

Aproximación histórica al sistema de Neuronas Espejo

Leonardo Palacios-Sánchez¹ , Inés Botía² , Ximena Palacios-Espinosa³ 

¹ Profesor titular de Neurología, integrante del Centro de Investigación Neurovitae y del Grupo de Investigación en Neurociencias (NeURos), Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia.

² Psicóloga, Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia.

³ Profesora titular programa de Psicología, Grupo de investigación Individuo, Familia y Sociedad (IFS), Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia.

INFORMACIÓN ARTÍCULO

Palabras clave

Empatía;
Historia;
Neurociencias;
Neuronas Espejo

Recibido: mayo 26 de 2023

Aceptado: abril 25 de 2024

Correspondencia:

Leonardo Palacios-Sánchez;
leonardo.palacios@urosario.edu.co

Cómo citar: Palacios-Sánchez L, Botía I, Palacios-Espinosa X. Aproximación histórica al sistema de Neuronas Espejo. *Iatreia* [Internet]. 2025 Ene-Mar;38(1):181-191. <https://doi.org/10.17533/udea.iatreia.291>



Copyright: © 2025
Universidad de Antioquia.

RESUMEN

Introducción: tres décadas después del descubrimiento de las neuronas espejo (NE) se mantiene el interés por comprender su funcionamiento como sistema y se consolida su impacto en la neurociencia, la biología, la medicina y la psicología. Los avances en la investigación del mecanismo del espejo han permitido nuevas formas de pensar en cómo se generan acciones propias y se interpretan las de otras personas.

Objetivos: revisar los antecedentes históricos del sistema de NE desde su descubrimiento hasta la actualidad.

Métodos: se realizó una revisión de literatura científica publicada en bases de datos, a partir del descubrimiento de las NE en 1992 hasta 2023.

Resultados: los hallazgos de las funciones de las NE han permitido comprender tanto aspectos positivos de las relaciones humanas y no humanas como algunas alteraciones de salud mental.

Conclusiones: investigaciones en este campo podrían ser prometedoras para el desarrollo de conductas prosociales que promuevan la convivencia saludable en diferentes escenarios. El entusiasmo inicial que se manifestó con el hallazgo de las NE se ha venido matizando progresivamente dando lugar a una perspectiva funcional, neurocientífica, que requiere de mayor evidencia sobre su utilidad terapéutica y su aplicabilidad en áreas del conocimiento diferentes a las ciencias de la salud.

A Historical Approach to the Mirror Neuron System

Leonardo Palacios-Sánchez¹ , Inés Botía² , Ximena Palacios-Espinosa³ 

¹ Full Professor of Neurology, member of the Neurovitae Research Center and the Neuroscience Research Group (NeURos), Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia.

² Psychologist, Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia.

³ Professor of Psychology, Individual, Family and Society (IFS) research group, Universidad del Rosario, Bogotá, Colombia.

ARTICLE INFORMATION

Keywords

Empathy;
History;
Mirror Neurons;
Neurosciences

Received: May 26, 2023

Accepted: April 25, 2024

Correspondence:

Leonardo Palacios-Sánchez;
leonardo.palacios@urosario.edu.co

How to cite: Palacios-Sánchez L, Botía I, Palacios-Espinosa X. A Historical Approach to the Mirror Neuron System. *Iatreia* [Internet]. 2025 Jan-Mar;38(1):181-191. <https://doi.org/10.17533/udea.iatreia.291>



Copyright: © 2025
Universidad de Antioquia.

ABSTRACT

Introduction: Three decades after the discovery of mirror neurons (MN), interest in understanding their function as a system persists, and their impact on neuroscience, biology, medicine, and psychology continues to consolidate. Advances in mirror mechanism research have allowed for new ways of thinking about how one's own actions are generated and how those of others are interpreted.

Objectives: To review the historical background of the MN system from its discovery to the present.

Methods: A review of scientific literature published in databases was conducted, spanning from the discovery of MN in 1992 to 2023.

Results: Findings on MN functions have led to understanding both positive aspects of human and non-human relationships, as well as certain mental health disorders.

Conclusions: Research in this field could be promising for the development of prosocial behaviors that promote healthy coexistence in various settings. The initial enthusiasm manifested with the discovery of MN has been progressively nuanced, giving rise to a functional, neuroscientific perspective that requires more evidence on its therapeutic utility and applicability in areas of knowledge beyond health sciences.

INTRODUCCIÓN

Las neuronas espejo (NE) fueron descubiertas en la década de los años noventa del siglo XX, por el grupo de investigación dirigido por el profesor Giacomo Rizzolatti en la Universidad de Parma. Desde entonces, han sido numerosos los estudios relacionados con sus funciones y efectos sobre la conducta (1). Algunos consideran que es un aporte que puede cambiar sustancialmente el curso de la neurociencia. Otros reconocen su valor, pero consideran que es necesario matizar los alcances del hallazgo. El objetivo de este artículo fue revisar los antecedentes históricos del sistema de NE desde su descubrimiento hasta la actualidad.

