



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



Centro de Investigación  
Transdisciplinar en Psicología

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

---

---

CENTRO DE INVESTIGACIÓN TRANSDISCIPLINAR EN PSICOLOGÍA

**Sistema Predictivo de Memoria Motora**

**T E S I S**

Que para obtener el título de:  
Maestra en Ciencias Cognitivas

**PRESENTA:**

**Alba Marcela Zárate Rochin**

Directora de tesis:  
Alejandra Ciria Fernández-Varela

Co-director de tesis:  
Bruno Lara Guzmán

Enero 2017

# Tabla de contenido

## Capítulo

1. Introducción.....	1
1.1. ¿Qué es la memoria?.....	1
1.2. Sistemas y procesos múltiples de memoria.....	2
1.2.1. Sistemas múltiples de memoria.....	3
1.3. Contexto del problema.....	6
1.4. Proyecto.....	7
1.4.1. Pregunta e hipótesis de investigación.....	7
1.4.2. Objetivos.....	7
2. Sistema de Memoria Motora.....	8
2.1. Adquisición.....	8
2.1.1. Movilidad espontánea.....	12
2.1.2. Variabilidad y selección.....	13
2.1.3. Exploración y <i>affordances</i> .....	15
2.2. Procesos mnémicos: Consolidación, reconsolidación y recuperación.....	17
2.3. Ejecución.....	20
2.3.1. Control prospectivo.....	20
3. Percepción y acción.....	23
3.1. Teoría de la simulación.....	26
3.2. Modelos internos.....	27
4. Procesamiento predictivo.....	31
4.1. Modelos generativos.....	32

4.2.	Minimización del error predictivo.....	33
4.3.	Percepción como inferencia.....	34
4.4.	Procesamiento predictivo orientado a la acción: Inferencia activa.....	36
5.	Propuesta: Modelo del Sistema Predictivo de Memoria Motora.....	39
6.	Conclusiones e implicaciones.....	47
	<b>Referencias.....</b>	<b>49</b>
	<b>Apéndice</b>	
	Desarrollo de habilidades motoras: Etapa prenatal a los cinco años.....	59

## Tabla de figuras

1.	Algunas caracterizaciones dicotómicas generales de la memoria.....	3
2.1.	Representación de la succión.....	10
2.2.	<i>Goal babbling</i> .....	11
2.3.	Varias configuraciones para agarrar un objeto.....	20
2.4.	Puente de tres plataformas.....	21
2.5.	Estrategias para atravesar la pendiente.....	21
3.1.	Ejemplo de procesamiento <i>top-down</i> .....	23
3.2.	Simulación interna.....	26
3.3.	Modelos internos: inverso y directo.....	29
3.4.	Representación de un modelo directo aplicado al caso de las cosquillas....	30
4.1.	Arquitectura general de un modelo jerárquico de codificación predictiva..	36
4.2.	Esquema de la acción según la interpretación del cerebro como un sistema de entrada – salida.....	38
4.3.	Esquema de la acción según la postura computacional clásica.....	38
4.4.	Esquema de la acción según la postura del PP.....	39
5.1.	Modelo del Sistema Predictivo de Memoria Motora.....	43
5.2.	Modificación de peso corporal al atravesar un camino de tres plataformas con una pendiente.....	46
5.3.	Camino con un puente ajustable y un pasamano desmontable.....	47

## Resumen

La idea de la predicción en el cerebro fue sugerida desde hace muchos años y, actualmente, ha retomado fuerza, en parte, con la propuesta conocida como *Procesamiento Predictivo*. La cual sugiere que con base en la experiencia pasada el cerebro genera predicciones para interpretar la información sensorial entrante. En este sentido, el objetivo general de la presente investigación es explorar cómo puede entenderse la *memoria* desde esta propuesta en particular. Ya que según esta perspectiva la contribución de la memoria es imperativa para el procesamiento de la información en el cerebro. Se analiza el caso específico del *Sistema de Memoria Motora*, debido a que se considera que el mecanismo predictivo es fundamental para el control del movimiento. A la vez, se exploran los procesos o mecanismos que podrían estar involucrados en la función predictiva de dicho sistema mnémico. De manera general, se propone que la memoria motora constituye un sistema cuya función es generar predicciones propioceptivas, las cuales facilitan la planeación prospectiva y la ejecución de un comportamiento motor. Una de las ideas esenciales de esta investigación sugiere que, una vez generadas las predicciones propioceptivas, hay un contraste entre lo predicho por el sistema motor y la información propioceptiva actual. A la discrepancia resultante de dicha comparación, se le considera un error predictivo. Dicho error es transmitido al sistema con el objetivo de corregir las predicciones y lograr ejecutar movimientos más certeros y precisos respecto al objetivo motor deseado. Con base en lo anterior, se plantea que esta dinámica produce un bucle de retroalimentación por medio del cual, continuamente, se genera tanto estabilidad como modificaciones en la memoria motora. Con este trabajo se busca lograr, principalmente, hacer dos aportaciones. La primera, es proponer un enfoque distinto (al tradicional) de cómo entender la memoria, como proceso cognitivo, haciendo énfasis en el aspecto predictivo. La segunda, es contribuir a la propuesta del *Procesamiento Predictivo*, ya que, por primera vez, se abordan los mecanismos mnémicos involucrados en la adquisición, la ejecución y el control del movimiento bajo los planteamientos de esta postura.

# Capítulo 1

## Introducción

**El cerebro está constantemente usando su propia historia, reciente y distante, para organizar y reorganizar su estructura y sus recursos.**

(Clark, 2016)

### 1.1 ¿Qué es la Memoria?

Durante miles de años, los seres humanos hemos intentado comprender qué es la memoria, cómo funciona y por qué, en ciertas ocasiones, “nos falla”. Esto último debido a que lo más común o popular es entender a la memoria en relación a nuestra capacidad de acceder, conscientemente, a nuestros recuerdos. Es decir, una “buena memoria” es aquella que nos permite dar cuenta, de manera detallada, de nuestras experiencias a lo largo del tiempo. Sin embargo, en el ámbito académico se sabe que lo anterior es tan sólo una fracción que pertenece al amplio espectro de fenómenos y procesos en los que la memoria participa. Dado que la memoria es un sólo término, pero con múltiples referentes (Roediger, Dudai y Fitzpatrick, 2007).

Un uso frecuente del término hace referencia a una metáfora espacial. Roediger (1980) la define como una entidad física de almacenamiento en un espacio mental, y el acto de recordar implica buscar a través de este espacio con el fin de recuperar los objetos de la memoria. Esta idea se consolidó a causa de otra metáfora utilizada en los años 50's, en la que se comparaba al cerebro con un ordenador. Se sugirió que, así como un ordenador puede tener varios sistemas de almacenamiento, el cerebro podría funcionar de la misma manera. A lo que Baddeley, Eysenck y Anderson (2015) mencionan que, si bien el concepto de memoria como almacén es demasiado estático, se debe pensar en términos de estructuras cerebrales que funcionan a modo de almacén y sobre los procesos que operan sobre ellas.

Con el rápido crecimiento de las neurociencias, a partir de la segunda mitad del siglo pasado, se impulsó la investigación sobre memoria a nivel celular y molecular (p. ej. Kandel, 2001; Turner, 2002). Así mismo, áreas más recientes de investigación, como las neurociencias cognitivas y las neurociencias computacionales, contribuyen de manera

particular al estudio de este fenómeno cognitivo (p. ej. Baddeley et al., 2015; Hawkins, George y Niemasik, 2009). Dependiendo del área de investigación, se enmarcan ciertos conceptos que son útiles para argumentar las propuestas. Por lo cual, llegar a un consenso de qué es la memoria parece una tarea muy difícil de emprender. Sin embargo, aunque la memoria puede ser investigada y explicada en diferentes niveles, desde distintas perspectivas y usando diversos métodos, existe el común acuerdo de que se trata de un proceso biológico y psicológico fundamental que no sólo nos permite acceder a nuestras experiencias pasadas, sino también participa en la imaginación de eventos contrafactuales (Schacter, Benoit, Brigard y Szpunar, 2015), en la planeación y predicción de posibles eventos futuros (Schacter, Addis y Buckner, 2007). Más aún, la memoria no solo está involucrada con un proceso reflexivo consciente, sino que está implicada en procesos que permiten a los organismos conservar asociaciones básicas, es decir, conexiones aprendidas entre estímulos y respuestas (Tulving, 1985). Así como la adquisición y ejecución de habilidades motoras y habilidades perceptuales (Cohen y Squire, 1980).

## **1.2. Sistemas y procesos múltiples de memoria**

Dos herramientas teóricas muy importantes en el estudio de la memoria son los conceptos conocidos como *Sistemas de memoria* y *Procesos de memoria* (Tulving, 1991). Desde la perspectiva de los sistemas de memoria se sugiere que la memoria está dividida en múltiples sistemas. Por lo que dos de los objetivos principales para los defensores de esta propuesta son: definir cuántos sistemas existen y describir cómo funciona cada uno de ellos (Kesner, 2016). Mientras que para aquellos que enfatizan los procesos de memoria, (p. ej. codificar, consolidar y recuperar información), más que estudiar distintos sistemas, se han dado a la tarea de indagar cómo es que dichos procesos se llevan a cabo (Surprenant y Neath, 2013). El contraste fundamental entre estas dos perspectivas es si existen diversos sistemas que procesan información diferente y funcionan bajo principios distintos, o si la memoria puede ser explicada utilizando un mismo conjunto de procesos.

Las dos posturas (sistemas o procesos) no siempre son excluyentes (p. ej. Tulving, 2002), ese es el caso de la presente investigación. Las dos aproximaciones son relevantes debido a que se utilizará la distinción de la memoria en múltiples sistemas, para analizar, particularmente, el caso del *Sistema de Memoria Motora*. Así como también se realizará una propuesta de los procesos implicados en la autoorganización de dicho sistema, a saber: codificación, consolidación, recuperación, reconsolidación y ejecución. Estos procesos serán abordados de manera individual en el capítulo 2.

### 1.2.1. Sistemas múltiples de memoria

Como se mencionó en el tema anterior, hablar de la memoria como un todo es una tarea sumamente compleja, por lo que hay quienes optan por clasificarla en distintos sistemas que pueden distinguirse según el tipo de información que procesan y los principios con los que operan (Squire, 2004). Esto ha permitido profundizar en la investigación a nivel empírico y plantear proposiciones teóricas que podrían considerarse como generalizables. Según Tulving (1972) tales divisiones, frecuentemente, suelen estar dentro de una dicotomía (fig. 1), la cual es utilizada como un recurso heurístico que permite clasificar, de manera general, a otras clases de memoria. Sin embargo, cualquier clasificación permite tanto plantear como responder cuestionamientos, de forma más específica.

Memoria explícita e implícita	→	McDougall, 1923
Memoria de corto y largo plazo	→	Atkinson y Shiffrin, 1968
Memoria con y sin registro	→	Bruner, 1969
M. declarativa y no declarativa	→	Squire, 1987
M. consciente y no consciente	→	Schacter y Tulving, 1994

Fig. 1. Algunas caracterizaciones dicotómicas generales de la memoria

Tulving (1985) define a un sistema como un conjunto de procesos correlacionados, los cuales tienen una relación más cercana que con aquellos procesos que ocurren fuera del sistema. Según el autor, cada sistema de memoria es, anatómica y evolutivamente, distinto de otros y difiere en sus métodos de adquisición, representación y expresión del



conocimiento. Los modelos sobre memoria que se guían teniendo en cuenta estas ideas forman parte de la propuesta conocida como *Sistemas Múltiples de Memoria*. Aunque, se debe tener en cuenta que existen muchos modelos, más o menos, distintos de clasificación (p. ej. Schacter y Tulving, 1994; Squire, 1987, 2004; Squire y Zola-Morgan, 2015; Kesner, 2016), los cuales difieren, principalmente, en la relación que establecen entre un sistema de memoria y las estructuras cerebrales involucradas con dicho sistema.

La investigación de los sistemas múltiples de memoria se ha conducido, principalmente, por las siguientes líneas:

- 1) Examinar los efectos en el comportamiento que se producen al provocar lesiones cerebrales específicas en animales. Por ejemplo, Zola-Morgan y Squire (1986) encontraron que, al remover quirúrgicamente el hipocampo a primates no humanos, éstos manifestaban cierta dificultad para realizar tareas de reconocimiento. La dificultad aumentaba considerablemente si, aparte de remover el hipocampo, también era extraída la amígdala.
- 2) Explorar las consecuencias comportamentales que generan lesiones, traumas o trastornos cerebrales que, accidentalmente o por enfermedad, adquieren los humanos. Por ejemplo, el famoso caso del paciente H. M. (Milner, Corkin y Teuber, 1968), el cual manifestó un caso de amnesia<sup>1</sup> anterógrada severa y una amnesia retrógrada moderada, después de la resección bilateral del hipocampo. Sin embargo, el paciente era capaz de adquirir nuevas habilidades motoras y perceptuales.
- 3) Capturar e interpretar los patrones de actividad cerebral que se generan mientras los participantes realizan alguna tarea de memoria o cognitiva, mediante el uso de diversas técnicas (Tulving y Craik, 2000). Así como producir excitaciones eléctricas y magnéticas para modificar la actividad cerebral. Por ejemplo, Shadmehr y Holcomb (1997), usando tomografía por emisión de positrones, monitorearon la actividad cerebral durante el aprendizaje de secuencias de movimientos. Encontraron que, conforme se consolida el aprendizaje de las tareas, la actividad se va manifestando en distintos circuitos cerebrales.

Los resultados obtenidos a través de estos tipos de estudios han permitido que los investigadores argumenten sus propuestas de clasificación. Todos los sistemas son considerados distintos tipos de memoria que son disociables tanto en sus características

---

<sup>1</sup> Las amnesias son definidas como diferentes síndromes de la disfunción de la memoria (Squire, 1981). La amnesia anterógrada se refiere a la incapacidad de poder conservar y/o recuperar acontecimientos en la memoria de largo plazo posteriores a cierto evento traumático (en el caso de H. M., la cirugía). Mientras que la amnesia retrógrada hace referencia a la incapacidad de recuperar eventos previos. El déficit en ambos tipos de amnesia es de tipo declarativo.

psicológicas y de medición (explícita vs implícita), como en las estructuras neuronales que subyacen a cada uno de ellos (Finn et al., 2016).

Dado que hay muchas descripciones de los sistemas de memoria, en este trabajo se ofrece, a continuación, una descripción general entre la *memoria declarativa* y *no declarativa* (Squire, 2004). Esto con el objetivo de enmarcar el tipo de memoria de interés para esta investigación: *Sistema de Memoria Motora*. En este trabajo se entiende bajo ese término, el tipo de memoria involucrada con la adquisición y ejecución de habilidades motrices. Dicho sistema se abordará con mayor profundidad en el siguiente capítulo.

