un olor, se determinaron las regiones corticales con actividad especular. La ínsula anterior, el giro frontal anterior y la corteza cingulada anterior presentaron una superposición de la actividad neuronal tanto para la percepción propia como para la observación de expresiones faciales ajenas y, por otro lado, la amígdala solo presentó actividad para la propia experiencia olfativa agradable o desagradable, sin embargo, no estuvo activa durante la observación de la experiencia ajena, lo que concuerda con las teorías anteriores que sugieren una disociación de las bases neuronales del reconocimiento del miedo (amígdala muy implicada) y del disgusto (Wicker et al., 2003). Sin embargo, en cuanto a las sensaciones de miedo, se ha visto implicada la amígdala en la inducción y experiencia del miedo (Bastiaansen et al., 2009), aunque

los últimos datos mostraron que la amígdala no presenta neuronas espejo activas durante las experiencias de miedo, de hecho, no está implicada en la producción de expresiones de miedo, ni en el reconocimiento del miedo (Mihov et al., 2013). Mientras que las mismas regiones corticales (ínsula anterior, giro frontal anterior y corteza cingulada anterior) con actividad especular durante las sensaciones de disgusto, son las mismas que se activan para otras como son miedo o dolor. Dentro de la definición de dolor se distingue entre dolor nociceptivo y dolor empático, siendo el primero la experimentación propia del dolor, y el segundo la capacidad de sentir el dolor ajeno como propio y tomar ciertas actitudes que acompañan a las sensaciones de dolor (Zaki et al., 2016). Se ha demostrado que los centros activos durante las expresiones de dolor son los mismos que se activan al observar el dolor ajeno, siendo estos: la corteza cingulada anterior, la ínsula anterior y el giro frontal inferior, sendos tres activos tanto en el dolor físico como emocional (Zaki et al., 2016; De Waal et al., 2017). A su vez, se ha demostrado cómo el propio dolor influye en cómo se procesa el dolor de los demás, por ejemplo, experimentos farmacológicos evidenciaron que la ingesta de analgésicos reducía el dolor somático propio del mismo modo que reducía el dolor empático (De Waal et al., 2017). Otras investigaciones con pacientes con insensibilidad congénita al dolor (CIP) han respaldado el modelo de percepción-acción, ya que mostraron la mayor dificultad de estos pacientes a sentirse preocupados por el estado de dolor de otro individuo dada la ausencia de una representación altamente relevante y elaborada del mismo estado desde la experiencia personal (De Waal et al., 2017), sin embargo, sí son capaces de demostrar cierta empatía al dolor, ya que la sensibilidad a ciertos dolores somáticos permanece intacta (ej. dolor de cabeza o migrañas).

El contagio emocional de emociones positivas también se ha estudiado. Krolak-Salmon y sus colaboradores (2006) investigaron la producción de la risa en un paciente con epilepsia refractaria, descubriendo la implicación de la corteza frontal izquierda en la producción de la risa, en concreto, del área motora presuplementaria (pre-SMA), que está involucrada en múltiples formas de expresión de los sentimientos asociados a la felicidad (Krolak-Salmon et al., 2006). Los experimentos de Warren (2006), basados en la presentación de estímulos auditivos de emociones positivas y negativas, corroboraron la actividad de la corteza frontal izquierda y del pre-SMA, no solo en la propia experimentación de emociones relacionadas con la felicidad y alegría, sino también en la observación de expresiones emocionales positivas, tales como una sonrisa o risa, de

manera que demostró a nivel neuronal la actividad especular de dicha región para la empatía afectiva durante emociones positivas (Warren et al., 2006). Curiosamente, también se han evidenciado diferencias entre géneros en la capacidad de detección de las emociones positivas y/o negativas. Si cierto es que se presentan diferencias individuales en las habilidades para identificar las emociones ajenas, en general, las mujeres fueron más precisas que los hombres durante el reconocimiento de expresiones de enfado o enojo y neutrales, mientras que los hombres fueron más precisos que las mujeres para detectar un lenguaje corporal feliz, lo que puede indicar que el reconocimiento de la emoción suele estar regulado por el sexo del objetivo (individuo observado) que, desde una perspectiva evolutiva, es consistente con los objetivos de apareamiento y prevención de amenaza, respectivamente (Christov-Moore et al., 2014). Sin embargo, estudios similares indicaron que las mujeres están más dispuestas a la comprensión de los estados emocionales de los demás, a la vez que determinaron que las mujeres utilizan un procesamiento global de las expresiones faciales (observar cara completa en vez de áreas concretas), por lo que no son afectadas si fueran sometidas a “cebos” de estados anímicos, al mismo tiempo que, frente a los hombres, las mujeres fijan más su atención en la zona ocular, lo que también podría estar relacionado con la ventaja femenina de la expresión facial y con su mejor habilidad empática (Christov-Moore et al., 2014).