Descubrimientos de las NE

En 1992, Giuseppe di Pellegrino *et al.* (1) de la Universidad de Parma en Italia publicaron un artículo en la revista *Experimental Brain Research* en el que describían cómo neuronas del área rostral inferior de la corteza motora en monos presentaban descargas mientras estos ejecutaban una actividad motora con a mano dirigida a un objetivo, como agarrar, sujetar o rasgar. Informaron, asimismo, que dichas neuronas también se activaban cuando los monos observaban movimientos similares pero realizados por los experimentadores.

En 1996, Giacomo Rizzolatti (1937-), líder del Grupo de Neurociencia de la Universidad de Parma (Italia), publicó, junto con Gallese *et al.* (2) un artículo en la revista *Brain* titulado "Action Recognition in the Premotor Cortex" (en español, Reconocimiento de acción en la corteza premotora). Los investigadores recogieron registros de 532 neuronas del área F5 (frontal 5) en dos macacos. Había células en esa zona que se excitaban cuando los monos agarraban objetos y cuando observaban que el experimentador ejecutaba las mismas acciones. Los autores denominaron a estas células *neuronas espejo*. En la mayoría de las NE (92%) había una relación clara entre la acción que visualizaban, a la cual respondían, y la respuesta motora que codificaban. Estos autores concluyeron que las NE forman un sistema que permite emparejar la observación y la ejecución de acciones motoras, y que en humanos (2) y en aves (3) existe un sistema similar.

Ellos, previamente, habían realizado experimentos con seres humanos y una revisión bibliográfica al respecto. Un estudio de estimulación magnética transcraneal mostró que, en seres humanos, cuando se observaba la acción de agarrar un objeto, aumentaba la excitabilidad motora relacionada con la mano. En un estudio de 1995, Rizzolatti *et al.* (2) emplearon esa técnica de aplicación de campos magnéticos para despertar la actividad neural en regiones de la corteza motora primaria que controlan el brazo y la mano. El estudio mostró que los potenciales evocados motores, cuando las personas observaban la acción de sujeción realizada por otros, eran mayores que cuando observaban solo los objetos (4). Dichos mecanismos, aparentemente simples, observados para ese entonces en primates no humanos y en humanos, llevó a Rizzolatti *et al.* (5) a considerar el sistema de NE como un principio básico de la función cerebral.

Impacto y desarrollo del descubrimiento de las NE

El descubrimiento de las NE suscitó un enorme interés en la comunidad científica, lo que generó afirmaciones como la expresada por Vilayanur Ramachandran (6), director del Center for Brain and Cognition y profesor distinguido de la Universidad de California en San Diego, en el año 2000: «El descubrimiento de las NE hará por la psicología lo que el ADN por la biología». El hallazgo del mecanismo del espejo ha cambiado el análisis de cómo los individuos entienden las acciones, las intenciones y las emociones (7). Los estudios de las NE han brindado una nueva perspectiva sobre cómo se generan las propias acciones y cómo se interpretan las de los demás (8). Algunos autores

como Kilner *et al.* (8) precisaron que el descubrimiento e impacto de las NE debían ser considerados con mayor cautela.

Bonini *et al.* (4) reportaron que en un análisis de los cinco artículos más citados (disponibles en PubMed) sobre NE en monos se presentaron como enfoques emergentes de las NE cognición social y no social, lenguaje, percepción, acción motora y emoción. Estos autores resaltan que la escasa investigación en primates no humanos ha sido determinante para impulsar investigación en población humana sana, enferma y para desarrollar estudios teóricos. En los estudios realizados en seres humanos se emplearon, en particular, técnicas no invasivas para validar predicciones de experimentos realizados en animales o para explorar algunos dominios, como la imitación, el lenguaje, el deporte y la estética (4).

Funciones de las NE

Tras años de debate, se ha llegado a un acuerdo básico sobre sus funciones en términos de percepción de actividad motora, discriminación del habla humana y respuestas imitativas. Una tendencia actual en investigación es determinar qué características de las acciones observadas se procesan específicamente por el sistema motor del observador y por qué. Asimismo, hay quienes consideran que el sistema de NE podría ser un subproducto de otros mecanismos neurofisiológicos básicos, como el aprendizaje asociativo motor pavloviano (4). Con base en los estudios pioneros sobre el tema (1), las características de las NE son (4):

- 1) Responden selectivamente a acciones ejecutadas por otros.
- 2) Se activan durante la ejecución de la acción en la oscuridad.
- 3) Muestran una correlación clara entre sus respuestas visuales y motoras, con estricta correspondencia entre el tipo de acción codificada visual y motrizmente (por ejemplo, agarrar) y la forma como la acción se realiza (por ejemplo, agarre de precisión).