La memoria declarativa es la memoria a la que nos referimos en nuestro lenguaje cotidiano. Se refiere a la capacidad de recordar conscientemente hechos y eventos. Es el tipo de memoria que se daña en los casos de amnesia (Squire, 2004). Se relaciona con regiones cerebrales como el hipocampo, la corteza adyacente: entorrinal, perirrinal y parahipocampal (Squire y Zola-Morgan, 1991) y estructuras diencefálicas mediales: núcleo mamilar, núcleo dorsal medial, núcleo talámico anterior, lamina medular interna y tracto mamilar-talámico (Squire y Dede, 2015). Puede dividirse en dos subcategorías: *episódica* (Tulving, 1985, 2002; Schacter y Tulving, 1994; Naya, 2016) y *semántica* (Martin y Chao, 2001; McRae y Jones, 2013). La primera, permite a los seres humanos recordar experiencias pasadas. La segunda, se refiere a nuestro conocimiento sobre el mundo.

La memoria no declarativa se caracteriza por ser no consciente, implícita y disposicional. Es decir, se trata de formas de conocimiento que se refieren al saber *cómo*, más que al saber *qué* (Ryle, 1949). Para adquirir este tipo de memorias se debe realizar una acción, debido a que las instrucciones verbales no son suficientes (p. ej. andar en bicicleta, bailar, manipular un tenedor, etc.). Se sugiere que este tipo de aprendizaje se incrementa y acumula, gradualmente, con la práctica (Surprenant y Neath, 2013). Debido a que la memoria no declarativa engloba a una colección diversa de habilidades (motoras, perceptuales y cognitivas) está relacionada con muchas regiones subcorticales y corticales del cerebro. De manera general, están involucradas áreas como el estriado (p. ej. Mishkin, Malamut y Bachevalier, 1984), el cerebelo (p. ej. Thompson y Steinmetz, 2009), la amígdala (p. ej. LeDoux, 2014) y distintas áreas de la corteza, cuya activación depende del tipo de tarea que el sujeto realice (Squire, 1992; Schacter et al., 2007).

Como se mencionó, estos dos sistemas generales (declarativo y no declarativo) engloban a otros sistemas de memoria. De manera general, el Sistema de Memoria Motora es considerado del tipo no declarativo y subyace a las habilidades motrices. Sin embargo, también participa en la actividad perceptual y cognitiva del ser humano. Está relacionada con las estructuras cerebrales involucradas con el movimiento (p. ej. el cerebelo, los ganglios basales, la corteza motora).

### 1.3. Contexto del problema

Sherry y Schacter (1987) sugieren que los sistemas múltiples de memoria han evolucionado debido a que sirven a propósitos distintos y fundamentalmente diferentes. También, que estos sistemas operan en paralelo para guiar y subyacer a la conducta. Sin embargo, aún no queda del todo clara la naturaleza de su interacción. Squire y Zola-Morgan (1991) consideran que la organización jerárquica<sup>2</sup> de las estructuras cerebrales puede contribuir a explicar la naturaleza y función de los procesos y sistemas mnémicos.

En este sentido, Mizumori (2016) señala que las estructuras jerárquicas formadas por las redes neuronales influyen en los procesos dinámicos y complejos de la memoria. También sugiere que el procesamiento en todas las estructuras cerebrales tiene un objetivo en común: generar información que sea relevante para la realización de cualquier tarea. Esta información es transmitida en el cerebro como una predicción que le permite al organismo interactuar de manera anticipada y efectiva con el entorno.

La idea de la predicción en el cerebro fue sugerida desde hace muchos años (p. ej. Gregory, 1980) y, actualmente, ha retomado fuerza con la propuesta conocida como el *Cerebro Predictivo*. La cual plantea que, con base en la experiencia pasada, el cerebro genera predicciones para interpretar la información sensorial entrante. También, enfatiza la suposición de que dichas predicciones vinculan al sistema perceptual y al sistema motor en un mismo sistema funcional (James, 1890). La generación de las predicciones es posible por la existencia de la memoria (Bar, 2007). La memoria, como proceso cognitivo, es integral al procesamiento de cualquier tipo de información (Hasson, Chen y Honey, 2015).

Acorde a estas ideas, en el presente trabajo se sugiere que los sistemas de memoria tienen, principalmente, una función predictiva. Se analiza, específicamente, el caso del Sistema de Memoria Motora, debido a que se considera que el mecanismo predictivo es fundamental para el control del movimiento y, dado que la habilidad para predecir evolucionó en conjunto con estrategias de movimiento cada vez más complejas, se puede abordar el control motor para entender, a la vez, la capacidad predictiva del cerebro (Llinás y Roy, 2009).

Debido a que existen varias y distintas aproximaciones sobre cómo es que el cerebro podría procesar la información, con el propósito de generar predicciones, este trabajo se fundamenta en la propuesta del *Procesamiento Predictivo* (PP), de Andy Clark (2013, 2015a, 2015b, 2016). Según esta postura, el cerebro continuamente trata de predecir la información sensorial entrante en todos los dominios exteroceptivos e interoceptivos

---

<sup>2</sup> Desde una postura funcionalista y evolutiva (p. ej. John H. Jackson o M. M. Mesulam) se propone que el sistema nervioso central está constituido por estructuras básicas y estructuras de mayor nivel de funcionalidad que mantienen relaciones recíprocas y de autoregulación mutua (Cardinali, 2007).

(Adams, Shipp y Friston, 2013). Esto quiere decir que tanto las percepciones como las acciones emergen a través de una “cascada recurrente de predicciones” generadas desde el conocimiento previo de mundo (Clark, 2015b).

En este sentido, uno de los aspectos que se buscan esclarecer en esta investigación es de qué manera el Sistema de Memoria Motora contribuye en la producción de las predicciones propioceptivas. Dichas predicciones se refieren a comandos de movimientos necesarios para lograr un comportamiento motor deseado y que dan lugar a sinergias<sup>3</sup> motrices que subyacen a la realización de cualquier actividad humana, desde mover un dedo hasta ejecutar una rutina sofisticada de baile. Es importante señalar que el concepto “sistema” hace referencia, al igual que en Tulving (1985) a un conjunto de procesos, por lo que, en este trabajo, otro de los puntos relevantes es proponer cuáles son los posibles procesos que componen, particularmente, es sistema mnémico. Es decir, se busca esclarecer cuáles son los mecanismos que intervienen en el funcionamiento predictivo del sistema de memoria motora.

## **1.4. Proyecto**

### **1.4.1. Pregunta e hipótesis de investigación**

Las preguntas de investigación principales a las cuales trata de responder este trabajo son:

- ¿Cómo entender el Sistema de Memoria Motora en el marco teórico del Procesamiento Predictivo?
- ¿Cuáles son los procesos implicados en la función predictiva del Sistema de Memoria Motora?

La hipótesis es que el Procesamiento Predictivo permitirá entender la función predictiva del Sistema de Memoria Motora, así como la contribución de cada uno de los procesos propuestos, en la generación de predicciones propioceptivas.

---

<sup>3</sup> El término sinergia hace referencia a un fenómeno que refleja una acción como resultado de la participación de varios elementos, que de manera aislada no podrían generar el mismo efecto.

### **1.4.2. Objetivos del proyecto**

- Explorar los procesos que intervienen en la función predictiva del Sistema de Memoria Motora.
- Analizar el Sistema de Memoria Motora a la luz del marco teórico conocido como Procesamiento Predictivo.
- Proponer un modelo del Sistema Predictivo de Memoria Motora.

## Capítulo 2

### Sistema de Memoria Motora

El movimiento es imprescindible en la vida de muchos organismos, ya que permite el despliegue de un repertorio enorme de complejas actividades que son necesarias para la supervivencia y la adaptación al entorno. Todos los días nos desplazamos e interactuamos en el ambiente, el cual nos ofrece una gran variabilidad de incertidumbre, consecuencia del flujo constante de cambios. Sin embargo, debido a nuestra flexibilidad y adaptabilidad podemos sortear (la mayoría del tiempo) los retos y obstáculos con los que nos encontramos.

¿Por qué nos movemos de la forma tan particular en que lo hacemos? ¿Qué es lo que hace a un movimiento más apto que otro? ¿Cómo somos capaces de explorar, adaptarnos y adquirir nuevas habilidades motoras? Para obtener el logro y/o dominio de cierta habilidad motriz, el organismo está condicionado tanto por su constitución física, como por el entorno. La interacción cuerpo-entorno va cambiando continuamente conforme la etapa de desarrollo en que se encuentra el organismo. Sin embargo, las etapas tempranas son vitales para el desempeño óptimo de ciertas habilidades motoras. Por esta razón, en este capítulo, en primer lugar, se concentra en la adquisición de habilidades motoras de la etapa prenatal a los primeros años de vida de un organismo humano. Después, se abordan los procesos de consolidación y re consolidación de la memoria motora en humanos. Finalmente, se concluye con el control prospectivo como fundamento de la ejecución del movimiento, nuevamente, en infantes.

#### 2.1. Adquisición

Según Law, Hülse y Tomassetti (2011), los infantes están limitados en su desarrollo por una amplia gama de restricciones, las cuales pueden ser: cognitivas, sensorimotoras, madurativas y anatómicas. Pero, estas limitaciones (bajo condiciones relativamente “normales”) no afectan negativamente el desarrollo del bebé. Más bien, dichas restricciones reducen la complejidad de las tareas, facilitando un aprendizaje que, a la vez, permite la construcción de habilidades motoras cada vez más sofisticadas. Dado que los bebés tienen la capacidad de producir una variedad infinita de comportamientos flexibles

anclados a las limitaciones del contexto inmediato, sus habilidades motoras mejoran a medida que su cuerpo y sus interacciones con el mundo van cambiando.

Las primeras experiencias del bebé están determinadas por el grado de desarrollo de los sistemas sensoriales y del sistema motor. Por ejemplo, al nacer la visión está limitada por la poca capacidad del bebé para enfocar (Brémond-Gignac, Copin, Lapillonne y Milazzo, 2011). Poco tiempo después, el enfoque mejora y la visión es dirigida en consonancia con el sonido (Giard y Peronnet, 1999) y en coordinación con otros sistemas (p. ej. vestibular y propioceptivo). Lo cual permite que la interacción del bebé con su entorno sea muy diferente. Debido al rápido cambio en la morfología que experimentan los bebés durante los primeros meses y años, una de las preguntas que surgen es ¿cómo los infantes pueden desarrollar habilidades sensorimotrices estables durante esos cambios continuos?

Piaget (1952) diferenció seis subetapas en la adquisición de los esquemas<sup>4</sup> sensorimotores, que abarcan los dos primeros años del recién nacido. Considera a los reflejos la base biológica con la que un bebé nace y son los primeros elementos con los que se construyen los primeros esquemas (p. ej. para Piaget, la succión es un reflejo con el que el bebé nace). Durante las subetapas uno y dos, los reflejos, progresivamente y conforme a la experiencia, van adaptándose a las demandas del entorno. Por ejemplo, el reflejo de succión se modifica según los encuentros que el bebé experimente ya sea con el pezón o con la mamila. Lo que genera que el esquema se modifique. En la subetapa tres, la actividad accidental (p. ej. al mover sus brazos, sus manos tocan su cara) se realiza repetitivamente para recrear las experiencias corporales. También, gradualmente, se van incorporando los objetos a los esquemas (p. ej. al mover con su mano una sonaja). En la subetapa cuatro, hay una integración de esquemas y, éstos, se aplican a nuevas situaciones (p.ej. puede alejar un objeto que, momentáneamente, no le causa interés o moverlo por considerarlo un obstáculo para agarrar otro). La subetapa cinco se caracteriza por la exploración. El entendimiento del bebé sobre el objeto está determinado por lo que puede hacer con él. A partir de la subetapa seis, los esquemas se internalizan, por lo que emerge la invención de nuevos significados, mediante combinaciones mentales. Esto quiere decir que el bebé ya no tiene que realizar una acción para saber algo sobre el mundo. Pueden, más o menos, anticipar lo que ocurrirá mediante la imaginación. De esta manera, los esquemas que, inicialmente, están conformados por los reflejos, van incorporando, gradualmente, patrones de comportamientos más complejos que permiten al bebé un mejor entendimiento del mundo.

Esta postura tuvo un gran impacto en la psicología del desarrollo. Durante mucho tiempo se consideró a los reflejos como la base innata o a priori de la cual se desplegaban los movimientos y acciones del recién nacido. Sin embargo, Von Hofsten (2004) considera que la mayoría de los comportamientos del recién nacido son acciones prospectivas,

---

<sup>4</sup> Piaget (1952) utiliza el concepto “esquema” para referirse a una estructura de conocimiento que subyace al pensamiento.

flexibles y dirigidas hacia objetivos. Los reflejos son respuestas automáticas y estereotipadas, es decir, no están orientados a objetivos, ni dirigidos por la motivación. Por lo que gran parte de los movimientos del bebé no son reflejos. Por ejemplo, considérese el caso de la succión. Craig y Lee (1999) plantean que la succión exitosa depende de la coordinación cuidadosa de varias estructuras motoras orales, de modo que se controlen los cambios siguientes en la presión intraoral y el líquido fluya de manera manejable desde su lugar de origen a través del conducto oral del bebé. Los autores proponen que mediante un incremento y decremento en los periodos de succión (fig. 2.1), los bebés controlan el flujo del líquido. Cambiando sutilmente la coordinación de las diferentes partes involucradas (p. ej. la mandíbula, la lengua, los labios), el recién nacido es capaz de modular la amplitud y la duración de las presiones de succión intraoral para acomodar los cambios en el flujo del líquido. Para los autores, el control oral debe ser flexible y dinámico, de modo que pueda adaptarse a los cambios generados tanto por la superficie bucal circundante como por el aire y los fluidos en movimiento dentro de la boca. Por lo cual la succión es controlada prospectivamente, mediante el uso de información perceptual y propioceptiva sobre la presión actual dentro de la boca y cómo se afecta el flujo del líquido, para poder predecir su curso. Desde esta perspectiva, la succión no es un movimiento automático, por lo tanto, no es un reflejo.