Cabe destacar la importancia del cuidado materno/paterno durante las primeras etapas de vida del individuo para el desarrollo de sus habilidades empáticas y sociales (Christov-Moore et al., 2014; De Waal et al., 2017). Se ha observado que el comportamiento empático aparece especialmente fuerte en las especies con un cuidado parental prolongado, como mamíferos o algunas aves, en los que algunas especies presentan canales emocionales específicos para expresar vínculos sociales. Un apoyo a esta teoría puede ser la rápida mímica facial en bebés babuinos, que fueron mayores en aquellos con un vínculo materno-filial más fuerte. Además, en ciertas ocasiones se ha destacado la importancia de las relaciones afectivas (amigos o parientes) para un mayor contagio emocional, lo cual se ha evidenciado en trabajos recientes en humanos (Christov-Moore et al., 2014), siendo un ejemplo muy común el contagio del bostezo. Siguiendo con la importancia del cuidado parental en el desarrollo social del individuo, se ha observado que la comunicación de primates entre madre e hijo está basada en una combinación compleja de señales visuales, vocalizaciones y gestos, siendo un sistema

de comunicación facial particularmente adecuado para la expresión de emociones y para la exteriorización de los estados internos propios. Además, las interacciones cara a cara de madre e hijo son de suma importancia para evaluar la angustia del bebé y calmarla, y ayuda en términos de anticipar peligros. En resumen, durante estos primeros momentos compartidos, las madres brindan importantes herramientas sociales a los bebés, que serán fundamentales en su desarrollo cognitivo y social, ya que los menores utilizarán las reacciones emocionales observadas para evaluar su propia situación y responder con otra reacción emocional adecuada (Christov-Moore et al., 2014; De Waal et al., 2017).

En referencia a la empatía cognitiva y afectiva, algunos autores han distinguido entre sistematización y empatía, que definieron como: el primero, una unidad para analizar un sistema en términos de las reglas que lo gobiernan para predecir su comportamiento, y el segundo, un impulso para identificar los estados mentales de otros y responder adecuadamente (Takeuchi et al., 2013). Los experimentos para determinar el volumen de materia blanca (WMV), de las regiones corticales con sistemas de neuronas espejo, mostraron diferencia de género. Las mujeres presentaron una correlación positiva entre la empatía y WMV, y negativa entre la sistematización y WMV, mientras que en los hombres se da el caso contrario (Takeuchi et al., 2013), lo cual concuerda con los datos mencionados anteriormente sobre diferencia de géneros en cuanto a empatía, ya que las mujeres son más propensas a adoptar los estados internos ajenos como propios y actuar en consonancia, mientras que los hombres están más afectados por los aspectos contextuales (Christov-Moore et al., 2014).

Por tanto, a término de aclarar las regiones con mecanismo espejo implicadas en la empatía, resumimos que, en cuanto a la empatía emocional o afectiva las regiones con mecanismos espejos involucradas son: la ínsula anterior, corteza cingulada anterior, giro frontal inferior, corteza prefrontal ventromedial y el pre-SMA, mientras que, en la empatía cognitiva son: la corteza prefrontal dorsolateral y dorsomedial, el surco temporal superior, la unión temporoparietal y el lóbulo parietal (De Waal et al., 2017).

Como ya se ha mencionado, ambos tipos de empatía son necesarios para un correcto desarrollo prosocial del individuo. De hecho, ambas están involucradas de algún modo en la toma de decisiones frente a los distintos estímulos externos recibidos (Christov-Moore et al., 2014; De Waal et al., 2017). En la toma de decisiones participa un gran

número de regiones corticales, unos implicados en las emociones (corteza prefrontal ventromedial o amígdala) y otras en la memoria (corteza prefrontal dorsolateral o hipocampo). Gupta y colaboradores (2011) mediante tareas de recompensa y castigo midieron la capacidad de toma de decisiones adecuadas o perjudiciales teniendo en cuenta la mayor o menor activación de ciertas regiones corticales, en concreto de la amígdala y de la corteza prefrontal ventromedial. Consideraron la toma de decisiones como una combinación de sistemas impulsivos y reflexivos. La amígdala, como parte de un sistema impulsivo, desencadena respuestas emocionales automáticas para la información cognitiva compleja aprendida, mientras que la corteza prefrontal ventromedial, parte del sistema reflexivo, participa en la integración de la información, incluso de las respuestas impulsivas, controlando estos impulsos y permitiendo la búsqueda de objetivos a largo plazo para un uso ventajoso de dicha información, además, vincula los sistemas de memoria y emociones para analizar la decisión y evocar el estado somático adecuado asociado a la recompensa y/o castigo, tal y como indicaron los experimentos que tomaron como información cognitiva “ganar” o “perder” dinero (Gupta et al., 2011). Un individuo con un desarrollo amigdalal normal mostraría cierta aversión a la pérdida monetaria, mientras que pacientes con un daño en la amígdala toman decisiones arriesgadas, sin embargo, a pesar de no poder tomar la decisión más adecuada, sí son capaces de representar la información recibida y evocar recuerdos relacionados (corteza prefrontal ventromedial intacta). Por otro lado, se comprobó la bilateralidad en la actividad de ambas regiones comparando entre los distintos sexos, se descubrió que la amígdala derecha es más funcional en hombres y la izquierda en mujeres, asimetría que se puede asociar a los roles sociales según el género (Gupta et al., 2011). Conforme con los estudios mencionados de ToM, las mujeres son más propensas a desarrollar comportamientos prosociales (Walker, 2005; Christov-Moore et al., 2014; De Waal et al., 2017), lo cual se demostró en algunos experimentos basados en juegos económicos donde los intercambios monetarios se realizaban entre personas de distintos o mismo sexo, consciente o inconscientemente, ya que se observó en ellos como las mujeres dieron más cantidad de dinero, haciendo repartos más justos, incluso cuando no fueran equitativos, en comparación con los hombres que actuaron bajo estrategia, lo cual sugiere la mayor capacidad de sistematización de estos últimos, y mayor capacidad empática de la mujer (Takeuchi et al., 2013; Christov-Moore et al., 2014).