Existe una controversia sobre el origen ontológico de las NE, es decir, si son innatas o forjadas por mecanismos de aprendizaje. Mientras no exista evidencia sobre una sola NE en las primeras etapas del desarrollo, el debate sigue abierto. La imitación neonatal, es decir, la capacidad del recién nacido para imitar gestos faciales, ha sido objeto de acalorados debates, pues se ha considerado como un mecanismo de NE innato (9). No obstante, es innegable que la experiencia sensoriomotora temprana tiene un papel instrumental en la sincronización de las estructuras cerebrales relacionadas con uno mismo en lo que respecta al comportamiento con los demás, incluso en el período antenatal. Lo anterior hace difícil que cualquier evidencia experimental directa resuelva este problema de manera conclusiva (10, 11).

Aceptando la homología hipotética entre las NE audiovocales en aves y las NE en mamíferos, se puede llegar a la conclusión de que la posibilidad de reorganizar información sobre las relaciones con otros en sustratos neuronales relacionados con uno mismo es un proceso genéticamente canalizado y que se orienta durante la ontogenia (4). Continuando con dicha hipótesis, existe una especie de monos que poseen una variante genética asociada a diferentes trastornos neuropsiquiátricos en humanos. En estos animales presentan se evidencia una ausencia de neuronas en la región frontal medial. Al compararlos con sujetos control, estos poseen abundancia de neuronas en dicha zona. Lo más particular de la observación es que aquellos, que tienen la variante con ausencia de neuronas en esa región, no presentan deterioro del aprendizaje asociativo, lo que apoya la opinión de que la plasticidad sensoriomotora puede dar lugar a una arquitectura anatomofuncional impulsada genéticamente (12).

Estudios recientes han demostrado que la congruencia entre la selectividad visual y motora de la descarga de las NE es una propiedad que surge principalmente de las poblaciones neuronales más que de la actividad de neuronas individuales (13, 14). En las últimas dos décadas, los estudios anatomofuncionales indican que las NE forman redes cerebrales parcialmente distintas para acciones corporales y visceromotoras, pues se produce una representación neuronal multifacética y altamente plástica de las emociones y acciones de otros individuos (4).

Ubicación de las NE

Además de la región frontal, hasta la fecha se han encontrado otras neuronas localizadas en diferentes áreas del cerebro que codifican no sólo las acciones observadas, sino también emociones, ubicaciones espaciales, decisiones o elecciones, recompensas, enfoque de la atención y creencias (15,16). Las áreas donde se han identificado NE en macacos y en humanos se dividen en dos: aquellas que se activan ante actividad sensoriomotora y aquellas que descargan ante situaciones emocionales conformando la red emocional (15,17,18).

Las NE que se activan ante actividad sensoriomotora están ubicadas en: corteza premotora frontal, corteza primaria motora, lóbulo parietal inferior, área intraparietal interior, área premotora dorsal, corteza premotora mesial, corteza prefrontal y corteza somatosensorial secundaria (15,17,18). Las NE que se activan ante actividad emocional están ubicadas en la corteza cingulada anterior (CCA), la amígdala y la ínsula. Hay evidencia adicional de que, en humanos, además de las anteriores, los ganglios basales y el cerebelo (19) juegan un papel en este proceso (20, 21).

Con relación a las neuronas ubicadas en la CCA de las ratas, se ha podido establecer que codifican el dolor infligido a otros, pero no responden a un sonido condicionado por el miedo (22, 23). Mientras que en monos, las neuronas de la CCA codifican cuando hay entrega de una recompensa para uno mismo, para un compañero o para ambos, pero cuando esta área se lesiona, la preferencia prosocial se reduce y la adquisición de nuevas preferencias prosociales se ve afectada (24).

NE y trastorno del espectro autista

El trastorno del espectro autista (TEA) es un síndrome heterogéneo caracterizado por el deterioro de las habilidades sociales, la reducción de la comunicación verbal y no verbal, la repetición de conductas, y un déficit en los dominios afectivos y en el comportamiento emocional (4,12,25). A partir del año 2000 se planteó la posibilidad de que algunas de las manifestaciones clínicas de esta condición pudiesen estar relacionadas con un trastorno en el sistema de NE (26).