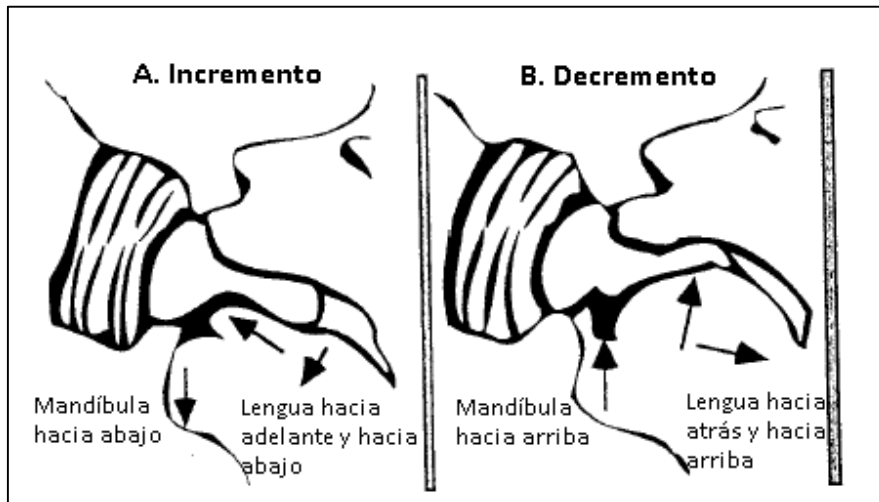


Fig. 2.1. Representación de la succión (Craig y Lee, 1999). Los dibujos describen los diferentes procesos de movimiento que tienen lugar dentro de la boca de un bebé para producir cambios suaves en la presión intraoral. Los movimientos que producen el incremento (A) en la succión facilitan el flujo del líquido. Mientras que los movimientos que producen el decremento (B) ayudan a impulsar el líquido hacia la parte posterior de la boca para, posteriormente, ser tragado. (Traducción libre de la autora.)



Por otra parte, en 1997, Meltzoff y Moore introdujeron el concepto de *body babbling* para referirse a la práctica de un movimiento adquirido, mediante una actividad autogenerada. Los autores consideran que el infante no sabe a priori que músculos debe mover para lograr un estado particular de un, o un conjunto, de órganos (p. ej. la apertura de la boca, sacar la lengua, mover un brazo, etc.), esto es aprendido a través de la experiencia. Por lo que el *body babbling* es un proceso experiencial en el cual el infante mueve partes de su cuerpo repetitivamente para mapear los movimientos con sus respectivas consecuencias sensoriales. Esta propuesta, que resalta la exploración aleatoria como una estrategia para el aprendizaje motriz, es retomada en el concepto conocido como *motor babbling* (Demiris y Dearden, 2005). Éste hace referencia a una fase de exploración exhaustiva, en la cual el agente (en este caso, el bebé) descubre todos los comandos motores posibles, según las restricciones de su cuerpo. Sin embargo, si se considera que el número de combinaciones puede llegar a ser demasiado grande, esta estrategia de exploración aleatoria no provee una explicación satisfactoria para el desarrollo sensorimotriz del infante.

En 2012, Rolf y Steil propusieron el término de *goal babbling*, el cual sugiere que (al igual que Von Hofsten) aún los comportamientos tempranos, como la succión, son acciones dirigidas a objetivos. La idea principal es que los movimientos tempranos constituyen un mecanismo para generar conocimiento mediante la exploración y, por lo tanto, permiten un aprendizaje eficiente de soluciones válidas para el problema de la coordinación. A este aprendizaje, los autores lo llaman un “aprender haciendo”. Rolf y Steil, descartan la idea de la exploración exhaustiva de todos los comandos motores posibles, más bien proponen que el movimiento temprano crea tanto las tareas, como las soluciones para esas tareas, generando así ciclos de aprendizaje (fig. 2.2).

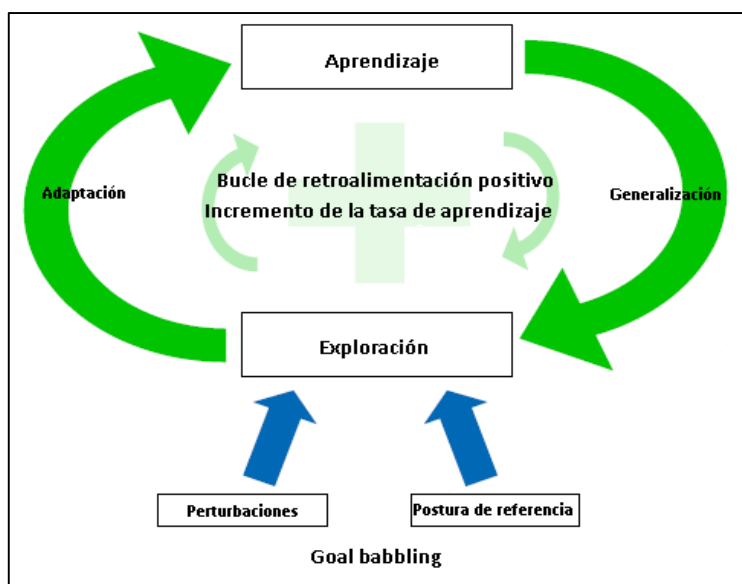


Fig. 2.2. *Goal babbling* (Rolf y Steil, 2012). La exploración y el aprendizaje, mutuamente, se informan, constituyendo un ciclo de retroalimentación que acelera el aprendizaje. (Traducción libre de la autora.)

Si bien, este tipo de aproximaciones (*body, motor y goal babbling*) hacen énfasis en el desarrollo motor como un proceso gradual y continuo, no le dan suficiente relevancia a otros factores que tienen un papel fundamental en el comportamiento motor. Por ejemplo, el entorno.

Respecto a la idea anterior, Adolph y Robinson (2015) proponen que en lo que refiere al comportamiento motor no sólo se trata de aprender ciertos programas motores, ya que secuencias motoras rígidas no son viables en un entorno que constantemente está cambiando. ¿Cómo es que los infantes reconocen lo que pueden o no pueden hacer en una situación determinada? Para estos autores, las posibilidades para la acción dependen del ajuste entre el estado actual del cuerpo y el ambiente, dado que éstos están en un proceso continuo de cambio. Es decir, un ajuste entre percepción y acción, más que la ejecución de programas motores fijos aprendidos. Por ejemplo, las patadas vigorosas de un feto de 10 semanas pueden provocar que éste dé volteretas a través del líquido amniótico. Pero, a la semana 38, cuando el feto está presionado contra la pared uterina, la misma acción (las patadas) ni siquiera producirá la extensión de las piernas. Después del nacimiento, ya sin un ambiente acuoso, pero con bastante espacio para moverse, las patadas contribuirán a la extensión de sus extremidades inferiores. Lo que esta postura trata de acentuar es no sólo la relevancia del sistema nervioso central, sino también el papel fundamental que juega el propio cuerpo y el entorno en el desarrollo de las habilidades motoras. Los movimientos ocurren en un cuerpo y tanto la morfología del cuerpo como el contexto en el que éste se desarrolla determinan la variedad de los movimientos posibles. Entonces, los cambios en la morfología corporal y los cambios en el ambiente modifican las posibilidades para la acción. Debido a que los infantes se desarrollan en un entorno físico, el aprender haciendo involucra una planificación anticipada e innovación. Es decir, para que un comportamiento motor sea eficiente se requiere de control prospectivo.

### **2.1.1. Movilidad espontánea**

De Vries, Visser y Prechtel (1982, 1985) sugiere que, en el ser humano, la emergencia de la movilidad se estima alrededor de la séptima semana de la etapa embrionaria. Los movimientos consisten en pequeñas y simples flexiones de cabeza y torso que duran alrededor de 0.5 a 2 segundos. Alrededor de la novena semana, hay una transición hacia movimientos en los que participan las extremidades. Éstos son conocidos como *movimientos generales*, ya que está involucrado todo el cuerpo y la duración incrementa a varios segundos. La movilidad fetal inicial es generada por circuitos espinales y del tronco cerebral, mientras que los movimientos generales, caracterizados por variabilidad, complejidad y fluidez, denotan el comienzo de la modulación supraespinal (Schomburg,

1990). Los movimientos se incrementan y disminuyen según la etapa del desarrollo y se piensa que son un indicador para conocer la integridad del sistema nervioso central (Newell y Slifkin, 1998). Entre la séptima y la dieciseisava semana de gestación, el feto exhibe una gran variedad de posturas y movimientos, por ejemplo: retroflexión, anteroflexión y rotación de la cabeza, movimientos de mandíbula, succión, deglución, distintos tipos de contacto mano-cara, bostezo, patadas, rotación del cuerpo, estiramiento, respiración, entre otros (De Vries et al., 1982, 1985; Lüchinger, Hadders-Algra, Van Kan y de Vries, 2008). Algunos de ellos emergen como una adaptación a la vida uterina, otros contribuyen a la preparación para el nacimiento y cierta actividad proporciona las bases funcionales para la vida postnatal y la actividad intencional. Por ejemplo, agitar y extender repetidamente los brazos en la ausencia de un estímulo proveerá al bebé la capacidad de, gradualmente, llevar con éxito su mano hacia un objetivo.

### **2.1.2. Variabilidad y selección**

Un hecho fundamental en el desarrollo motor es que las habilidades motoras se vuelven cada vez más consistentes y precisas conforme a la edad y la experiencia (Adolph y Berger, 2006). Lo cual implica que la variabilidad disminuye e incrementa el control (Vereijken, 2010). Sin embargo, si bien para el dominio de un comportamiento motor se requiere cierta disminución de la variabilidad, a la vez, ésta es indispensable para los cambios en la organización de los esquemas motores (Newell y Slifkin, 1998). Dichos cambios no sólo son consecuencias de la edad, sino también son inducidos por los cambios en el entorno en el cual se produce la acción. Por ejemplo, cuando el bebé está aprendiendo a sentarse, el tambaleo es considerado el resultado de la variabilidad en la localización de los segmentos espinales y de la velocidad de los movimientos del tronco (Adolph y Robinson, 2015). La inestabilidad (tambaleo y caídas) disminuye a medida que el bebé aprende que la clave para sentarse es controlar la columna vertebral para que la cabeza y el tronco permanezcan, de manera segura, dentro de la base de apoyo que le proveen sus piernas (Saavedra, van Donkelaar, Woollacott, 2012). A la vez, aprende a predecir y contrarrestar los efectos de la gravedad sobre su cabeza y su tronco (Adolph y Robinson, 2015). También, se ha encontrado que la reducción de la variabilidad respecto al control en la postura es resultado del progreso en la integración sensorimotora (Manchester, Woollacott, Zederbauer-Hylton y Marin, 1989). Así como también, conforme al crecimiento del bebé, van aumentando los grados de libertad que permiten movimientos más complejos (Newell y Slifkin, 1998). Lo cual resulta en un incremento en la independencia de músculos y articulaciones. Esto sugiere una perspectiva dinámica en la que el aumento de la información sensorial tiene el potencial de reducir la variabilidad de los movimientos. Lo

que permite mayor complejidad y control, posibilitando que nuevos o diferentes esquemas de movimiento surjan, desde los cambios en las propiedades del ambiente (Thelen, 1995), del cuerpo y del sistema nervioso.

Por otra parte, la *Teoría de la selección de grupos neuronales* (Edelman, 1993) hace gran énfasis en la variabilidad de los circuitos cerebrales. Acorde a esta propuesta, durante el desarrollo, se generan *repertorios* de circuitos variables (*variabilidad estructural*) que dan lugar a diferentes resultados (*variabilidad dinámica*). Los circuitos son grupos formados por neuronas, fuertemente, interconectadas que suelen compartir propiedades funcionales y descargar de manera, temporalmente, correlacionada. Los primeros repertorios están determinados por la evolución. Son variables debido a los procesos que dirigen la regulación epigenética de las neuronas, por ejemplo: la migración, extensión o retracción (Sporns, Tononi y Edelman, 2000). La variabilidad estructural es resultado de la diversidad de circuitos neuronales y, la interacción entre dichos circuitos da lugar a dinámicas que son, altamente, variables. La variabilidad dinámica es esencial en la generación de acciones motoras en respuesta a la estimulación sensorial, ya que las acciones variables forman un repertorio desde el cual los comportamientos adaptativos son seleccionados (Sporns y Edelman, 1993). Sporns y Edelman (1993) sugieren que la selección ocurre cuando, en un contexto dado, la actividad de uno o varios grupos neuronales específicos contribuyen de manera más significativa al acoplamiento entre las restricciones ambientales y corporales. Este mecanismo de selección está mediado por los cambios entre las conexiones sinápticas (inter e intragrupal) y conlleva al incremento o disminución de las respuestas grupales neuronales. También, permite la discriminación y categorización de la información sensorial entrante y la integración de los procesos perceptuales y motores, para la generación del comportamiento adaptativo. La teoría de la selección grupal neuronal enfatiza en la importancia tanto de la estabilidad de los circuitos neuronales, como en la competencia entre ellos.

Basándose en esta teoría, Hadders-Algra (2000) explica dos tipos de variabilidad: *primaria* y *secundaria*. La variabilidad primaria corresponde a los repertorios primarios (movimientos generales) observados en el feto y recién nacido. Tales repertorios son la base de la exploración (mediante la actividad auto generada y, también, a través de la información sensorial aferente) con la cual se aprenden las posibilidades motoras disponibles según las limitaciones neurobiológicas y antropomórficas establecidas evolutivamente. La hipótesis subyacente es que las redes neuronales localizadas a nivel subcortical (p. ej. estriado y cerebelo) juegan un papel importante en la generación de este tipo de variabilidad. La autora considera que los movimientos generales están presentes hasta los 4 meses, aproximadamente, de la vida postnatal, y son, gradualmente, reemplazados por movimientos dirigidos a objetivos. Esto sugiere cambios en la conectividad de las redes neuronales. A la vez, los cambios en la conectividad permiten la formación de repertorios primarios relacionados con comportamientos motores específicos que son los bloques constructores de las habilidades motoras complejas posteriores. Por

ejemplo, al gatear o controlar la postura la exploración y el continuo procesamiento de la información aferente, progresivamente, conllevan a la selección de patrones de movimiento cada vez más eficientes. Lo cual resulta en una variabilidad adaptativa o secundaria. Este tipo de variabilidad comienza alrededor de los 2 años y se prolonga hasta la adolescencia. La práctica es un elemento fundamental para reducir la variabilidad secundaria, mediante la inducción de la selección de la estrategia más eficiente. En general, la variabilidad en el desarrollo motor contribuye con los procesos selectivos para lograr movimientos adaptativos (Sporns y Edelman, 1993). La variación y la selección son fundamentales para el aprendizaje motor (Adolph y Robinson, 2015).

### **2.1.3. Exploración y *affordances***

En el tema anterior se abordó la variabilidad desde una perspectiva corporal o interna. Sin embargo, también se debe considerar la variabilidad externa o del ambiente, la cual es participe en el desarrollo motor. Adolph y Robinson (2015) se cuestionan ¿cómo los niños enfrentan la novedad y la variabilidad del ambiente? Según los autores, todos los animales desarrollan diferentes soluciones anatómicas y sensoriales para explorar el ambiente, de lejos y de cerca. Sugieren que los infantes extraen información mediante la exploración a distancia y a través de la exploración que implica un contacto directo. En conjunto, los dos tipos de exploración constituyen un “aprender haciendo”. Esto quiere decir que todos los sistemas de exploración tienen en común la búsqueda activa de información, lo cual implica no sólo utilizar las partes del cuerpo en la forma y lugar correcto, sino también moverlas.