Por otro lado, las deficiencias en una toma de decisiones correcta puede estar afectada además por el estrés. Farid F. Youssef y colaboradores (2011) realizaron experimentos para determinar el efecto del estrés, midiendo a su vez la diferencia entre sexos (Youssef et al., 2011), tras lo que concluyeron que frente a situaciones de estrés las respuestas son menos útiles ante dilemas morales de alto conflicto, apoyando un aumento de la dificultad en la toma de decisiones en una mujer estresada que en un hombre estresado. Determinaron que frente a una situación de estrés agudo, la corteza prefrontal ventromedial (VMPC) se ve afectada, priorizando las decisiones del sistema emocional (respuesta autónoma de la amígdala) frente a las representaciones cognitivas de la VMPC, lo cual lleva a la toma de decisiones más egoístas y respuestas menos útiles frente a dilemas morales (Youssef et al., 2011). Quizá, este mayor efecto del estrés sobre la mujer que sobre el hombre, puede estar relacionado con su mayor capacidad de preocupación empática (Christov-Moore et al., 2014).

## **LAS NEURONAS ESPEJO Y TRASTORNOS ASOCIADOS**

La disfunción de los sistemas de neuronas espejo se ha relacionado con los déficits en la capacidad empática de algunos individuos con ciertas alteraciones, tales como trastorno del espectro autista (TEA) o psicopatías.

Hare (1991) describió los rasgos de la personalidad psicopática como la perturbación emocional (empatía y culpabilidad reducidas) y perturbación del comportamiento pronunciadas (conductas criminales y violentas) (Hare, 1991; Dolan et Fullam, 2004). En concordancia con lo expuesto anteriormente, la empatía puede definirse en dos términos distintos como son: empatía cognitiva o ToM y empatía afectiva. Los pacientes con trastornos psicopáticos responden positivamente a las tareas de ToM, sin embargo, no muestran ninguna empatía afectiva frente a otros individuos (Dolan et Fullam, 2004; Blair, 2005). Esto significa que los pacientes con trastornos psicopáticos son capaces de percibir e interpretar las emociones básicas como la felicidad o el enfado, a partir de las expresiones faciales de los otros, e incluso, pueden comportarse de manera altamente similar a las personas sanas. Sin embargo, los mismos pacientes presentan dificultad extrema en el reconocimiento de las expresiones relacionadas con el miedo y el asco o desagrado (Dolan et Fullam, 2004; Blair, 2005). A su vez, los hallazgos de Dolan (2004) demostraron que la falta de empatía afectiva se relaciona con

la incapacidad de mostrar preocupación por otro individuo en relación con las emociones y sentimientos inferidos (Dolan et Fullam, 2004). Por tanto, si bien son capaces de imitar las expresiones de otros individuos e identificar ciertas emociones, no son capaces de interiorizarlas y procesar respuestas autónomas emocionales adecuadas (Blair, 2005).

A nivel neuronal, los déficits de empatía encontrados en pacientes con psicopatías se relacionan con la deficiencia de actividad del sistema de neuronas espejo implicado en el reconocimiento de ciertas expresiones como disgusto o miedo, situado en la ínsula anterior o en la amígdala respectivamente, mientras que regiones con sistemas espejo implicados en el reconocimiento de otras emociones, como el enfado, se encuentran intactos (corteza prefrontal ventromedial - VMPC -) (Dolan et Fullam, 2004; Blair, 2005). En cuanto a la capacidad intacta de ToM de estos pacientes y a la presentación de actividades imitativas durante las interacciones interpersonales, se puede deducir que los sistemas de neuronas espejo presentes en las regiones temporoparietales (lóbulo temporal, corteza temporal superior, corteza parietal inferior), la corteza frontal inferior y en la corteza paracingulada se encuentran intactos (Blair, 2005; Fecteau et al., 2007). Un experimento que avala lo anteriormente expuesto, fueron las exposiciones a la observación de estímulos dolorosos en pacientes sanos y psicopáticos que mostraron la relación con la poca respuesta corticoespinal en la región estudiada (ínsula anterior y corteza cingulada) (Fecteau et al., 2007).

El trastorno del espectro autista (TEA) agrupa una serie de trastornos neuropsiquiátricos de aparición temprana durante el neurodesarrollo, entre los que se presentan niveles de desarrollo intelectual que varían en un rango muy amplio, a pesar de ello, se puede generalizar algunas características de pacientes con TEA como: encerrarse en sí mismos, mostrar alteraciones en la interacción y comunicación social, sufrir limitaciones en la capacidad para usar el lenguaje y presentar un interés restringido y obsesivo en un tema concreto, comportamientos repetitivos y estereotipados y una intolerancia extrema a cualquier cambio o a la frustración.