Con el uso de electroencefalogramas se hicieron observaciones sobre niños con TEA y controles sanos durante la ejecución y observación de actividades motoras. Los niños sanos presentaron supresión del ritmo *Mu*, situación descrita tiempo atrás. Los niños con TEA no presentaron dicha supresión (27). Uno de los estudios que aportó mayor evidencia sobre NE en niños con TEA provino de análisis de imágenes por resonancia magnética funcional (RMf). Niños con autismo de alto rendimiento fueron comparados con niños sanos mientras observaban e imitaban expresiones faciales. Los niños afectados por TEA presentaron una activación mucho menor en el giro frontal inferior que aquellos sin este trastorno (28). En estos menores, durante la observación de una acción motora de otro individuo, puede no activarse el sistema de espejos, esto se relaciona con la dificultad de comprensión inmediata y experimental de las intenciones de otras personas (7).

Se ha demostrado que estos niños pueden tener dificultades cognitivas que les impidan llevar a cabo una planeación efectiva (29, 30), lo que se ha relacionado directamente con la memoria verbal.

Sin embargo, es importante considerar que la habilidad de planeación y otras funciones cognitivas se pueden desarrollar por medio del aprendizaje vicario, al observar los comportamientos de otros y copiarlos (31). Este tipo de observaciones apoyan el concepto de que los niños con TEA procesan las acciones realizadas por otros de una manera diferente a quienes no tienen esta condición, y una de las posibles explicaciones es que presentan una disfunción en el sistema de NE, lo cual llegó a denominarse *teoría del espejo roto* (6).

Las investigaciones sobre la actividad cerebral de NE en personas con TEA, en comparación con personas neurotípicas, sigue siendo tanto diversa y continúa como una incógnita sin resolver. Diversos estudios han sugerido que las personas con autismo tienen una actividad anormal en las áreas cerebrales de NE, o que puede existir una disfunción global del sistema de espejos. Sin embargo, se han debatido las metodologías usadas y se han señalado diversos fallos en la replicación de algunos de estos estudios. Asimismo, se ha encontrado que las personas con autismo muestran una imitación automática intacta y a veces exagerada (32).

NE y empatía

En la primera década de este milenio fue exponencial el crecimiento en las publicaciones científicas y de divulgación sobre NE, estas células con funciones extraordinarias que ofrecieron novedosas explicaciones sobre la comprensión y la producción del lenguaje, la empatía, así como sobre los TEA, el trastorno de estrés postraumático (TEPT), la esquizofrenia, la alexitimia, entre otros (32). Para una especie social como la humana, en la que el intercambio con otros es esencial (33), que tiene la capacidad de mimetismo más perfeccionada, omnipresente y automática del reino animal (34), el descubrimiento de las NE representó un hito de trascendente relevancia al destacarse su papel en la empatía y la comprensión social hace cerca de dos décadas.

Para entonces, se reveló que la empatía era resultado de una estimulación neuronal automática (33). Si bien Gallese (35) describió las NE como 'la base neuronal de la empatía', parece haber otros mecanismos neuronales asociados con esta (36) (p. ej., el sistema de NE, el sistema límbico y la ínsula) (34,37). Se ha reconocido que esta respuesta es el resultado de la simulación de los estados mentales de otras personas, pero sigue habiendo poca claridad y evidencia de los posibles mecanismos evolutivos, neuronales y funcionales que asociarían la empatía con la imitación (34).

Las hipótesis sobre las funciones de la NE han sido diversas. Desde la idea de una adaptación genética evolutiva, con propósitos sociocognitivos, que contribuye a comprender la acción (38), la selección de estas neuronas porque privilegian la intersubjetividad (34) y ofrecen la ventaja adaptativa de comprender los sentimientos y los estados mentales de otros, condición esencial del comportamiento social humano (34). Otras hipótesis proponen que las funciones de las NE son el resultado del aprendizaje asociativo durante el desarrollo individual y que no tienen propósitos evolutivos (38). Es bien conocido que el ser humano desarrolla su capacidad de interactuar y compartir con sus congéneres durante la primera infancia (33) siendo sensible a la experiencia sensoriomotora (38). Esta establecería su disposición específica, que respalda la hipótesis del aprendizaje asociativo, en tanto las NE no codifican continuamente metas de acción; sus propiedades las hacen sensibles a las contingencias y al contexto; y cambian radicalmente con entrenamiento sensoriomotor (38). En el desarrollo humano, las NE pueden ser elementos clave que faciliten tanto la imitación temprana de acciones, como el desarrollo del lenguaje, de las funciones ejecutivas y de la teoría de la mente (31,39). Las NE contribuyen a mejorar la capacidad de comunicación (40) porque permiten un mejor entendimiento del emisor del mensaje y sus intenciones (41). Además, gracias a ellas, la empatía se pone en práctica mediante la simulación de los estados mentales de otras personas (34).