Para los humanos, la exploración visual y la movilidad están, intrínsecamente, relacionadas entre sí e involucradas en los dos tipos de exploración. La observación a distancia de un objeto incentiva al bebé a moverse, así como el movimiento le permite la exploración visual de nuevos objetos. Esto quiere decir que la variabilidad del ambiente está determinada por la movilidad y, a la vez, la variabilidad de la movilidad está determinada por el ambiente. Tanto el cuerpo como el entorno del bebé, se desarrollan en conjunto. Por ejemplo, cuando el recién nacido yace boca arriba, su mirada se dirige al techo, cuando yace boca abajo o gatea observa hacia el frente y hacia el suelo, pero cuando se sienta o se pone de pie, todo el lugar está al alcance de su vista (Kretch, Franchak y Adolph, 2014). A la vez, en primera instancia, el bebé utiliza su boca, lengua, labios para explorar objetos. Conforme su postura cambia, eventualmente, predominan las manos. Finalmente, hay un trabajo en

conjunto entre manos, boca y la inspección visual. La exploración, a distancia y por contacto directo, implica una integración multimodal<sup>5</sup> (Soska y Adolph, 2014).

Dada la gran variabilidad del cuerpo y del ambiente, ¿cómo es posible ejecutar ciertas acciones en una situación particular? Gibson (1979) propuso que un organismo distingue entre acciones posibles y no posibles, mediante la percepción de *affordances*. El término *affordance* se refiere a las posibilidades para la acción que dependen del ajuste entre las capacidades corporales del animal y las propiedades físicas del entorno (Adolph y Kretch, 2015). Franchak y Adolph (2014) consideran a los *affordances* como funciones continuas que representan la probabilidad (individual) de lograr un desempeño exitoso a través de una serie de incrementos ambientales. Ya que cada individuo posee un cuerpo distinto (p. ej. tamaño y peso) desarrolla habilidades diferentes. A la vez, cada individuo realiza ciertas tareas, en contextos diversos. Esto implica que los *affordances* también se desarrollan de manera particular e individual (Adolph y Robinson, 2015). Un recién nacido percibe el mundo de manera muy distinta a cómo lo percibe un niño que gatea y, éste, a la vez, percibe el mundo de forma diferente a un niño que camina. Esta postura enfatiza al individuo y su entorno como un sistema interactivo. Los individuos generan información sobre el entorno y deben adaptar sus acciones, así como el entorno provee al individuo oportunidades y recursos para la acción e información que especifica esas oportunidades y recursos (Adolph y Kretch, 2015).

Recapitulando, los cambios en la variabilidad son resultado tanto del desarrollo, del aprendizaje, como de las disposiciones del ambiente. La variabilidad es una característica inherente a cada movimiento que se hace (o incluso que se repite), a pesar de la práctica (Sporns y Edelman, 1993) y el contexto. Por ejemplo, al intentar recoger un objeto, el infante debe ajustar con precisión la fuerza de carga y de agarre para levantarlo, no soltarlo o romperlo (Forssberg et al., 1991). O al intentar caminar a través de una superficie resbalosa o inclinada, el infante debe adaptar la frecuencia y longitud de sus pasos, así como conseguir un balance apropiado (Gill, Adolph y Vereijken, 2009). Aprender soluciones fijas imposibilitaría la adaptabilidad de los movimientos a las demandas del ambiente. Una variabilidad *funcional*, es decir, ni mucha ni muy poca (Fetters, 2010), permite la planeación y ejecución de distintas estrategias para lograr movimientos complejos, adaptativos y refinados. Tanto el aprendizaje perceptual, el aprendizaje motor y el desarrollo implican un proceso de extensión de *affordances* y la adquisición de nuevas posibilidades para la acción (Franchak y Adolph, 2014).

---

<sup>5</sup> El término multimodal hace referencia a la participación de dos o varios sistemas.

## **2.2. Procesos mnémicos: codificación, consolidación, reconsolidación y recuperación**

El aprendizaje motor es un término general que se utiliza para cualquier cambio relacionado con la práctica en el desempeño motor (Shmuelof y Krakauer, 2011). El resultado de dicho aprendizaje es considerado una memoria motora, la cual permite al organismo mejorar u optimizar su desempeño (Criscimagna-Hemminger y Shadmehr, 2008). En este trabajo, una memoria motora puede entenderse como un esquema interno, concerniente al movimiento, que es dependiente de la experiencia y se codifica en las estructuras espacio-temporales de los circuitos neuronales involucrados con la acción. Debido a que el aprendizaje motor comprende distintos procesos (p. ej. secuencias o adaptación) las memorias motoras pueden consolidarse durante periodos de tiempo diferentes y en localizaciones anatómicas distintas (Krakauer y Shadmehr, 2006).

Según Dudai (2004), la consolidación de la memoria se refiere a la estabilización progresiva, posterior a la adquisición de una memoria a largo plazo. Así como también, a la fase durante la cual tal estabilización toma lugar. La consolidación hace referencia a diferentes tipos de procesos y mecanismos, involucrados en los distintos niveles de la organización cerebral (p. ej. molecular, celular, funcional, etc.). El autor distingue entre dos tipos de procesos cerebrales:

### **1. Consolidación sináptica:**

Es un proceso rápido (minutos a horas) que depende de las sinapsis, cuerpos y núcleos neuronales. Involucra la modificación postraducciona de proteínas sinápticas, activación de factores de transcripción, modulación de la expresión génica en las sinapsis y el cuerpo celular, y la reorganización de las proteínas sinápticas (incluyendo receptores en la membrana y elementos citoesqueléticos). Todo esto culmina en la remodelación sináptica, la cual se asume hace estable a una memoria.

### **2. Consolidación del sistema:**

Es un proceso lento (semanas, meses, años) que implica la reorganización de los circuitos cerebrales que codifican a las memorias. El trazo de memoria puede extenderse a nuevos sitios del cerebro y, al mismo tiempo, desvincularse con partes de los circuitos que, inicialmente, subyacieron a su adquisición.

Respecto a la memoria motora y este segundo proceso de consolidación, se ha reportado que distintas áreas cerebrales podrían estar involucradas dependiendo del tipo de tarea. Por ejemplo, Ungerleider, Doyon y Karni (2002), usando resonancia magnética funcional (fMRI), encontraron que el aprendizaje de movimientos secuenciales de los dedos

produce una reorganización lenta en la corteza motora primaria (M1), que puede durar semanas. También, sugieren que a este cambio en M1 le siguen cambios más rápidos y dinámicos en el cerebelo, el estriado y otras áreas corticales relacionadas con lo motor, durante el transcurso de días. Muellbacher et al. (2002) utilizaron estimulación magnética transcraneal para indagar sobre la participación del área M1 en el proceso de consolidación y respecto al aprendizaje de secuencias de movimientos con los dedos. Encontraron que, efectivamente, la estimulación post adquisición en M1 interrumpía la retención de la mejora en el desempeño aprendido al realizar la tarea. Concluyendo que M1 está involucrada en el proceso de consolidación durante etapas tempranas de la adquisición de esa habilidad motora. Doyon et al. (2002), usaron fMRI para rastrear el curso temporal de los cambios en la activación a lo largo de varias áreas cerebrales, durante el aprendizaje de una secuencia de movimientos (paradigma: Tarea serial de reacción de tiempo). Encontraron que, en la etapa temprana o inicial del aprendizaje, la activación se observaba en la corteza del cerebelo y, mediante la práctica, la actividad se transfería al núcleo dentado del cerebelo. A la vez, con la extensión de la práctica se observó un cambio en la actividad desde el área cerebelo-corteza a estriado-corteza.

Shadmehr y Holcomb (1997) usando tomografía por emisión de positrones, encontraron que después de 6 horas de una sesión de práctica, se involucran nuevas regiones cerebrales en la realización de la misma tarea. Los cambios registrados en la actividad cerebral fueron: de regiones prefrontales de la corteza a la corteza premotora, parietal posterior y estructuras de la corteza cerebelar. Esto sugiere que los cambios en los estados neuronales subyacen a la estabilidad funcional de una memoria motora. Según la evidencia reportada por estos autores, los cambios en la estabilidad estructural y funcional de las memorias motoras adquiridas coinciden con la disminución de la activación de estructuras prefrontales y un incremento en las regiones del cerebro donde las memorias motoras a largo plazo se podrían almacenar. Por lo cual, los cambios en los estados neurales contribuyen a la consolidación. Acorde a los autores, una posible función de la corteza prefrontal es almacenar temporalmente información sensorimotora para su uso a corto plazo y con la práctica, cuando la tarea se automatiza, otras estructuras motoras (p. ej. el cerebelo) asumen un rol más importante.

Este tipo de estudios tiene varias implicaciones:

- 1- La consolidación de una memoria motora no es instantánea (Hebb, 1949), se requiere cierto periodo posterior a la práctica. Sin embargo, cabe aclarar que no es el tiempo lo que determina la susceptibilidad o estabilidad de una memoria, sino su estado funcional: un trazo activo (recuperado) puede ser truncado o reforzado, mientras que un trazo inactivo (almacenado) es inmune a tal manipulación. Por lo que la estabilidad es, bajo ciertas condiciones, efímera (Dudai, 2004).
- 2- La consolidación de una memoria motora implica cambios en los estados neurales que subyacen a su estabilidad funcional (Shadmehr y Holcomb, 1997).



- 3- Si el estado neuronal hace referencia a una memoria motora y, dado que el estado neuronal, a través de la práctica, puede cambiar. Entonces, la naturaleza y funcionalidad de una memoria motora es dinámica.

Tradicionalmente, se había considerado que una vez consolidada una memoria es estable y resistente a la interferencia<sup>6</sup> (p. ej. McGaugh, 1966). Sin embargo, se ha postulado que cuando una memoria es recuperada se encuentra en un estado lábil, es decir, se vuelve sensible a la interferencia. Por lo que esta memoria experimenta un proceso de reconsolidación (Sara, 2000; Dudai, 2004, 2006; Alberini, 2005). Sin embargo, la reconsolidación no es re-consolidación (Dudai, 2006). Debido a que, si bien los procesos de consolidación y reconsolidación dependen de la síntesis de proteínas, difieren en sus características moleculares y temporales (Alberini, 2005). Acorde a Lee (2009) la reconsolidación no representa simplemente una reestabilización automática de una memoria recuperada, sino que es un proceso que presenta una oportunidad para la modificación adaptativa de la memoria.

Dado que la dinamicidad es considerada una característica fundamental de la memoria motora, la hipótesis a la que se atañe la presente investigación es que este el estado lábil que se genera en una memoria mediante su reactivación permite que nueva información sea asociada con dicha memoria (Alberini, 2005; Tronel, Milekic y Alberini, 2005). De manera general, el proceso de recuperación hace referencia a la reactivación de patrones de actividad neuronal que genera predicciones propioceptivas. Por lo que se sugiere que el proceso de recuperación involucra una fusión entre la información pasada y la información novedosa, dando como resultado la reconstrucción de una memoria (Dudai, 2004). El proceso de reconsolidación permite la actualización de las memorias y, a la par con el proceso de recuperación, contribuye a su función predictiva.

Estos tres procesos: consolidación, reconsolidación y recuperación, son sumamente relevantes para la propuesta a la que se pretende llegar en esta investigación, por lo que serán retomados en el capítulo 5.

---

<sup>6</sup> Proceso que implica una alteración o perturbación en un trazo de memoria.

## 2.3. Ejecución

### 2.3.1. Control prospectivo

En un mundo y un cuerpo tan variable, para que las acciones sean exitosas, adaptativamente, deben ser planificadas y seleccionadas prospectivamente. Es decir, deben anticipar el futuro inmediato. Por ejemplo, los infantes deben levantar sus pies para evitar tropezar con un obstáculo (Franchak, Kretch, Soska, y Adolph, 2011) o girar su cuerpo para atravesar aberturas estrechas (Franchak, Celano y Adolph, 2012). Adolph y Robinson (2015) sugieren que el control prospectivo se manifiesta desde etapas muy tempranas del organismo (p. ej. el feto abre la boca en anticipación al pulgar) y mejora con la edad y la experiencia. Esto es posible debido a la vinculación estrecha entre lo que el infante quiere hacer y lo que la situación requiere. Los movimientos, organizados como acciones, se inician con una intención o motivación, están definidos por un objetivo y son guiados por la retroalimentación entre el cuerpo y el ambiente. Por ejemplo, el agarre de un objeto (fig. 2.3) puede ser ejecutado de diversas maneras, sin embargo, la acción, como resultado, estará determinada tanto por las características del objeto como por lo que se pretenda hacer con él. En este sentido, la flexibilidad del comportamiento es esencial para el control prospectivo (Adolph, Joh, Franchak, Ishak, y Gill, 2008).

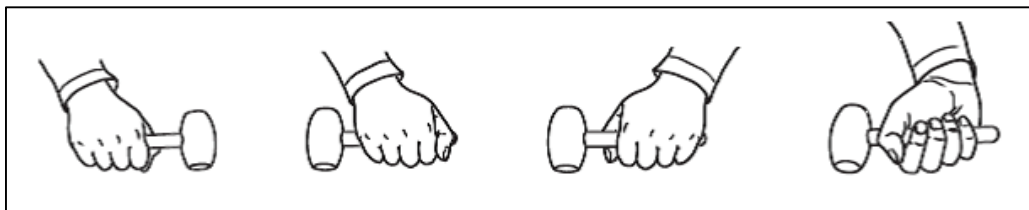


Fig. 2.3. Varias configuraciones para agarrar un objeto (Adaptado de Adolph y Robinson, 2015).

Según Adolph et al. (2008) la flexibilidad hace referencia a la naturaleza creativa e improvisadora de la acción. Para estos autores, más que aprender soluciones particulares para problemas conocidos, los infantes aprenden cómo descubrir nuevas soluciones para nuevos problemas. A la vez, consideran que la información perceptual es la clave para la flexibilidad del comportamiento. La retroalimentación perceptual permite que los movimientos sean controlados prospectivamente, no sólo ser reactivos a una perturbación inesperada. Los movimientos son prospectivos cuando sus modificaciones son anticipadas.

Por lo que el control prospectivo requiere anticipar un cambio corporal y sus consecuencias en el entorno.