En cuanto a términos de empatía, se ha observado un déficit en la empatía motora y cognitiva (ToM) de pacientes con TEA (Baron-Cohen et al., 1985; Blair, 2005). En los experimentos de Baron-Cohen (1985) se demostró por vez primera la incapacidad de los

pacientes con autismo (un trastorno incluido dentro de TEA) de inferir las creencias y sentimientos de otros individuos, y de predecir el comportamiento de los mismos (Baron-Cohen et al., 1985). El descubrimiento de los sistemas de neuronas espejo permitió relacionar su disfunción con los rasgos de personalidad de los pacientes con TEA y la falta de empatía relacionada. Así, distintos trabajos han demostrado que pacientes con TEA muestran una actividad reducida en el sistema de neuronas espejo encontrado en el giro frontal inferior (parte de la corteza premotora) lo que puede explicar su incapacidad para asignar la intención de una acción o expresión ajena, una disfunción de las neuronas espejo presentes en la ínsula y en la corteza cingulada anterior, lo cual se relaciona con los síntomas de TEA tal como la ausencia de empatía, a la vez que presentan déficits en el giro angular, que tiene relación con la dificultad que presentan en el habla (Dapretto et al., 2005; Ramachandram et al., 2007; Hamilton et al., 2012). Sin embargo, hasta el momento, no se puede afirmar una falta de empatía afectiva o emocional en individuos con TEA, ya que se ha observado cómo tras sesiones repetidas de imitación estos pacientes son capaces de presentar respuestas afectivas y reconocer ciertas expresiones faciales, llegando a mostrar una mejora en las conductas sociales (Field et al., 2001).

## **CONCLUSIONES**

Tras lo expuesto en los apartados anteriores, se puede concluir los siguientes puntos acerca de las neuronas espejo:

- Las neuronas espejo están presentes tanto en humanos como en primates. Son neuronas motoras que se activan tanto durante la observación de actos motores ajenos como durante la ejecución propia de las mismas acciones.
- Las regiones que presentan neuronas espejo son: la corteza premotora, corteza motora primaria, área motora suplementaria, giro frontal inferior izquierdo, la corteza parietal inferior, parte posterior del área de Broca, ínsula, circunvolución anterior cingulada, surco temporal superior y corteza inferotemporal.
- Las neuronas espejo también se activan durante la comprensión de la intención de los actos motores ajenos.
- Las neuronas espejo muestran actividad durante la reproducción del sonido que se corresponde a una acción motora.

- Las neuronas espejo se activan en el giro frontal inferior y en el área de Broca durante la producción e interpretación de una acción comunicativa.
- La imitación no intencional se relaciona con la actividad de las neuronas espejo de la corteza premotora y de la corteza parietal, siendo imprescindible en el desarrollo social del individuo.
- Las regiones con neuronas espejo activas durante el desarrollo de la empatía cognitiva son: la corteza prefrontal dorsolateral y dorsomedial, el giro temporal superior, la unión temporo-parietal y el lóbulo parietal.
- Las regiones con neuronas espejo activas durante el desarrollo de la empatía afectiva son: la ínsula anterior, la corteza cingulada superior, el giro frontal inferior, la corteza prefrontal ventromedial y el pre-SMA.
- La ínsula anterior, la corteza cingulada superior y el giro frontal inferior presentan actividad solapada tanto en la observación de expresiones de disgusto como en la propia experiencia. Estas regiones también se activan durante las experiencias propias o ajenas de miedo o dolor.
- La corteza frontal izquierda y el pre-SMA se encuentran activos durante la experiencia propia y ajena de emociones positivas (felicidad y alegría).
- Existen diferencias de género en la capacidad empática, siendo el género femenino más propenso a mostrar empatía, lo cual puede deberse a un incremento en la actividad de las neuronas espejo de las regiones corticales implicadas.
- En la toma de decisiones están involucradas la amígdala y la corteza prefrontal ventromedial. Además, se implican los sistemas de memoria y emociones.
- Los pacientes con trastornos psicopáticos muestran empatía cognitiva pero no afectiva, lo cual se relaciona con un déficit en la actividad de las neuronas espejo situadas en la ínsula anterior y en la amígdala.
- Los pacientes de TEA no muestran signos de empatía motora ni cognitiva, lo que se puede relacionar con una actividad de neuronas espejo reducida en el giro frontal anterior, en la ínsula y en la corteza cingulada anterior.

## **CONCLUSIONS**

We can conclude from the stated in the aforementioned paragraphs the next points about mirror neurons:

- Mirror neurons are present both in humans and in primates. They are motor neurons which are activated both during the observation of another's motor actions and during the self-execution of the same acts.
- Regions which present mirror neurons are: premotor cortex, primary motor cortex, supplementary motor area, left inferior frontal gyrus, inferior parietal cortex, posterior part of Broca's area, insula, anterior cingulate gyrus, superior temporal sulcus and infer-temporal cortex.
- Mirror neurons are also activated during the understanding of the intention of another individual's motor action.
- Mirror neurons show activity while playing the sound and belonging to a motor action.
- Mirror neurons are activated in the inferior frontal gyrus and Broca's area during the language production and interpretation.
- Unintentional imitation is related with mirror neurons of premotor cortex and parietal cortex activity, being essential in the individual social development.
- Regions with mirror neurons activated during cognitive empathy development are: dorsomedial and dorsolateral prefrontal cortex, superior temporal gyrus, temporoparietal junction and parietal lobe.
- Regions with mirror neurons activated during affective empathy development are: anterior insula, anterior cingulate cortex, inferior frontal gyrus, ventromedial prefrontal cortex and pre-SMA.
- Anterior insula, superior cingulate cortex and inferior frontal gyrus present overlapped activity both in the observation of upsetting expressions and in the own experience. Also, these regions are activated with own and someone else's fear or pain experience.
- Left frontal cortex and pre-SMA are found activated during own the someone else's experience of positive emotions (happiness and joy).
- There exists difference of genre in the empathic capacity, being female genre more prone to show empathy, which can be due to a growth in the mirror neurons activity of the cortical regions involved.
- The amygdala and ventromedial prefrontal cortex are involved in the decision making process. Also, memory and emotional systems are implied.