Al parecer, modelos psicológicos de imitación explicarían la fuerte asociación entre percepción y acción, con respaldo de la duplicación neural (34). Asimismo, recientemente, un enfoque explicativo de simulación sobre la empatía, basado en que los seres humanos conciben al otro como similar a sí mismos y comprensible en función de sus propias experiencias, argumenta que al ver o imaginar experiencias de otros, se activan recuerdos propios de situaciones similares que desencadenan una experiencia psicológica compartida (42). Si se logran experimentar los estados mentales de otra persona, es posible que se entiendan las razones de su forma de actuar (43).

En diversos estudios se ha encontrado que la corteza cingulada y la ínsula se activan cuando se experimentan emociones propias y cuando se observan en otros, lo que puede sugerir que estén mediadas por el mismo mecanismo neural (7). Se ha encontrado que neuronas de la CCA se activan cuando una persona experimenta dolor, y también cuando alguien está observando a otro tener esa experiencia (40,44). Algo similar se ha encontrado en la respuesta al asco (41).

El auge en las publicaciones científicas alcanzó las mayores cifras en 2013. Desde entonces, se evidencia una disminución franca y progresiva de las mismas. Hoy se conoce que las NE ciertamente contribuyen muy levemente en los complejos sistemas de interacción humanos, pero no pueden actuar de manera independiente e individual y, aún menos, dominar estos sistemas. Sin embargo, constituyen un sistema complejo —influido por la experiencia sensoriomotora— y prometedor en la comprensión de: mecanismos neurocognitivos transculturales; bases biológicas de la imitación; percepción del habla y categorización de movimientos (32,37). Asimismo, recientemente, se ha demostrado la participación de las NE en conductas como la prosocial, aunque aún es poco conocido el mecanismo neuronal que la explica junto con la empatía, pero es bien conocido que están implicadas la CCA y la corteza insular (45).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Hace poco más de 30 años que se descubrieron las NE. Esto las convierte en un descubrimiento reciente en la historia de la medicina, que continúa siendo prometedor por la complejidad de sus funciones, que han trascendido aspectos biológicos, revelando el impacto psicológico y social (empatía y conducta prosocial), interespecífico (primates humanos, no humanos y aves) y transcultural (46). El estudio de las NE ha confirmado la participación de estructuras neuroanatómicas, como el sistema límbico, en las respuestas emocionales, como la empatía y la compasión; de igual manera, ha confirmado la contribución de otras estructuras, como el cerebelo, en este tipo de respuestas. Resaltamos su relevancia en el desarrollo de la respuesta empática, una habilidad estrechamente asociada con el bienestar y las relaciones sociales constructivas (47), así como con la compasión (48) y la conducta prosocial (45). La evidencia sobre las funciones de las NE ha contribuido a la comprensión de aspectos positivos de las relaciones humanas y no humanas y, asimismo, a la de alteraciones de salud mental, como los TEA y el TEPT (26–28,38,49,50).

Desde una perspectiva histórica, que es el objeto de este artículo, 30 años es un período relativamente corto en la historia de la medicina, de la biología y de la neurociencia, lo que permite prever que se continuará desarrollando investigación que profundice en los hallazgos disponibles hasta la fecha. Un ejemplo de lo anterior es la posibilidad de establecer estrategias terapéuticas basadas en teorías de las NE, como señalan Lahuerta-Martin *et al.* (51) en una revisión sistemática publicada recientemente. En dicha revisión concluyen que, en pacientes con enfermedad de Parkinson, tratamientos basados en la observación del movimiento, de imágenes diagnósticas que promuevan la activación de neuronas espejo, son efectivas, ya que modifican la severidad de la enfermedad, la calidad de vida, el balance y la marcha (51).

Asimismo, se ha observado que las técnicas de rehabilitación basadas en NE pueden combinarse con otras técnicas de rehabilitación física u ocupacional (52), con sistemas de mentalización para facilitar la rehabilitación en el deterioro grave de la función motora tras un accidente cerebrovascular (ACV) (53); con terapia convencional para mejorar función motora y cognitiva en pacientes con ACV (54). Recientemente, Cammisuli *et al.* (55) han resaltado la relevancia del descubrimiento del sistema de NE para la psicoterapia, insistiendo en la necesidad de que la psicoterapia basada en evidencia retome los hallazgos neurocientíficos para el desarrollo de intervenciones personalizadas. La empatía es una habilidad terapéutica fundamental para el desarrollo de una relación funcional entre profesionales de la salud y consultante.

Es necesario continuar investigando y acumulando mayor evidencia sobre la utilidad del sistema de NE en la contribución a un mejor desarrollo de esta habilidad. La empatía es, igualmente, una habilidad estrechamente asociada con la compasión, sentimiento vinculado a la voluntad y motivación de ayudar a otros. Investigaciones en este campo podrían ser prometedoras para el desarrollo de conductas prosociales que promuevan la convivencia saludable en diferentes escenarios. Consideramos que el entusiasmo inicial y sobredimensionado que se manifestó con el hallazgo de las NE se ha venido matizando a lo largo del tiempo y, actualmente, predomina una perspectiva funcional, neurocientífica, que requiere de mayor evidencia sobre su utilidad terapéutica y su aplicabilidad en otras áreas del conocimiento diferentes a las ciencias de la salud.