Para evaluar la habilidad de los infantes al enfrentar situaciones novedosas, Adolph et al. (2008) realizaron un experimento en el cual infantes caminantes (14 meses) tenían que atravesar un camino que consistía en tres plataformas (fig. 2.3): dos de ellas completamente horizontales, vinculadas por una plataforma intermedia que constaba de una pendiente, la cual era ajustada en incrementos de  $2^\circ$ , entre un rango de  $0^\circ$  a  $36^\circ$  de inclinación. La pregunta que se intentaba responder fue si los infantes eran capaces de detectar diferentes posibilidades para caminar sobre pendientes (seguras y riesgosas) y ajustar su comportamiento según la novedad que implicaba la situación. A lo cual, se encontró que los infantes mostraron gran flexibilidad al modificar sus patrones de movimiento para caminar, según el grado de inclinación de la pendiente. También, que después de un breve periodo de exploración, desarrollaron distintas estrategias para trasladarse por la pendiente, como deslizarse, gatear, etc. (fig. 2.4.). En los casos de mayor riesgo, se rehusaron a atravesar la pendiente. Esto condujo a los autores a sugerir que las decisiones motoras de los infantes están orientadas a las posibilidades actuales para la acción. Los infantes reúnen información perceptual que subyace a sus decisiones motoras y modifican tanto su actividad exploradora en curso, como la secuencia de sus movimientos, de acuerdo a las limitaciones impuestas por el entorno. Por lo que los infantes son capaces de utilizar la novedad para idear nuevos recursos y poder adaptarse a los cambios.

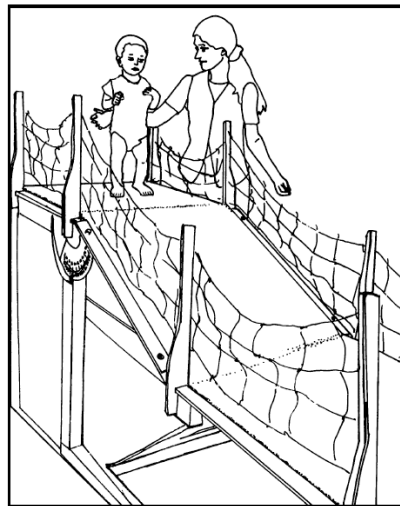


Fig. 2.4. Puente de tres plataformas (Adolph et al., 2008)

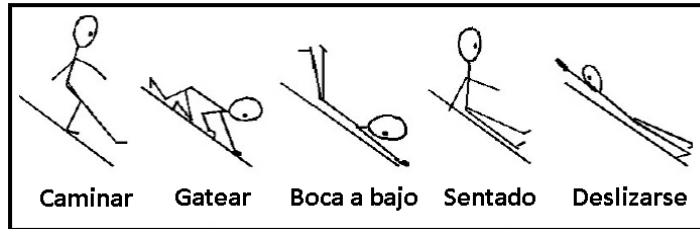


Fig. 2.5. Estrategias para atravesar la pendiente (Adolph et al., 2008).  
(Traducción libre de la autora.)

El control prospectivo está compuesto por diversas estrategias: formular un plan, modificar los movimientos en curso, según sea necesario, y descubrir nuevos recursos en la marcha (Adolph y Robinson, 2015). Por ejemplo, como se mencionó anteriormente, agarrar y levantar un objeto requiere la combinación de fuerzas. Supóngase que el infante está familiarizado con determinado objeto de plástico (objeto 1) y se encuentra con un objeto muy similar, pero elaborado con cerámica (objeto 2). ¿Qué pasa cuando el infante al intentar agarrar el objeto 2 se encuentra con que no era lo que se esperaba (objeto 1)? En este caso, el plan formulado por el infante debe modificarse debido a que tanto la textura como el peso del objeto no coinciden con el plan original. Esta modificación requiere retroalimentación táctil y propioceptiva para ajustar las fuerzas de agarre-carga y la posición de los dedos, en caso de ser necesario. Este replanteamiento proporciona al infante un conocimiento que podrá utilizar en nuevas situaciones o escenarios futuros. Aunque, cabe mencionar que conlleva años poder refinar la destreza manual, el tiempo de contracción muscular, la velocidad motora y la resolución espacial táctil (Adolph y Robinson, 2015). Por lo que la precisión de agarre se desarrolla gradualmente y no es resultado de un único encuentro con un objeto. Esto implica que la flexibilidad es aprendida (Adolph et al., 2008), es decir, se adquiere y con ella se optimiza el control prospectivo de los movimientos.

De acuerdo con Von Hofsten (2004) el control prospectivo está basado en el conocimiento de regularidades que gobiernan a los acontecimientos en el mundo, y en las habilidades para extraer información, orientada al futuro, desde los sentidos. Por lo que durante la acción se debe predecir lo que pasará después. Con la prospección de la acción se enfatiza que la guía de los movimientos es la percepción, no la adquisición de programas motores fijos. Es en este sentido que la función esencial del sistema de memoria motora es contribuir a la generación de predicciones y no sólo fungir como un almacén de lo aprendido. Sin embargo, en este punto, aún queda abierta la cuestión respecto a ¿de qué manera la percepción y la acción se integran de manera flexible para lograr los objetivos deseados? Este tema se desarrollará a continuación.

## Capítulo 3

### Percepción y acción

Al hablar de percepción, se hace referencia a dos tipos de procesamiento: *bottom-up* y *top-down*. El procesamiento *bottom-up* depende de los estímulos sensoriales. Es considerado un procesamiento *ascendente* que va de las formas simples a las complejas. Por ejemplo, al encontrarnos con un árbol, toda la información correspondiente a dicho estímulo es llevada desde la retina hasta la corteza (en este caso visual) del cerebro. Mientras que el procesamiento *top-down*, generalmente, está relacionado con procesos cognitivos de alto nivel. Es considerado un procesamiento *descendente*, que depende del conocimiento previo del mundo. Por ejemplo, en la figura 3.1, somos capaces de reconocer la imagen como un árbol, debido a nuestra experiencia. Se considera que estas dos formas de procesamiento podrían corresponder a la organización jerárquica de la corteza cerebral y al tipo de conectividad que hay entre las poblaciones neuronales (Friston, 2005).



Fig. 3.1. Ejemplo de procesamiento *top-down*.

Imagen tomada de <https://es.pinterest.com/pin/422212533797123282/>

Enfoques tradicionales de la percepción (p. ej. Marr, 1982) proponen que ésta depende en mayor parte del procesamiento *bottom-up*. El flujo principal de la información es ascendente y proveniente de los estímulos sensoriales. En este sentido, el procesamiento *top-down* juega un papel modulador atencional. Debido a que, según esta perspectiva, la percepción se trata de un proceso de acumulación e integración.

Desde otras posturas (p. ej. el Cerebro Predictivo) se hace énfasis en el procesamiento *top-down*. El flujo principal de la información es descendente y determina cómo el conocimiento previo influencia y guía el procesamiento de la información sensorial. Según estos enfoques, dados los niveles de ambigüedad y ruido que están siempre presentes en el ambiente y el sistema neuronal, tales sesgos son cruciales para facilitar y optimizar el procesamiento de los eventos actuales. Independientemente, si se trata del reconocimiento de objetos, ejecución de movimientos o reacciones emocionales (Bubic, Von Cramon y Schubotz, 2010). En este sentido, la percepción nos permite reconocer las causas de la sensación (Adams, Shipp y Friston, 2013).

Tradicionalmente, el sistema perceptual y el sistema motor habían sido considerados, meramente, como dispositivos periféricos de entrada y salida, respectivamente (Wilson, 2002). Según Barsalou (2008) las teorías estándar de la cognición asumen que el conocimiento reside en el sistema de memoria semántico<sup>7</sup> y está representado por símbolos amodales<sup>8</sup>, independientes de la percepción y la acción. Sin embargo, hay posturas que defienden que la cognición depende, totalmente, del éxito de la interacción del organismo con el entorno (p. ej. Shapiro, 2013; Aydede y Robins, 2009). Por lo que, para este tipo de aproximaciones, la importancia e interacción de estos dos sistemas es fundamental.

La idea que destaca la relevancia del cuerpo para la percepción, y en general para la cognición, no es del todo nueva; ya había sido planteada, por ejemplo, en la teoría ideomotora de James (1890), la fenomenología de Merleau Ponty (1975), la teoría de los *affordances* de Gibson (1977), las ideas de Piaget (1952, 1976) sobre el desarrollo de la inteligencia del niño, o el enactivismo de Varela (1988). Este tipo de proposiciones, actualmente, subyacen a la propuesta conocida como *cognición corporizada*, la cual hace énfasis sobre la emergencia de las habilidades cognitivas desde la base de las habilidades sensorimotoras y de la interacción de los organismos con el ambiente en el que se desarrollan.

En este sentido, Wolpert (2011) sugiere que la principal función del cerebro es producir movimientos adaptativos y complejos, debido a que el movimiento es la única manera de modificar el mundo que nos rodea. Para este autor, todos los procesos o estados cognitivos son relevantes sólo en la medida en que conducen o suprimen movimientos futuros. Llinás y Roy (2009) sugieren que los organismos que se mueven de manera intencionada tienen una clara ventaja selectiva. Estos movimientos intencionados son el resultado de un proceso evolutivo, en el cual el sistema nervioso ha desarrollado ciertas estrategias, de las cuales, un elemento clave es la predicción. Para el autor, la predicción es la habilidad para anticipar el resultado de una acción, con base en la información sensorial actual y las experiencias aprendidas, previamente, o mediante los instintos heredados. Esto

---

<sup>7</sup> Se refiere a nuestro conocimiento declarativo sobre el mundo (Martin y Chao, 2001).

<sup>8</sup> Un símbolo amodal puede considerarse como una representación abstracta.

quiere decir que un organismo que pueda predecir sus movimientos, logrará que éstos sean más adaptativos. Debido a que el movimiento no es una mera respuesta a los estímulos del ambiente, más bien se trata de una anticipación de sus consecuencias sensoriales.

Como se mencionó en el tema 1.3, la unidad funcional perceptual-motora, es una de las ideas que fundamentan al Cerebro Predictivo. Según Friston (2005), la hipótesis principal de esta propuesta es que el cerebro ha evolucionado, esencialmente, para inferir las causas de los cambios en sus entradas sensoriales. Lo cual quiere decir que el cerebro intenta anticipar los estímulos sensoriales actuales y, activamente, “toma muestras” de los estímulos externos para identificar sus causas. En este contexto, la función del sistema nervioso central es generar inferencias, las cuales son puestas a prueba mediante el movimiento.

Todas las propuestas mencionadas anteriormente destacan la idea de que, así como la percepción guía el movimiento, éste a la vez permite al organismo buscar evidencia en el entorno que confirme y refine las predicciones, con el objetivo de optimizar el comportamiento. De ahí que la cognición más que ser centralizada y abstracta, tiene raíces profundas en el procesamiento sensorimotor (Wilson, 2002). De acuerdo a Van Der Wel, Sebanz y Knoblich (2013) la percepción y la acción están cimentadas en las propiedades físicas del cuerpo, así como en mundo externo con el que se interactúa. Por lo que la percepción y la acción no son procesos que ocurren aisladamente entre ellos, ni de los otros procesos cognitivos (p. ej. la memoria y las emociones). Más bien, son aspectos integrales e interactivos de la cognición. Según la *Teoría de la codificación común* (Prinz, 2005) las acciones están codificadas en términos de los efectos perceptuales que deberían generar. Es decir, al realizar un movimiento se genera una asociación bidireccional entre el patrón motor y los efectos sensoriales que produce. Dichas asociaciones pueden ser, posteriormente, utilizadas para ejecutar un movimiento, anticipando sus efectos (Hommel, 2004).

A continuación, se revisarán, de manera un poco más profunda, un par de propuestas que han sido muy influyentes al explicar el vínculo intrínseco entre la percepción y la acción. Se espera que el análisis de estas ideas pueda aportar ciertos elementos que permitan una mejor comprensión de las aproximaciones predictivas, particularmente, el Procesamiento Predictivo, que se abordará en el capítulo siguiente. La primera propuesta hace referencia a un proceso de *simulación* que es considerado como la base del comportamiento motor y la percepción. La segunda propuesta plantea la existencia de *modelos internos* que subyacen a los sistemas sensoriales y cuya función es codificar y simular información sensorimotora. Estas propuestas se consideran relevantes para explicar cómo es que el cerebro puede anticipar las consecuencias sensoriales de las acciones que realiza un agente.

### 3.1. Teoría de la simulación

La noción de simulación es usada en diferentes dominios, con diferentes significados. Respecto al estudio del sistema motor, el proceso de simulación puede entenderse como la reactivación, consciente o no consciente, de acciones ejecutadas, previamente, almacenadas en la memoria (Decety y Grèzes, 2006). Por lo que la simulación es un proceso funcional que posee cierto contenido representacional (Gallese y Sinigaglia, 2011).

Para Hesslow (2002, 2012) el pensamiento es una interacción simulada con el entorno. Su propuesta es conocida como *Teoría de la simulación de la función cognitiva*; y la defiende con tres ideas principales: simulación de la acción, simulación de la percepción y anticipación. La primera se refiere a que el comportamiento puede ser simulado, en el sentido de que al imaginar u observar acciones se activan estructuras motoras cerebrales de manera similar a cuando se realiza la acción; sin embargo, en el primer caso, se inhibe la ejecución. La segunda idea hace referencia a que imaginar algo es bastante similar a realmente percibirlo. La diferencia radica en que cuando se imagina es el cerebro quien genera la actividad perceptual, no la estimulación del entorno. La tercera idea sugiere que tanto las acciones simuladas como las realizadas provocan simulaciones perceptuales de sus consecuencias sensoriales (fig. 3.2).

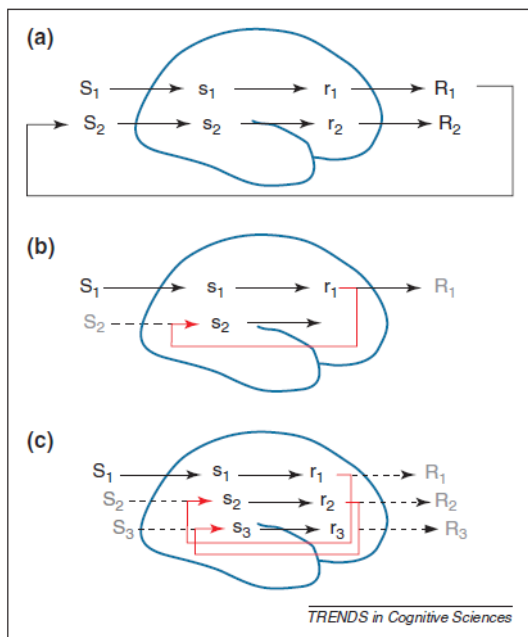


Fig. 3.2. Simulación interna (Hesslow, 2002)

- La situación  $S_1$  induce la actividad  $s_1$  en el córtex sensorial, la cual conlleva a la preparación de la respuesta  $r_1$ . Si ésta última es llevada a cabo, incita una situación sensorial  $s_2$ .
- Una relación predecible entre una respuesta y el estímulo consecuente permite que se formen asociaciones (rojo) de manera que las preparaciones de las respuestas generarían, directamente, actividad perceptual.
- Si la actividad perceptual generada puede inducir la preparación de una respuesta, debería ser posible simular secuencias largas de respuestas y sus consecuencias sensoriales.