- Patients with psychopathic disorders show cognitive empathy, but not affective, which is attributed to a lack of the mirror neurons placed in anterior insula and amygdala.
- ASD patients don't show signs of cognitive nor motor empathy, which can be associated with a reduced mirror neurons activity in the anterior frontal gyrus, insula and anterior cingulate cortex.

## ANEXO 1. TABLAS CON LA RELACIÓN DE EXPERIMENTOS Y SUS CONCLUSIONES

Autor y año	Material y Método	Objetivo	Conclusiones
<b>Lhermitte, 1986</b>	Pacientes con lesiones focales en córtex frontal.	Origen de la imitación de todos los movimientos del interlocutor.	Imitación continua por impedimento del lóbulo frontal para inhibir la actividad del lóbulo parietal.
<b>Di Pellegrino et al., 1992</b>	En monos, <i>Macaca nemestrina</i> .	Comprobar la actividad de neuronas motoras del área F5 en movimientos de la mano.	Se activan tanto para la ejecución propia como para la observación de una acción similar.
<b>Fadiga et al., 1995</b>	12 individuos humanos sanos.	Comprobar la actividad de corteza motora izquierda durante observación de agarre.	Se activaron las mismas neuronas en la ejecución y en la observación del agarre.
<b>Gallese et al., 1996</b>	2 monos, <i>Macaca nemestrina</i> .	Comprobar la actividad eléctrica de neuronas individuales en el agarre.	Hubo actividad neuronal en el área F5, área intraparietal inferior (AIP), área 7b, lóbulo frontal inferior y surco temporal superior (STS) durante ambas condiciones.
<b>Rizzolatti et al., 1996</b>	7 individuos humanos varones.	Comprobar la actividad de corteza inferotemporal izquierda y giro frontal inferior izquierda durante observación de agarre.	Sí hubo actividad en la observación, la misma que en la ejecución y nula en la observación solo del objeto.

<b>Iacoboni et al., 1999</b>	Humanos. Pacientes con lesiones en región parietal o frontal.	Detectar actividad neuronal durante la imitación.	La imitación implica la actividad de la corteza parietal anterior derecha y la corteza frontal inferior izquierda.
<b>Kohler et al., 2002</b>	Monos, <i>Macaca nemestrina</i> .	Actividad neuronal en área F5 al oír el sonido de una acción.	Se activan las mismas neuronas durante la observación, la ejecución y la audición de una acción.
<b>Buccino et al., 2004</b>	Individuos humanos sanos.	Actividad de las áreas corticales en movimientos de la boca (comunicativos o de mordida) de distintas especies (perro, mono y humano).	Corteza premotora y lóbulo parietal inferior activos durante observación de la mordida con pequeñas diferencias. Área de Broca activa para acción comunicativa, más cuanto mayor similitud.
<b>Iacoboni et al., 2005</b>	23 voluntarios humanos sanos.	Medir la actividad de los sistemas espejos al observar videos que mostraban la intención, la acción o el contexto.	Las neuronas espejo reconoce las acciones realizadas por otro individuo o por sí mismo y codifica la intención del agente de la acción; además codifican el potencial de acción de la actividad que seguiría a la observada.

Tabla 1. Experimentos sobre neuronas espejo y su participación en la observación y ejecución de movimientos manuales u orales.

<b>Autor y año</b>	<b>Material y Método</b>	<b>Objetivo</b>	<b>Conclusiones</b>
<b>Myowa, 1996</b>	Chimpancés.	Estudiar la imitación neonatal de los gestos faciales.	Respuesta imitativa hasta la semana 15. Completa corrección en los movimientos imitados.
<b>Ferrari et al., 2006</b>	Monos Rhesus, ( <i>Macaca mulatta</i> ).	Estudio de imitación neonatal según distintos estímulos visuales faciales.	Imitación disminuye con la edad. Día 14: no imitación. El neonato observa, identifica y ejecuta el gesto con gran precisión.
<b>Chartrand y Bargh, 1999</b>	Individuos humanos sanos.	Demostrar el mecanismo de percepción-conducta del mimetismo.	1) Actos motores observados son imitados. 2) Mimetismo facilita las relaciones sociales. 3) Mayor empatía cognitiva implica mayor frecuencia de mimetismo automático.