CONFLICTO DE INTERESES

Ninguno por declarar.

REFERENCIAS

1. di Pellegrino G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp Brain Res* [Internet]. 1992;91(1):176-80. <https://doi.org/10.1007/BF00230027>
2. Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, Rizzolatti G. Action recognition in the premotor cortex. *Brain J Neurol* [Internet]. 1996;119(2):593-609. <https://doi.org/10.1093/brain/119.2.593>
3. Prather JF, Peters S, Nowicki S, Mooney R. Precise auditory-vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. *Nat Lond* [Internet]. 2008;451(7176):305-10. <https://doi.org/10.1038/nature06492>
4. Bonini L, Rotunno C, Arcuri E, Gallese V. Mirror neurons 30 years later: implications and applications. *Trends Cogn Sci* [Internet]. 2022;26(9):767-81. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2022.06.003>
5. Rizzolatti G, Sinigaglia C. The mirror mechanism: a basic principle of brain function. *Nat Rev Neurosci* [Internet]. 2016;17(12):757-65. <https://doi.org/10.1038/nrn.2016.135>
6. Ramachandran V. Mirror Neurons and Imitation Learning as the Driving Force Behind the Great Leap Forward in Human Evolution [Internet]. 2000 [cited 2023 Mar 5]. Available from: https://www.edge.org/conversation/vilayanur_ramachandran-mirror-neurons-and-imitation-learning-as-the-driving-force
7. Rizzolatti G, Fabbri-Destro M, Cattaneo L. Mirror neurons and their clinical relevance. *Nat Clin Pract Neurol* [Internet]. 2009;5(1):24-34. <https://doi.org/10.1038/ncpneuro0990>
8. Kilner JM, Lemon RN. What We Know Currently about Mirror Neurons. *Curr Biol* [Internet]. 2013;23(23):R1057-62. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.10.051>
9. Meltzoff AN, Murray L, Simpson E, Heimann M, Nagy E, Nadel J, et al. Re-examination of Oostenbroek et al. (2016): evidence for neonatal imitation of tongue protrusion. *Dev Sci* [Internet]. 2018 [cited 2023 Mar 5];21(4):e12609. <https://doi.org/10.1111/desc.12609>
10. Craighero L, Ghirardi V, Lunghi M, Panin F, Simion F. Two-day-old newborns learn to discriminate accelerated-decelerated biological kinematics from constant velocity motion. *Cognition* [Internet]. 2020;195:104126. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.104126>