Esto quiere decir que una acción simulada induce cierta actividad perceptual parecida a aquella actividad que hubiera ocurrido si la acción se hubiera llevado a cabo. Por ejemplo, Meister et al. (2004) realizaron un estudio con pianistas en el que se demostró que tanto al tocar como al imaginar tocar una pieza particular de música se activan las áreas similares de la corteza frontal y parietal. Para Hesslow, la simulación perceptual puede inducir aprendizaje motor y lo que percibimos no sólo está determinado por el entorno, también por nuestro comportamiento. Por lo tanto, considera que tanto la imaginación como los recuerdos pueden ser considerados simulaciones perceptuales y motoras.

Jeannerod (1994, 2001) menciona que diversos estudios en los que se utilizan técnicas para mapear la actividad cerebral, medir la excitabilidad cortical o la actividad de los efectores periféricos, proveen evidencia de la activación del sistema motor durante etapas *encubiertas* de una acción. Es decir, hay actividad no sólo durante la realización de acciones intencionales, sino también con acciones imaginadas, reconocimiento de herramientas, aprendizaje por observación, entre otros estados cognitivos. La hipótesis que subyace a este tipo de descubrimientos es que el sistema motor es parte de una red de simulación que se activa bajo una variedad de condiciones en relación a la acción. Por lo cual, el proceso de simulación no sólo configura al sistema motor para que pueda anticipar la ejecución del movimiento, sino que también provee al organismo con información sobre la viabilidad de acciones potenciales.

Estas dos formas de entender el concepto de simulación (Hesslow, 2002, 2012; Jeannerod, 1994, 2001) difieren, principalmente, en el grado de consciencia en que ocurre el proceso. Por lo cual Decety y Grèzes (2006) proponen una distinción entre simulación *offline* o consciente y simulación *online* o no consciente. La idea principal es que las acciones están representadas en el sistema nervioso central y pueden ser activadas de manera intencional o automáticamente. Sin embargo, estos dos niveles no son independientes, más bien representan dos aspectos distintos de un proceso común.

### **3.2. Modelos internos**

Los humanos manifiestan un repertorio enorme de comportamientos motores que les permite interactuar con una gran diversidad de objetos, bajo una gran variedad de entornos diferentes (Wolpert y Kawato, 1998). Por ejemplo, desde mover un sólo dedo hasta ejecutar una sofisticada rutina de baile.

Shadmehr, Smith y Krakauer (2010) sugieren que una de las preguntas fundamentales a la que se enfrenta el estudio del control motor es cómo los organismos

realizan movimientos precisos dirigidos a ciertos objetivos. Según estos autores, el sistema motor se enfrenta a dos problemas para lograr dicho control. El primer problema se debe a que la retroalimentación sensorial es ruidosa y presenta un retraso, lo cual puede ocasionar que los movimientos sean imprecisos e inestables. El segundo problema es que la relación entre un comando motor y el movimiento que produce es variable, dado que tanto el cuerpo como el ambiente pueden cambiar. Por lo cual, una solución para ambos problemas es la construcción de modelos internos adaptivos del cuerpo y del entorno que se usen para producir movimientos calibrados, y así mejorar la habilidad del sistema sensorial para predecir el estado del cuerpo y del mundo a su alrededor.

El concepto de modelo interno se originó en la teoría del control clásica (Jordan y Rumelhart, 1992) y, más recientemente, es utilizado en ciencias cognitivas (Kawato, 1999) para dar cuenta de cómo el sistema motor aprende y reproduce secuencias de movimientos. Según Wolpert, Ghahramani y Jordan (1995) la noción de modelo interno se refiere a un sistema que simula el comportamiento de un proceso natural; existiendo dos variedades principales (fig. 3.3):

**1. Modelo directo o predictor:**

Sistema que simula el flujo causal de un proceso prediciendo su estado futuro, dado el estado y el comando motor actual. Es decir, es una representación del sistema motor que usa el estado actual, de dicho sistema, y un comando motor para predecir su estado futuro.

**2. Modelo inverso o controlador:**

Sistema que invierte el flujo causal estimando el comando motor que generó la transición de un estado particular. En otras palabras, es una representación del sistema motor que provee de un comando motor, dado un estado sensorial actual, para producir un movimiento deseado.

Wolpert y Kawato (1998) proponen una arquitectura neural modular basada en múltiples modelos construidos tanto por modelos directos e inversos. Considérese lo siguiente: debido al número de objetos, de entornos y sus posibles combinaciones, las cuales influyen en la dinámica del brazo, por ejemplo, el sistema motor debe ser capaz de proveer comandos motores apropiados que correspondan a los diversos y diferentes contextos que probablemente sean experimentados. Dada la abundancia de probables acciones, hay dos estrategias cualitativamente distintas para el control motor y el aprendizaje. La primera es usar un controlador (modelo inverso) el cual utiliza toda la información contextual para producir un comando motor apropiado. Sin embargo, este controlador podría demandar una enorme complejidad para considerar todos los escenarios posibles, dado que, si el controlador no pudiera realizar esta tarea, tendría que

adaptarse cada vez que el contexto del movimiento cambia, lo cual produciría errores y retrasos importantes en la ejecución del comando motor y, por lo tanto, la acción no cumpliría su objetivo. La segunda estrategia propone una aproximación modular en la cual coexisten múltiples controladores que corresponden a un contexto, o conjunto pequeño de contextos, acompañados de predictores (modelos directos). Según el estado actual, un modelo directo del brazo predice, por ejemplo, su posición y velocidad en un estado futuro. Mientras que el controlador provee del comando motor que causa un cambio deseado en el estado actual.

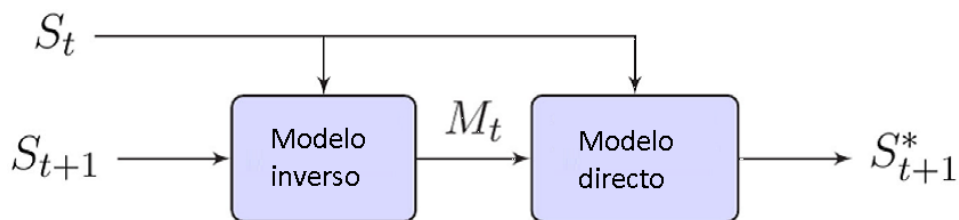


Fig. 3.3. Modelos internos: inverso y directo (Schillaci, Hafner y Lara, 2016). Las acciones conjuntas de los dos modelos pueden producir simulaciones internas de ciclos sensorimotrices. El modelo directo predice una consecuencia sensorial  $S_{t+1}$  de un comando motor  $M_t$  aplicado a una situación sensorial inicial  $S_t$ . El modelo inverso provee un comando motor necesario  $M_t$  a una situación sensorial actual  $S_t$  para obtener una situación sensorial deseada  $S_{t+1}$ .

Blakemore, Wolpert y Frith (2000) abordan el tema de por qué una persona no se puede hacer cosquillas a sí misma. Proponen que la atenuación de la estimulación táctil autoproducida se debe a predicciones sensoriales generadas por un modelo directo del sistema motor. Esto quiere decir que cuando un movimiento es auto producido sus consecuencias sensoriales pueden ser predichas con precisión, y dicha predicción puede ser utilizada para atenuar los efectos sensoriales del movimiento. Los autores proponen que, en orden de generar predicciones, el sistema nervioso central contiene modelos directos, los cuales simulan aspectos externos del mundo y del sistema motor para capturar la relación causal entre las acciones y sus consecuencias. En la figura 3.4 se representa un modelo directo para determinadas consecuencias sensoriales de un movimiento. Con base en un comando motor, se genera una copia de dicho comando la cual se utiliza para generar una predicción de las consecuencias sensoriales de la acción motora que se lleva a cabo. Luego, la predicción se compara con la retroalimentación sensorial actual del movimiento.

En el caso de las cosquillas, no hay discrepancia sensorial entre la predicción y la retroalimentación sensorial. Por lo cual, la precisión de la predicción atenúa los efectos sensoriales del movimiento auto producido.

Acorde a los autores, las consecuencias sensoriales de los movimientos autogenerados se perciben de manera diferente, debido a que cuando son causados por factores externos, aunque sensorialmente sean idénticos, esas sensaciones no están asociadas a ningún comando motor del individuo. Por lo que sus efectos no pueden ser predichos por el modelo directo.

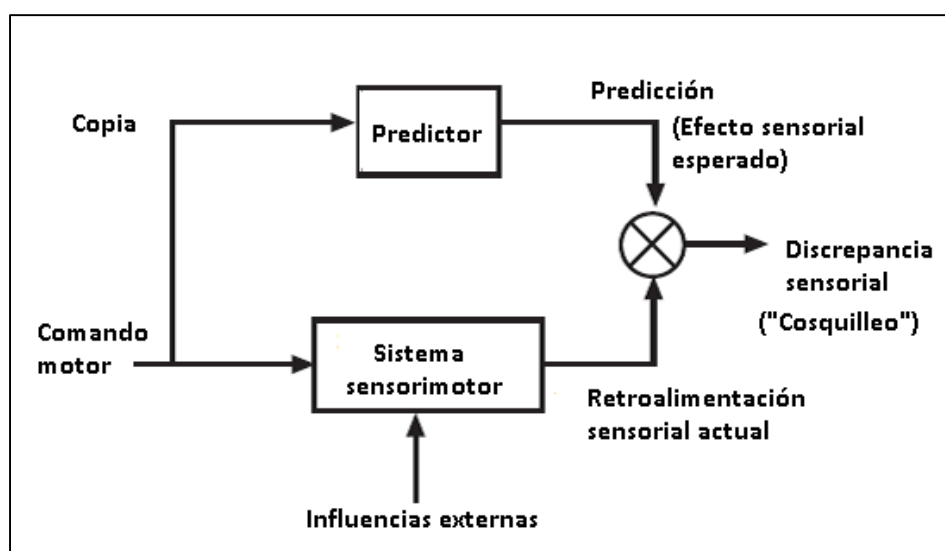


Fig. 3.4. Representación de un modelo directo aplicado al caso de las cosquillas (Blakemore et al., 2000). Traducción libre de la autora

Blakemore et al. (2000) argumentan que la existencia de los modelos directos es relevante debido a que nos permiten seleccionar los estímulos que corresponden a eventos externos, potencial y biológicamente, significativos que se presentan simplemente como consecuencia de nuestras propias acciones motoras. También, nos permite mantener una estabilidad perceptual en la presencia de movimientos autoproducidos, como en el caso de los movimientos sacádicos oculares.

En resumen, los modelos internos tienen un papel central en la codificación de las simulaciones sensorimotoras, debido a que integran información de distintas modalidades y proveen representaciones multimodales que codifican las dinámicas del sistema motor (Wilson y Knoblich, 2005).

## Capítulo 4

### Procesamiento Predictivo

En 1860, Hermann von Helmholtz propuso que los sistemas sensoriales tienen la función de inferir las causas sensoriales desde sus efectos corporales. Por lo que describió la percepción como un proceso de inferencia probabilística, basada en el conocimiento. Sus planteamientos tuvieron un gran impacto en las ciencias computacionales y, posteriormente, en las neurociencias. Estas ideas proporcionaron una visión innovadora respecto a cómo lograr el aprendizaje en las máquinas, cómo optimizar el procesamiento y la transmisión de la información, y cómo explicar la percepción de los sistemas biológicos (Clark, 2013).

En consonancia con las hipótesis de Helmholtz, Clark (2015a) sugiere que el objetivo principal del cerebro<sup>9</sup> es aprender sobre el mundo para predecir sus propios patrones de estimulación sensorial. Lo cual quiere decir que, más que esperar pasivamente a ser bombardeados por los estímulos sensoriales, nuestro cerebro, continuamente, se da a la tarea de generar predicciones para anticipar lo que está por ocurrir. La propuesta de Andy Clark se conoce como Procesamiento Predictivo (PP), debido a que hace énfasis en cómo el cerebro procesa la información para la generación de predicciones. Como se mencionó anteriormente, el PP es el marco teórico principal en que se sustenta esta investigación. Pero, antes de ahondar en dicha propuesta, a continuación, se ofrece una breve explicación de lo que se debe entender por predicción.

Bubic et al. (2010) mencionan que a través de la historia de las ciencias cognitivas se han utilizado conceptos como: predicción, anticipación, expectación, proyección o preparación, respecto al procesamiento predictivo<sup>10</sup>. Sin embargo, todos estos conceptos no siempre transmiten el mismo significado y, rara vez, se diferencian. Por ejemplo, Butz et al. (2003) distinguen entre anticipación y predicción. Según estos autores, la predicción se refiere a la representación de un evento, mientras que la anticipación describe el impacto de las predicciones en el comportamiento actual. Gilbert y Wilson (2007) hablan de la proyección como la habilidad de pre-experienciar el futuro mediante la simulación mental, pero la simulación carece de la riqueza y los detalles de la percepción genuina. Schacter et al. (2007) utilizan el término proyección para referirse a una orientación general hacia el futuro. En el sentido de que la información almacenada es continuamente usada para imaginar, simular, planear, predecir y recordar llevar a cabo eventos futuros.

---

<sup>9</sup> En Clark (2013) se hace referencia al cerebro mamífero. En este trabajo se considera al cerebro humano.

<sup>10</sup> Cabe señalar que el artículo de Bubic et al. (2010) cuando se utiliza el concepto “procesamiento predictivo” no se señala, de manera específica, a la propuesta de Clark. Los autores se refieren a cualquier tipo de procesamiento que incorpore o genere estados futuros.

A pesar de que el uso de esta terminología puede ser problemático, en este trabajo no se hace ninguna distinción entre los conceptos antes mencionados. Clark (2016) sugiere que, en el sentido más familiar, la predicción es algo con lo que una persona se involucra con el objetivo de anticipar eventos futuros. Es decir, esta forma de predicción está al servicio de sus planes y proyectos. Sin embargo, la predicción que subyace a la médula del PP es de tipo automática y ocurre como parte del complejo procesamiento neuronal. Lo cual implica que está presente en la ejecución de cualquier tarea, en cualquier contexto. Acorde a esta interpretación, los términos predicción y expectativa se utilizan como sinónimos.