<b>Sue Walker, 2005</b>	Individuos humanos sanos. Edad de 3-5 años.	Diferencias de género en ToM.	Diferencias más notables con la edad. Niñas mayor habilidad y más propensas a desarrollar comportamientos prosociales.
<b>Calero et al., 2013</b>	Individuos humanos sanos. Edad entre 6 y 8 años.	Diferencias de género en ToM.	A mayor edad mayor capacidad. Niñas más hábiles.
<b>Wicker et al., 2003</b>	Individuos humanos sanos. Adultos.	Determinar la actividad de la ínsula durante el sentimiento y la observación de disgusto.	Ínsula anterior activa con estímulos desagradables. Ínsula posterior derecha con estímulos agradables. Amígdala con estímulos agradables y desagradables. Solo la ínsula anterior activa durante la observación de expresiones faciales de desagrado, y de agrado, la corteza cingulada anterior.
<b>Krolak-Salmon et al., 2006</b>	Individuo humano. Mujer con epilepsia refractaria.	Estudio de actividad en lóbulo frontal y temporal izquierdos, incluido pre-SMA.	La pre-SMA izquierda está involucrada en la representación múltiple de la felicidad. Actividad comunicativa espejo al percibir y producir expresiones de alegría.
<b>Warren et al., 2006</b>	Individuos humanos sanos.	Actividad frente a estímulos auditivos de emociones positivas y negativas.	Estímulo visual y auditivo emocional positivo activa pre-SMA y corteza frontal izquierda.
<b>Gupta et al., 2010</b>	Individuos humanos, sanos y con daño en la amígdala y/o en la VMPC.	Medida de la actividad de amígdala y VMPC, en la toma de decisiones.	Amígdala: sistema impulsivo. Desencadena respuestas emotivas automáticas a la información cognitiva. VMPC: sistema reflexivo. Procesa la información y toma una respuesta a largo plazo. Daño en amígdala: déficit en la toma de decisión, llevando a causar perjuicio en el propio individuo.
<b>Farid. F. Youssef et al., 2011</b>	Individuos humanos sanos inducidos a situación de estrés.	Efecto del estrés en la toma de decisiones.	Respuestas autónomas menos útiles en situación de estrés. VMPC afectada. Participación amígdala con respuesta emocional egoísta.

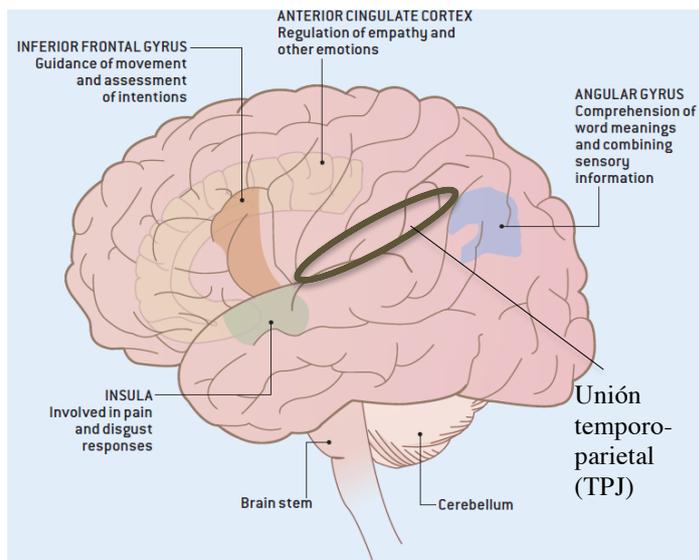
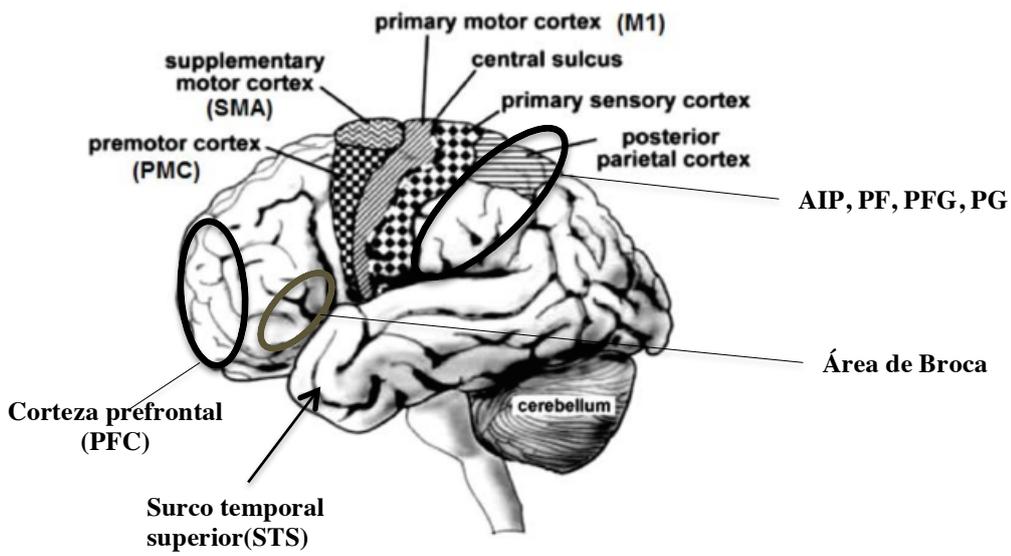
<b>Takeuchi et al., 2013</b>	Individuos humanos sanos, edad juvenil.	Estudio de las estructuras de materia blanca asociada a la empatía (identificar estados mentales, predecir comportamiento y responder con una emoción) y sistematización (analizar sistema en términos de reglas).	Mujeres: correlación positiva entre empatía y volumen de materia blanca (WMV), y negativa con la sistematización. Hombres: correlación negativa para la empatía y positiva para la sistematización.
------------------------------	---	--	---

Tabla 2. Experimentos sobre neuronas espejo en relación con el contagio emocional.