11. Ferrari GA, Nicolini Y, Demuru E, Tosato C, Hussain M, Scesa E, et al. Ultrasonographic Investigation of Human Fetus Responses to Maternal Communicative and Non-communicative Stimuli. *Front Psychol* [Internet]. 2016;7:354. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00354>
12. Yoshida K, Go Y, Kushima I, Toyoda A, Fujiyama A, Imai H, et al. Single-neuron and genetic correlates of autistic behavior in macaque. *Sci Adv* [Internet]. 2016;2(9):e1600558. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600558>
13. Mazurek KA, Rouse AG, Schieber MH. Mirror Neuron Populations Represent Sequences of Behavioral Epochs During Both Execution and Observation. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* [Internet]. 2018;38(18):4441-55. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3481-17.2018>
14. Papadourakis V, Raos V. Neurons in the Macaque Dorsal Premotor Cortex Respond to Execution and Observation of Actions. *Cereb Cortex* [Internet]. 2019;29(10):4223-37. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhy304>
15. Lanzilotto M, Ferroni CG, Livi A, Gerbella M, Maranesi M, Borra E, et al. Anterior Intraparietal Area: A Hub in the Observed Manipulative Action Network. *Cereb Cortex* [Internet]. 2019;29(4):1816-33. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhz011>
16. Livneh U, Resnik J, Shohat Y, Paz R. Self-monitoring of social facial expressions in the primate amygdala and cingulate cortex. *Proc Natl Acad Sci* [Internet]. 2012;109(46):18956-61. <https://doi.org/10.1073/pnas.1207662109>
17. Bonini L. The Extended Mirror Neuron Network: Anatomy, Origin, and Functions. *Neuroscientist* [Internet]. 2017;23(1):56-67. <https://doi.org/10.1177/1073858415626400>
18. Albertini D, Gerbella M, Lanzilotto M, Livi A, Maranesi M, Ferroni CG, et al. Connectional gradients underlie functional transitions in monkey pre-supplementary motor area. *Prog Neurobiol* [Internet]. 2020 [cited 2023 Mar 5];184(101699). <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2019.101699>
19. Peyron R, Laurent B, García-Larrea L. Functional imaging of brain responses to pain. A review and meta-analysis (2000). *Neurophysiol Clin Neurophysiol* [Internet]. 2000;30(5):263-88. [https://doi.org/10.1016/S0987-7053\(00\)00227-6](https://doi.org/10.1016/S0987-7053(00)00227-6)
20. Kraskov A, Dancause N, Quallo MM, Shepherd S, Lemon RN. Corticospinal neurons in macaque ventral premotor cortex with mirror properties: a potential mechanism for action suppression? *Neuron* [Internet]. 2009;64(6):922-30. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.12.010>
21. Caggiano V, Fogassi L, Rizzolatti G, Casile A, Giese MA, Thier P. Mirror neurons encode the subjective value of an observed action. *Proc Natl Acad Sci* [Internet]. 2012;109(29):11848-53. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205553109>
22. Carrillo M, Han Y, Migliorati F, Liu M, Gazzola V, Keysers C. Emotional Mirror Neurons in the Rat's Anterior Cingulate Cortex. *Curr Biol* [Internet]. 2019;29(8):1301-1312.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.03.024>
23. Viaro R, Maggolini E, Farina E, Canto R, Iriki A, D'Ausilio A, et al. Neurons of rat motor cortex become active during both grasping execution and grasping observation. *Curr Biol* [Internet]. 2021;31(19):4405-4412.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.054>
24. Basile BM, Schaefroth JL, Karaskiewicz CL, Chang SWC, Murray EA. The anterior cingulate cortex is necessary for forming prosocial preferences from vicarious reinforcement in monkeys. *PLoS Biol* [Internet]. 2020;18(6):e3000677. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000677>
25. American Psychiatric Association. DSM-5. Manual diagnóstico y estadístico de los trastornos mentales [Internet]. 5a ed. Editorial Médica Panamericana; 2014. Available from: <https://bit.ly/3V2CNjE>
26. Avikainen S, Wohlschläger A, Liuhanen S, Hänninen R, Hari R. Impaired mirror-image imitation in Asperger and high-functioning autistic subjects. *Curr Biol* [Internet]. 2003;13(4):339-41. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(03\)00087-3](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00087-3)
27. Nishitani N, Avikainen S, Hari R. Abnormal imitation-related cortical activation sequences in Asperger's syndrome. *Ann Neurol* [Internet]. 2004;55(4):558-62. <https://doi.org/10.1002/ana.20031>
28. Dapretto M, Davies MS, Pfeifer JH, Scott AA, Sigman M, Bookheimer SY, et al. Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nat Neurosci* [Internet]. 2006;9(1):28-30. <https://doi.org/10.1038/nn1611>