De manera general, Clark (2015a, 2016) describe al PP como cualquier tipo de procesamiento que incorpora no sólo información sobre el pasado o el presente, sino también estados futuros del cuerpo y del ambiente. Trata de responder ¿cómo una especie, como la nuestra, llega a conocer y actuar en el mundo? Para el PP esto es posible debido a una simple, pero poderosa, estrategia que consiste en predecir la estimulación sensorial (externa e interna), mediante el conocimiento que se tiene del mundo. Las predicciones fallidas generan *errores predictivos*, los cuales son utilizados para generar nuevas y mejores predicciones. El PP enfatiza el continuo acoplamiento de la actividad perceptual y motora para poder interactuar con el ambiente. El cerebro, desde esta perspectiva, es considerado un sistema auto organizado, en el cual el flujo interno de la información es, constantemente, reconfigurado acorde a las demandas de la tarea y los cambios en los detalles del contexto interno y externo. Lo cual permite reducir las demandas del procesamiento neuronal y llevar a cabo formas fluidas y rápidas de éxito adaptativo. Estas ideas se desarrollan con mayor profundidad a continuación.

#### **4.1. Modelos generativos jerárquicos**

Conforme a Clark (2013, 2015a), la tarea de la predicción es, computacionalmente, importante debido a que da cuenta de cómo un sistema que, inicialmente, sabe muy poco sobre el mundo puede ir, progresivamente, alterando su estructura hasta poder anticipar la activación de ciertos patrones que capturan algunas regularidades que ocurren en el entorno. Este proceso gradual genera una especie de modelo estadístico de las formas más probables en las que los estímulos sensoriales podrían cambiar y evolucionar. Por lo que estos modelos tendrían la tarea de estar rastreando regularidades, tanto distales como corporales. De acuerdo a Pickering y Clark (2014) un modelo generativo<sup>11</sup> es una descripción

---

<sup>11</sup> Los autores lo llaman *modelo generativo* en lugar de *modelo interno* con la finalidad de destacar que su función principal es la generación de predicciones.

que permite al sistema auto generar datos que son similares a los datos observados. Esto significa que un modelo captura la estructura estadística de algún conjunto de estímulos observados, mediante el rastreo de la matriz causal responsable de esa estructura.

Considérese que si el sistema se expone al flujo de cualquier tipo de información sensorial (visual, auditiva, propioceptiva, interoceptiva, etc.), éste es capaz de aprender regularidades de dichos estímulos. Cuando un sistema está suficientemente entrenado, posteriormente, al encontrarse con un patrón de estimulación sensorial, intentará hacer coincidir ese patrón con lo que previamente ha aprendido del estímulo recibido. Por ejemplo, si al ver un relámpago, se ha aprendido a esperar la estimulación sensorial auditiva causada por el trueno, se podría decir que el modelo estadístico funciona dado que ha aprendido sobre una regularidad en el mundo (Clark, 2015a). Así como también, al realizar una secuencia de movimientos esqueleto-musculares esperamos realizar cierta acción, debido a que se aprende cierta regularidad en el dominio sensorimotor.

Se propone que estos modelos tienen una arquitectura jerárquica multinivel, inspirada en la organización sináptica jerárquica de la corteza cerebral (Mesulam, 1998). La cual sugiere que las conexiones de una zona a otra son recíprocas y permiten a los niveles sinápticos más altos ejercer una influencia de retroalimentación (*top-down*) sobre niveles anteriores de procesamiento. En este sentido, Friston (2005) sugiere que los patrones de la conectividad en la corteza parecen implicar un principio de segregación funcional. El cual requiere que las células con propiedades funcionales comunes se agrupen juntas. A la vez, este principio de agrupación parece ser la base de la especialización de las regiones corticales. Respecto a los modelos, cada nivel superior intenta predecir la actividad sináptica del nivel inferior inmediato, mediante el aprendizaje de ciertas regularidades de esa actividad. Conforme a la experiencia, cada nivel genera predicciones cada vez más sofisticadas sobre las estructuras distales y corporales que son la fuente de los patrones que provocan las entradas sensoriales. El aprendizaje permite a cerebros como el nuestro conocer e identificar lo que hay afuera, encontrando la mejor forma de predecir el bombardeo sensorial entrante. Esto, mediante el uso de un conjunto de modelos generativos, construidos con base en el conocimiento previo adquirido.

## **4.2. Minimización del error predictivo**

El PP se considera un poderoso recurso para entender y explicar cómo el cerebro constantemente se reconfigura acorde a las demandas de una tarea y a los cambios del ambiente externo e interno (Clark, 2016). Esto es posible debido a que el cerebro implementa ciertas estrategias dirigida a transmitir y minimizar cierto tipo de error.

Como se explicó en el tema anterior, los modelos generativos intentan predecir (vía *top-down*) el flujo de la información sensorial entrante, pero ni las personas ni el entorno se encuentran en condiciones estáticas. Por lo que las predicciones todo el tiempo son contrastadas con los datos sensoriales transducidos por los órganos sensoriales. Sin embargo, el cerebro intenta minimizar las entradas sensoriales inesperadas para mantener al sistema en estados en los que recibirá el tipo de información sensorial que espera. El PP sugiere que, debido a la estructura jerárquica, capa por capa hay una comparación entre lo que predice el nivel superior y la información sensorial entrante. La diferencia obtenida de esta comparación se transmite al nivel superior (vía *bottom-up*) y es utilizada para corregir al modelo y lograr que las predicciones, en cada nivel, sean más precisas. Esa información sensorial es conocida como “error predictivo”, dado que es la información que no coincide con la predicción. Por ejemplo, una persona, al regresar a casa todos los días después del trabajo, abre la puerta y lo primero que observa es una mesa que tiene una vela roja encima. Supóngase que, en cierta ocasión, abre la puerta y su expectativa de lo que encontrará es, precisamente, la escena visual descrita. Sin embargo, para su sorpresa, la vela ha cambiado de color. En este ejemplo, el color de la vela no corresponde con la predicción del color rojo, por lo que, en lugar de procesar la escena completa vía *bottom-up*, sólo se asciende el error que hubo en la predicción, en este caso, el color. Esta información sensorial, la cual fue novedosa y relevante, actualiza al modelo para corregir la expectativa del color rojo y hacer que el modelo coincida con lo que ocurre en el exterior. Entonces, el error predictivo puede entenderse como una variación inesperada, respecto a la predicción, proveniente de la estimulación sensorial. La ocurrencia del error predictivo significa que el modelo necesita ser retroalimentado para que se pueda minimizar el error ocurrido. De esta manera el cerebro suprime la incertidumbre sobre su modelo (Hohwy, 2014).

En este sentido, el flujo *top-down* (predicciones) y el flujo *bottom-up* (error predictivo) dan forma a una estructura jerárquica bidireccional que permite al sistema inferir la estructura causal del mundo y poder corregir sus propios modelos para lograr adaptarse de manera dinámica y sensitiva al contexto (Clark, 2016). En otras palabras, el PP combina el uso de modelos generativos *top-down* con la estrategia de la codificación y transmisión de información sensorial *bottom-up* para permitir al sistema interactuar, de manera adaptativa, con el entorno. Según esta aproximación, la percepción y la acción son las estrategias que trabajan en conjunto para minimizar el error predictivo, generando, buscando y seleccionando las entradas sensoriales necesarias para confirmar las predicciones (Clark, 2013).



### 4.3. Percepción como inferencia

Respecto a la percepción, el PP coincide en que el flujo principal de la información es *top-down*, no *bottom-up*. Según Clark (2015b) antes de que un estímulo aparezca en escena, los sistemas cognitivos ya están ocupados intentando predecir su forma más probable y sus implicaciones. Como se mencionó anteriormente, esto es posible debido al conocimiento previo del mundo y a la generación de las predicciones o expectativas. Desde este enfoque lo único que necesita ser procesado (vía *bottom-up*) es la información sensorial que no coincide con la predicción, es decir, el error predictivo. Éste, al tratarse de información sensorial, sigue un flujo *bottom-up* y va siendo minimizado, al ser transmitido y procesado en los distintos niveles de la organización jerárquica cerebral, hasta que la predicción se optimiza.

Para el PP, la percepción se refiere al uso del conocimiento almacenado para predecir, progresivamente, y de manera más precisa, los patrones de respuesta neuronal provocada por la estimulación sensorial actual (Pickering y Clark, 2014). Esta aproximación tiene la ventaja de que permite al cerebro economizar respecto al gasto energético requerido para procesar cualquier tipo de información (Friston, 2005) y facilita la adaptación para interactuar con el entorno en cualquier contexto. Lo cual le permite al sistema estar listo para la acción (Clark, 2015).

Uno de los primeros dominios en los que se aplicaron estas ideas fue para explicar el funcionamiento de la corteza visual. En los años 60's, se reportó que en la corteza visual del gato (Hubel y Wiesel, 1965) y del mono (Hubel y Wiesel, 1968) existían neuronas que respondían a segmentos de línea con una longitud particular. Se descubrió que estas neuronas reducían su actividad o dejaban de responder cuando el mismo estímulo se extendía más allá del campo receptivo neuronal clásico, propiedad conocida como *efecto de supresión*. Posteriormente, se encontró que esta supresión de respuesta se manifiesta para varias propiedades de un estímulo (p.ej. forma, color, orientación, velocidad o dirección de movimiento), en varias áreas de la corteza visual (Allman, Miezin y McGuinness, 1985; Livingstone y Hubel, 1987).

¿Por qué debería una neurona que responde a un estímulo cesar su actividad cuando el estímulo se extiende más allá de su campo receptivo? Rao y Ballard (1999) se plantearon esta cuestión y, basándose en la estrategia de codificación predictiva (fig. 4.1), propusieron un modelo neuronal (una red jerárquica) del procesamiento visual. El modelo tiene conexiones tipo *feedback* (*top-down* o descendentes), provenientes de áreas superiores de la corteza visual, que transmiten predicciones de la actividad neuronal del nivel inferior. Mientras que conexiones tipo *feedforward* (*bottom-up* o ascendentes), originadas en áreas inferiores de la corteza visual, transmiten a las áreas superiores el error residual entre las predicciones y las actividades reales en el nivel inferior. Cuando el modelo fue expuesto a

una serie de imágenes naturales, un subconjunto de neuronas responsables de transmitir el error residual mostró el efecto de paro. Lo cual sugiere que este efecto en la corteza visual, más que ser, exclusivamente, un fenómeno *feedforward*, puede resultar de la retroalimentación cortico-cortical, como una consecuencia de que el sistema visual utiliza una estrategia jerárquica eficiente para codificar imágenes naturales. Tal modelo sugiere que, por ejemplo, el flujo *top-down* de V2 a V1 transmite una predicción de la actividad esperada en V1 y el flujo *bottom-up* de V1 a V2 trasmite el error predictivo, es decir, la información sensorial no predicha por V2 (Clark, 2013).

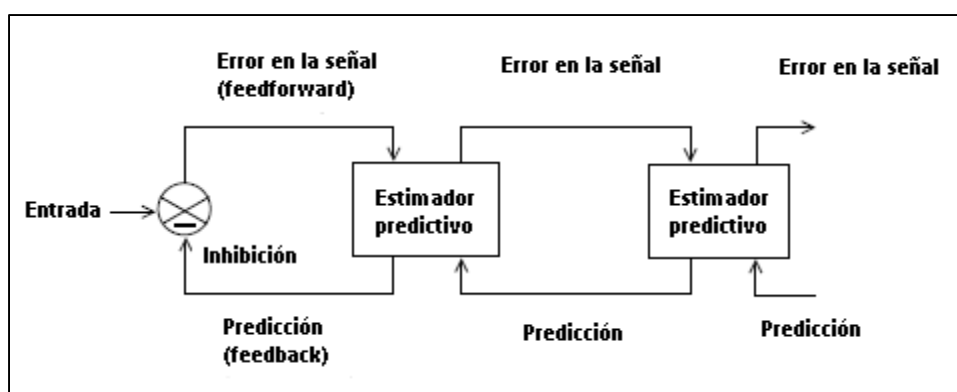


Fig. 4.1. Arquitectura general de un modelo jerárquico de codificación predictiva (Rao y Ballard, 1999).

#### 4.4. Procesamiento predictivo orientado a la acción: inferencia activa

Hasta este punto se ha expuesto cómo explica el PP la percepción (como inferencia) y su relación con los modelos generativos jerárquicos, pero ¿qué hay sobre el control motor? Para entender la importancia y el funcionamiento del sistema motor se debe volver al tema de la minimización del error predictivo. Friston (2010) propone que el cerebro puede minimizar el error predictivo de dos maneras: puede cambiar sus predicciones para cohesionar con las entradas sensoriales o cambiar el muestreo del ambiente, tal que las muestras sensoriales coincidan con las predicciones. El primer proceso corresponde a la inferencia perceptual y el segundo proceso corresponde a la acción, juntos conforman la noción de *inferencia activa*. Desde esta perspectiva, se ha sugerido que el sistema motor puede tener la misma anatomía funcional que los sistemas sensoriales.

La acción, tradicionalmente, se entiende como una respuesta hacia algún estímulo (Clark, 2015b). Los modelos convencionales sobre el control motor consideran al cerebro como un sistema de entrada-salida (fig. 4.2) en el cual la información sensorial es transmitida, en primer lugar, a las áreas de asociación, luego, a la corteza motora y, finalmente, a la médula espinal y los nervios craneales como comandos motores (Friston, 2013). Como se mencionó en el tema 2.3., computacionalmente, esto involucra el uso de modelos inversos y directos (fig. 4.3). Sin embargo, el PP propone que el sistema motor posee una arquitectura jerárquica predictiva similar a la estructura del sistema perceptual, descrita anteriormente. Por lo que se destaca la importancia del modelo directo como ejemplo de un modelo generativo (Pickering y Clark, 2014) y se prescinde del uso del modelo inverso (fig. 4.4). Debido a que, desde esta perspectiva, para que el movimiento se lleve a cabo no se requiere de un controlador que genere los comandos motores.

Conforme a Clark (2015b, 2016), la estructura jerárquica del sistema motor está compuesta por conexiones descendentes que transmiten predicciones propioceptivas y por conexiones ascendentes que comunican el error predictivo. De acuerdo al PP, las predicciones funcionan como comandos motores que indican los movimientos necesarios para llevar a cabo una acción. A la vez, el sistema motor predice las consecuencias sensoriales propioceptivas que ocurrirían si lleváramos a cabo dichos movimientos. Esto quiere decir que la predicción tanto de los comandos motores, como de sus consecuencias sensoriales propioceptivas son lo que hace posible el movimiento, en conjunción con la información sensorial predicha y proveniente de las demás modalidades sensoriales.