<b>Autor y año</b>	<b>Material y Método</b>	<b>Objetivos</b>	<b>Conclusiones</b>
<b>Dolan and Fullam, 2004</b>	Individuos humanos con desorden de personalidad antisocial, psicopáticos y no psicopáticos.	Pruebas de ToM en individuos con desórdenes de personalidad antisocial.	Las deficiencias en la habilidad mentalizadora de los sujetos con desorden de personalidad antisocial son mínimas. La mayoría de sujetos con psicopatías presentan sus habilidades de ToM intactas.
<b>Blair, 2005</b>	Individuos humanos con desórdenes psiquiátricos: TEA y psicopatías.	Determinar las habilidades empáticas de estas poblaciones.	Empatía motora y cognitiva: déficit total o parcial en TEA. Pacientes psicopáticos hábiles. Empatía afectiva: no clara dificultad en TEA. Pacientes psicopáticos con déficit total.
<b>Fectaeu et al., 2007</b>	Individuos humanos sanos. Alteración de corteza cingulada e ínsula anterior.	Comprobar la sensibilidad al dolor de los individuos psicopáticos.	Menos potenciales motores evocados (MEP) frente a estímulos de dolor. Evidencia de que no son capaces de sentir dolor empático.
<b>Baron-Cohen, 1985</b>	Individuos humanos, menores, pacientes de TEA.	Valorar la capacidad empática cognitiva de niños con TEA.	Pacientes con TEA presentan limitaciones, totales o parciales, en la tarea de ToM. Actividad reducida o nula en: Corteza prefrontal medial, unión temporo-parietal y lóbulos temporales.
<b>T. Field et al., 2001</b>	Individuos humanos, niños con TEA.	Explorar el efecto de sesiones de imitación repetida.	Las sesiones de imitación repetidas con adultos son útiles. Incrementan la frecuencia de imitación y mejoran las conductas sociales de pacientes de TEA.

Tabla 3. Experimentos en relación con patologías asociadas al sistema espejo (TEA y psicopatías).

## ANEXO 2. ESQUEMA DE LAS REGIONES CORTICALES



## BIBLIOGRAFÍA

1. Lhermitte, F. MD, Pillon, B. PhD, Serdaru, M. MD, 1986. Human autonomy and the frontal lobes. Part I: imitation and utilization behaviour: a neuropsychological study of 75 patients. *Ann Neurol* **19**:326-334.
2. di Pellegrino, G. Fadiga, L. Fogassi, L. Gallese, V. Rizzolatti, G. 1992. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research* **91**: 176-180.
3. Fadiga, L. Fogassi, L. Pavesi, G. Rizzolatti, G. 1995. Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology* **73**: 2608-2611.
4. Myowa, M. 1996. Imitation of facial gestures by an infant chimpanzee. *Primates* **37(2)**: 207-213.
5. Gallese, V. Fadiga, L. Fogassi, L. Rizzolatti, G. 1996. Action recognition in the premotor cortex. *Brain* **119**: 593-609.
6. Rizzolatti, G. Fadiga, L. Matelli, M. Bettinardi, V. Paulesu E. et al. 1996. Localization of grasp representations in humans by PET: 1. Observation versus execution. *Experimental Brain Research* **111**: 246-252.
7. Iacoboni, M. Woods, R. P. Brass, M. Beckering, H. Mazziotta J. C. et al. 1999. Cortical mechanisms of human imitation. *Science* **286**: 2526-2528.
8. Kohler, E. Keysers, C. Umiltà, M. A. Fogassi, L. Gallese V. et al. 2002. Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science* **297**: 846-848.
9. Buccino, G. Lui, F. Canessa, N. Patteri, I. Lagravinese, G. et al. 2004. Neural Circuits Involved in the recognition of actions performed by nonconspicuous: an fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience* **16.1**:114-126.
10. Iacoboni, M. Molnar-Szakacs, I. Gallese, V. Buccino, G. Mazziotta, J. C. et al. 2005. Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *PLoS Biology* **3**:529-535.
11. Ferrari, P. F. Visalberghi, E. Paukner, A. Fogassi, L. Ruggiero, A. et al. 2006. Neonatal imitation in rhesus macaques. *PLoS Biology* **4**: 1501-1508.
12. Calero, C. Salles, A. Semelman, M. Sigman, M. 2013. Age and gender dependent development of theory of mind in 6- to 8-years old children. *Frontiers in Human Neuroscience* **7:281**: 1-7.
13. Ferrari, P. F. Rizzolatti, G. 2014. Mirror neuron research: the past and the future. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences* **369**: 20130169.
14. Chartrand T. L. and Bargh, J. A. 1999. The chameleon effect: the perception-behavior link and social interaction. *Journal of Personality and Social Psychology* **76: 5**, 893-910.
15. Wicker, B. Keysers, C. Plailly, J. Royet, J. P. Gallese, V. et al. 2003. Both of us disgusted in my insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron* **40**: 655-664.
16. Krolak-Salmon, P. Hénaff, M. A. Vighetto, A. Bauchet, F. Bertrand, O. et al. 2006. Experiencing and detecting happiness in humans: the role of supplementary motor area. *American neurological association* **59**: 196-199.
17. Walker, S. 2005. Gender differences in the relationship between young children's peer-related social competence and individual differences in theory of mind. *Journal of Genetic Psychology* **166:3**: 297-312.
18. Warren, J. E. Sauter, D. A. Eisner, F. Wiland, J. Dresner, M. A. et al. 2006. Positive emotions preferentially engage an auditory-motor "mirror" system. *The Journal of Neuroscience* **26(50)**: 13067-13075.
19. Gupta, R. Kosciak, T. R. Bechara, A. Tranel, D. 2010. The amygdala and decision-making. *Neuropsychologia* **49**: 760-766
20. Youssef, F. F. Dookeram, K. Basdeo, V. Francis, E. Doman, M. et al. 2011. Stress alters personal moral decision making. *Psychoneuroendocrinology* **37**: 491-498.
21. Takeuchi, H. Taki, Y. Thyreau, B. Sassa, Y. Hashizume, H. et al. 2013. White matter structures associated with empathizing and systemizing in young adults. *Neuroimage* **77**: 222-236.
22. Christov-Moore, L. Simpson, E. A. Coudé, G. Grigaityte, K. Iacoboni, M. et al. 2014. Empathy: gender effects in brain and behavior. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* **46 (4)**: 604-627.
23. Zaki, J. Wager, Tor D. Singer, T. Keysers, C. Gazzola, V. 2016. The anatomy of suffering: understanding the relationship between nociceptive and empathic pain. *Trends in Cognitive Science* **20 (4)**: 249-259.
24. De Waal, F. B. M. Preston, S. D. 2017. Mammalian empathy: behavioural manifestations and neural basis. *Nature Reviews Neuroscience* **18**: 498-509.
25. Dolan, M. Fullam, R. 2004. Theory of mind and mentalizing ability in antisocial personality disorders with and without psychopathy. *Psychological Medicine* **34**: 1093-1102.