29. Ozonoff S, Pennington BF, Rogers SJ. Executive Function Deficits in High-Functioning Autistic Individuals: Relationship to Theory of Mind. *J Child Psychol Psychiatry* [Internet]. 1991;32(7):1081-105. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7610.1991.tb00351.x>
30. Pennington BF, Ozonoff S. Executive Functions and Developmental Psychopathology. *J Child Psychol Psychiatry* [Internet]. 1996;37(1):51-87. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7610.1996.tb01380.x>
31. Williams JHG, Whiten A, Suddendorf T, Perrett DI. Imitation, mirror neurons and autism. *Neurosci Biobehav Rev* [Internet]. 2001;25(4):287-95. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(01\)00014-8](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(01)00014-8)
32. Heyes C, Catmur C. What Happened to Mirror Neurons? *Perspect Psychol Sci* [Internet]. 2022;17(1):153-68. <https://doi.org/10.1177/1745691621990638>
33. Lanzoni S. Empathic Brains. En: *Empathy: A history*. Yale University Press; 2018. p. 251-76. <https://doi.org/10.12987/9780300240924-012>
34. Iacoboni M. Imitation, empathy, and mirror neurons. *Annu Rev Psychol* [Internet]. 2009;60:653-70. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.60.110707.163604>
35. Gallese V. The 'shared manifold' hypothesis: From mirror neurons to empathy. *J Conscious Stud* [Internet]. 2001;8(5-7):33-50. Available from: <https://philpapers.org/rec/GALTSM>
36. Braten S. On Being Moved. From mirror neurons to empathy [Internet]. John Benjamins Publishing Company; [cited 2023 Mar 5]. Disponible en: <https://benjamins.com/catalog/aicr.68>
37. Wicker B, Keysers C, Plailly J, Royet JP, Gallese V, Rizzolatti G. Both of Us Disgusted in My Insula. *Neuron* [Internet]. 2003;40(3):655-64. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(03\)00679-2](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(03)00679-2)
38. Cook R, Bird G, Catmur C, Press C, Heyes C. Mirror neurons: From origin to function. *Behav Brain Sci* [Internet]. 2014;37(2):177-92. <https://doi.org/10.1017/S0140525X13000903>
39. Lieberman MD. Social Cognitive Neuroscience: A Review of Core Processes. *Annu Rev Psychol* [Internet]. 2007;58(1):259-89. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.58.110405.085654>
40. Hasson U, Ghazanfar AA, Galantucci B, Garrod S, Keysers C. Brain-to-brain coupling: a mechanism for creating and sharing a social world. *Trends Cogn Sci* [Internet]. 2012;16(2):114-21. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.12.007>
41. Rizzolatti G, Fabbri-Destro M. The mirror system and its role in social cognition. *Curr Opin Neurobiol* [Internet]. 2008;18(2):179-84. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2008.08.001>
42. Ferguson HJ, Wimmer L. A Psychological exploration of empathy. En: Mezzenzana F, Peluso D, editors. *Conversations on Empathy: Interdisciplinary Perspectives on Empathy, Imagination and Othering* [Internet]. Routledge; 2023. p. 60-77. Available from: <https://bit.ly/3WPdfrc>
43. Corradini A, Antonietti A. Mirror neurons and their function in cognitively understood empathy. *Conscious Cogn* [Internet]. 2013;22(3):1152-61. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2013.03.003>
44. Hutchison WD, Davis KD, Lozano AM, Tasker RR, Dostrovsky JO. Pain-related neurons in the human cingulate cortex. *Nat Neurosci* [Internet]. 1999;2(5):403-5. <https://doi.org/10.1038/8065>
45. Wu WY, Cheng Y, Liang KC, Lee RX, Yen CT. Affective mirror and anti-mirror neurons relate to prosocial help in rats. *iScience* [Internet]. 2023;26(1):105865. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.105865>
46. Hollan D. Emerging Issues in the Cross-Cultural Study of Empathy. *Emot Rev* [Internet]. 2012;4(1):70-8. <https://doi.org/10.1177/1754073911421376>
47. Weisz E, Zaki J. Motivated empathy: a social neuroscience perspective. *Curr Opin Psychol* [Internet]. 2018;24:67-71. <https://doi.org/10.1016/j.copsyc.2018.05.005>
48. Häusser LF. Empathie und Spiegelneurone. Ein Blick auf die gegenwärtige neuropsychologische Empathieforschung. *Prax Kinderpsychol Kinderpsychiatr* [Internet]. 2012;61(5):322-35. <https://doi.org/10.13109/prkk.2012.61.5.322>
49. Stupiggia M. From Hopeless Solitude to the Sense of Being-With: Functions and Dysfunctions of Mirror Neurons in Post Traumatic Syndromes. *Int Body Psychother J Art Sci Somat Prax* [Internet]. 2012;11(1):25-40. Available from: <https://www.ibpj.org/issues/articles/Stupiggia%20-%20From%20Hopeless%20Solitude.pdf>

50. Disner SG, Marquardt CA, Mueller BA, Burton PC, Sponheim SR. Spontaneous neural activity differences in posttraumatic stress disorder: A quantitative resting-state meta-analysis and fMRI validation. *Hum Brain Mapp* [Internet]. 2018;39(2):837-50. <https://doi.org/10.1002/hbm.23886>
51. Lahuerta-Martín S, Llamas-Ramos R, Llamas-Ramos I. Effectiveness of Therapies Based on Mirror Neuron System to Treat Gait in Patients with Parkinson's Disease-A Systematic Review. *J Clin Med* [Internet]. 2022;11(14):4236. <https://doi.org/10.3390/jcm11144236>
52. Tofani M, Santecchia L, Conte A, Berardi A, Galeoto G, Sogos C, et al. Effects of Mirror Neurons-Based Rehabilitation Techniques in Hand Injuries: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Int J Environ Res Public Health* [Internet]. 2022;19(9):5526. <https://doi.org/10.3390/ijerph19095526>
53. Abdullahi A, Wong TWL, Ng SSM. Rehabilitation of Severe Impairment in Motor Function after Stroke: Suggestions for Harnessing the Potentials of Mirror Neurons and the Mentalizing Systems to Stimulate Recovery. *Brain Sci* [Internet]. 2022;12(10):1311. <https://doi.org/10.3390/brainsci12101311>
54. Mao H, Li Y, Tang L, Chen Y, Ni J, Liu L, et al. Effects of mirror neuron system-based training on rehabilitation of stroke patients. *Brain Behav* [Internet]. 2020;10(8):e01729. <https://doi.org/10.1002/brb3.1729>
55. Cammisuli DM, Castelnuovo G. Neuroscience-based psychotherapy: A position paper. *Front Psychol* [Internet]. 2023;14:1101044. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2023.1101044>