26. Blair, R. J. R. 2005. Responding to the emotions of others: dissociating forms of empathy through the study of typical and psychiatric populations. *Consciousness and Cognition* **14**: 698-718.
27. Fecteau, S. Pascual-Leone, A. Théoret, H. 2007. Psychopathy and the mirror neuron system: preliminary findings from a non-psychiatric sample. *Psychiatry Research* **160**: 137-144.
28. Ramachandram, V. S. Oberman, L. M. 2006. Broken mirrors: a theory of autism. *Scientific American* **195**: 63-69.
29. Hamilton, A. F. 2012. Reflecting on the mirror neuron system in autism: a systematic review of current theories. *Developmental Cognitive Neuroscience* **3**: 91-105.
30. Baron-Chen, S. Leslie, M. A., Frith, U. 1985. Does the autistic child have a "theory of mind"? *Cognition* **21**: 37-46.
31. Field, T. Field, T. Sanders, C. Nadel, J. 2001. Children with autism display more social behaviors after repeated imitation sessions. *Sage Journals* **5(3)**: 317-323.
32. Bastiaansen, J. Thioux, M. y Keysers, C. 2009. Evidence for mirror systems in emotions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B Biological Sciences*, **364**: 2391-2404.
33. Mihov, Y. Kendrick, K. Becker, B. Zschernack, J. Reich, H. et al., 2013. Mirroring fear in the absence of a functional amygdala. *Biological Psychiatry*, **73**: e9-e11.
34. Sallés, L., Gironès, X., Lafuente, J.V. 2013. The motor organization of cerebral cortex and the role of the mirror neuron system. Clinical impact for rehabilitation. Elsevier, *Medicina Clínica*. **144 (1)**:30-34.
35. Marshall, J. 2014. Mirror neurons. *PNAS*. **111(18)**:6531.
36. Yorio, A. A. 2010. El sistema de neuronas espejo: evidencias fisiológicas e hipótesis funcionales. *Revista Argentina Neurociencias*. **24**: S33-S37.
37. Kraskov, A., Philipp, R., Waldert, S., Vigneswaran, G., Quallo, M. M., et al. 2014. Corticospinal mirror neurons. *Phil. Trans. R. Soc. B* **369**: 2013.0174.
38. Rizzolatti, G., Fogassi, L. 2014. The mirror mechanism: recent findings and perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. B* **369**: 20130420.
39. Nummenmaa, L., Hirvonen, J., Parkkola, R. & Hietanen, J. K. 2008. Is emotional contagion special? An fMRI study on neural systems for affective and cognitive empathy. *Neuroimage* **43**, 571–580.
40. Schnell, K., Bluschke, S., Konradt, B. & Walter, H. 2011. Functional relations of empathy and mentalizing: an fMRI study on the neural basis of cognitive empathy. *Neuroimage* **54**: 1743–1754.
41. Völlm, B. A., Taylor, A.N.W., Richardson, P., Corcoran, R., Stirling, J. et al. 2006. Neuronal correlates of theory of mind and empathy: a functional magnetic resonance imaging study in a nonverbal task. *Neuroimage* **29**: 90–98.
42. Hare, R. D. 1991. *The Hare Psychopathy Checklist – Revised*. Multi-Health Systems: Toronto.
43. Fuhrmann, D., Ravignani, A., Marshall-Pescini, S., Whiten, A. 2014. Synchrony and motor mimicking in chimpanzee observational learning. *Nature* **4**: 5283.
44. Dapretto, M., Davies, M. S., Pfeifer, J. H., Scott, A. A., Sigman, M., et al. 2005. Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nature Neuroscience* **9**: 28-30.