En este sentido, la inferencia perceptual es una inferencia activa debido a que incluye el control motor. Un agente utiliza el movimiento para “tomar muestras” del mundo que confirmen sus hipótesis perceptuales, al mismo tiempo que las hipótesis perceptuales facilitan el movimiento, formando lo que Clark (2016) llama una *circularidad causal*. Por consecuencia de esta mutua e inseparable correspondencia se hace referencia a un procesamiento predictivo orientado a la acción, en el cual tanto las percepciones como las acciones emergen a través de una cascada recurrente de predicciones generadas desde las expectativas que abarcan múltiples escalas temporales y espaciales (Clark, 2015b).

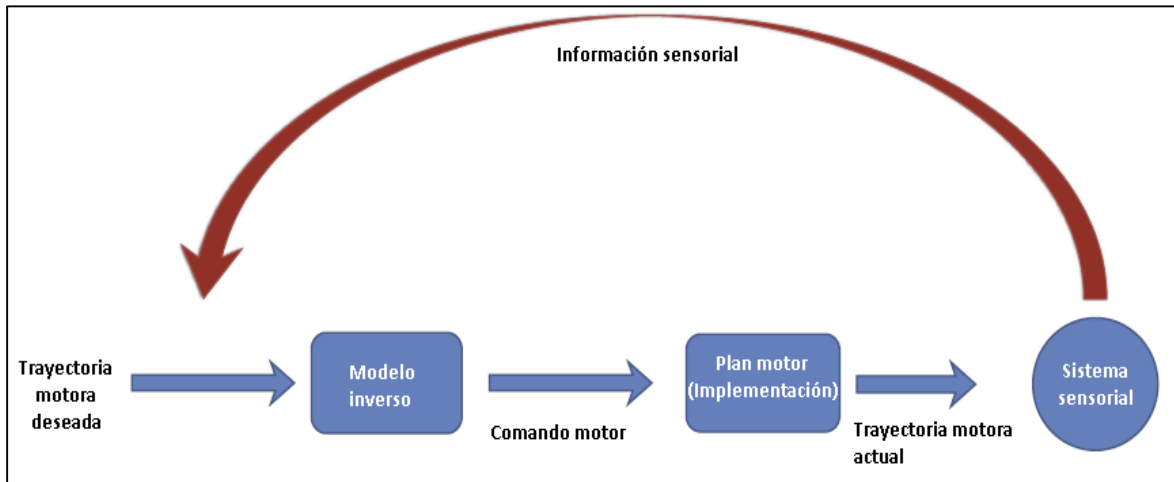


Fig. 4.2. Esquema de la acción según la interpretación del cerebro como un sistema de entrada-salida.

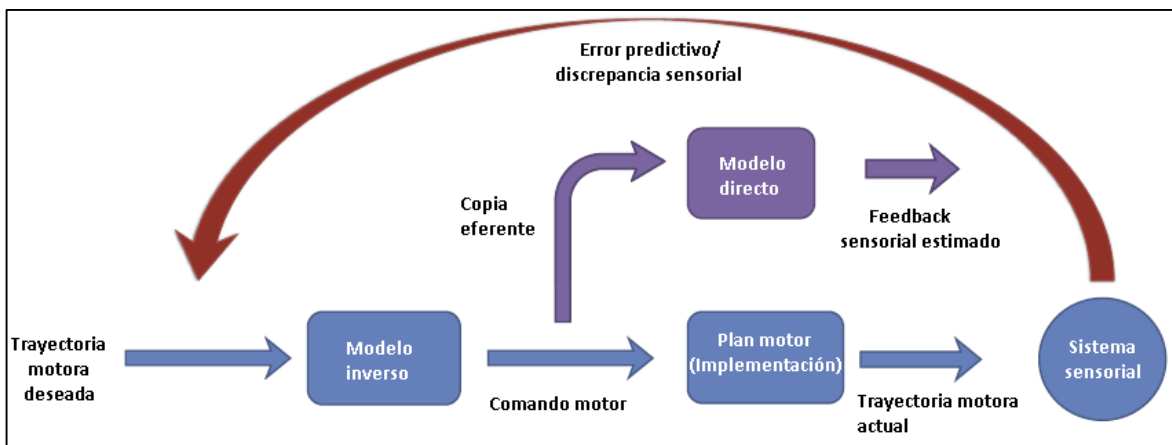


Fig. 4.3. Esquema de la acción según la postura computacional clásica (Pickering y Clark, 2014). (Traducción libre de la autora)

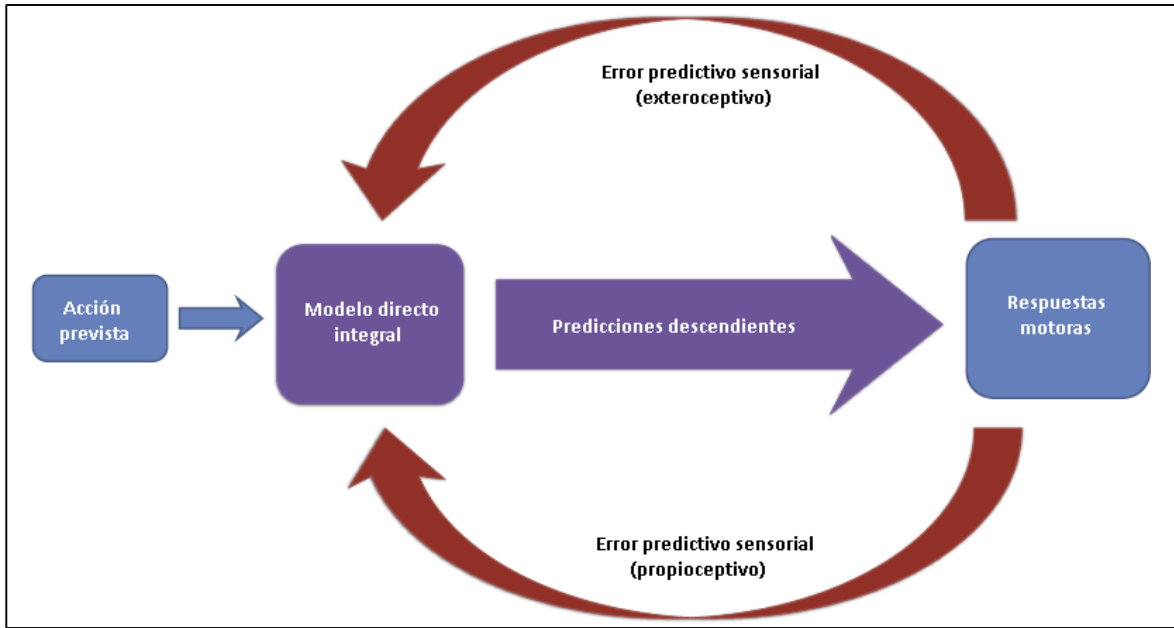


Fig. 4.4. Esquema de la acción según la postura del PP (Pickering y Clark, 2014). (Traducción libre de la autora)

## Capítulo 5

### Propuesta

**“Estamos hechos para actuar de formas que son sensibles a las contingencias del pasado y que, activamente, dan luz al futuro que necesitamos y deseamos.”**

(Clark, 2016)

En este trabajo se propone que el Sistema de Memoria Motora debe ser considerado un Sistema Predictivo de Memoria Motora. El cual puede entenderse como un modelo generativo, cuya función es generar predicciones propioceptivas<sup>12</sup> de las trayectorias motoras necesarias para llevar a cabo un comportamiento motor, así como predicciones de las consecuencias sensoriales propioceptivas esperadas que se producirían al ejecutarse dicho comportamiento. El modelo está constituido por memorias o esquemas<sup>13</sup> motores. Cada esquema se autoorganiza mediante los procesos de codificación, consolidación, recuperación, reconsolidación, dando como resultado la ejecución de un comportamiento motor. En este sentido, realizar una acción contribuye a la retroalimentación del esquema, por lo tanto, favorece su reforzamiento, propicia su modificación y conlleva a la extinción de los elementos que no contribuyan a la adaptación del comportamiento. Tanto la función predictiva como la organización de la memoria dan cuenta de su carácter, principalmente, reconstructivo (Bartlett, 1932).

Respecto al proceso de adquisición se sugiere que las memorias motoras se codifican en los circuitos neuronales involucrados con el movimiento. Sin embargo, los esquemas no se consideran fijos o estáticos, más bien, son flexibles y dinámicos. Esto quiere decir que el individuo, como resultado del desarrollo y a través de su interacción con el mundo, va modificando sus esquemas: conservando, añadiendo y eliminando ciertos elementos. Dichas modificaciones se correlacionan con los cambios en las conexiones sinápticas que subyacen a las estructuras cerebrales implicadas en el sistema motor.

En este punto, cabe resaltar una idea fundamental para este trabajo. La cual sugiere que la mayoría de los comportamientos motores están basados en una experiencia motora previa. Por ejemplo, cuando el bebé es expuesto a la transición entre el pezón y la mamila, si bien estos dos objetos comparten ciertas características, debe haber un ajuste del

---

<sup>12</sup> Con el término “propioceptivo” se hace referencia a todo lo que está involucrado en la modalidad motora (p.ej. fuerza, posición, velocidad, etc.)

<sup>13</sup> Por esquema se entiende, similar a la acepción piagetiana, una estructura de conocimiento.

esquema que le permita al bebé corregir las discrepancias generadas por las diferencias entre los dos objetos. Esto quiere decir que, aun cuando la tarea implica la realización de un comportamiento (en menor o mayor medida) novedoso, éste, en primera instancia, se origina de un comportamiento motor previamente aprendido. Sin embargo, no es hasta que el bebé realiza la acción que su esquema es corregido, debido a la información propioceptiva que regresa al esquema como retroalimentación y que indica los ajustes necesarios para que el comportamiento motor sea exitoso. Por lo que en el proceso de aprendizaje motor se requiere tanto de información propioceptiva pasada como de una retroalimentación propioceptiva que refuerce o ajuste el esquema. En este sentido, la información propioceptiva pasada constituye a las predicciones propioceptivas. Mientras que la información propioceptiva novedosa, resultante de la retroalimentación, se refiere al error predictivo, dado que es la información que no coincidió con la hipótesis motora generada por el esquema. El error predictivo será mayor conforme la novedad de la tarea motora. Tal novedad es un factor determinante en la formación y modificación de un esquema.

Dicho lo anterior, es oportuno señalar que, como se ha sugerido a lo largo de este trabajo, la percepción es la guía de los movimientos. Por lo que para calcular el error predictivo propioceptivo es indispensable la integración de la información sensorial correspondiente a las distintas modalidades sensoriales involucradas en el momento de realizar una acción. Si bien el error predictivo desde la propuesta del PP hace referencia a información multimodal, en este trabajo por error predictivo se está especificando la información sensorial correspondiente a lo propioceptivo. Ya que el propósito de la investigación es dilucidar la naturaleza y función predictiva de sólo uno de los elementos principales de la unidad funcional percepción-acción, la memoria motora.

Regresando a lo concerniente de los procesos mnémicos, otra idea que se debe tener en cuenta (como se indicó en el tema 2.2) es que, inicialmente, una memoria es lábil. Este planteamiento ha sido apoyado por diversas investigaciones que han encontrado que un trazo mnémico está incompleto al finalizar una etapa de entrenamiento o aprendizaje. Por lo cual se ha sugerido que para la estabilización de una memoria se lleve a cabo es necesario un proceso posterior de consolidación. En esta fase están involucrados ciertos cambios en la expresión génica y una transición de los circuitos que subyacen al comportamiento motor aprendido, durante lapsos que conllevan desde minutos a horas.

En la literatura de consolidación de la memoria motora, generalmente, este proceso se estudia a través de los resultados que se obtienen en pruebas post-entrenamiento y por los resultados que arrojan las técnicas de imagenología (ver tema 2.2). Según estos estudios, la consolidación puede observarse en la reducción de la duración que conlleva realizar una tarea aprendida, así como en la evaluación de los aspectos cualitativos de dicho comportamiento motor. Es decir, el tiempo y el desempeño corroboran la teoría de la consolidación. A la vez, los cambios en la actividad cerebral que se observan durante el

entrenamiento y periodos posteriores apoyan la hipótesis de que el proceso de consolidación culmina en una remodelación de la arquitectura cerebral que está implicada en el comportamiento motor. Las estructuras cerebrales observadas tardíamente podrían fungir como los “almacenes” en los cuales una memoria estable o consolidada se localiza. Sin embargo, la estabilidad no implica que la memoria deje de ser flexible o inmune al cambio. Como se dijo anteriormente, se sugiere que cada vez que se recupera una memoria motora se propicia un estado de plasticidad durante el cual se pueden reforzar, añadir o extinguir<sup>14</sup> ciertos elementos de esa memoria.

Con base en lo que se ha dicho hasta aquí, ¿cómo se puede entender el proceso de recuperación? Tradicionalmente, se ha propuesto que la recuperación es un proceso de búsqueda (p. ej. James, 1890; Atkinson y Shiffrin, 1968). Lo cual indica que la información sensorial entrante dispara la reactivación de patrones asociados con el estímulo, para su interpretación posterior. El proceso de recuperación, desde esta perspectiva, es resultado de la integración del estímulo con la información pasada almacenada, siendo la información sensorial entrante quien conduce o dirige el proceso.

En este trabajo, se propone que, en el caso de la memoria motora, el proceso de recuperación o reactivación es producido por una acción deseada. La reactivación de un esquema genera predicciones sobre las trayectorias motoras y las consecuencias sensoriales propioceptivas requeridas para ejecutar un comportamiento motor. Esto quiere decir que las trayectorias motoras se especifican según las consecuencias sensoriales propioceptivas (en relación con otras modalidades sensoriales) que producen, lo cual es posible debido a la experiencia. Según el PP, la predicción de la trayectoria motora y del flujo sensorial que, en determinado contexto, podría caracterizar a la acción deseada es lo que hace posible que la acción sea ejecutada (Clark, 2016).

La práctica de los comportamientos motores va refinando los esquemas y haciéndolos cada vez más estables. Sin embargo, como se dijo anteriormente, aunque se trate de una memoria consolidada, ésta puede ser afectada si ciertos eventos ocurren durante la fase de reactivación. Por lo que se requiere de un proceso de reconsolidación. Pero, este proceso no representa simplemente una reestabilización automática de una memoria recuperada. Una de las hipótesis que se han propuesto para dar cuenta de la necesidad de este proceso plantea que su relevancia radica en que permite que nueva información sea asociada a una memoria estable y reactivada (Lewis, 1979). Sin embargo, Tronel, Milekic y Alberini (2006) proponen que, si bien hay una vinculación de nueva información con la información pasada, los procesos moleculares y celulares que subyacen a la integración de la nueva información son más similares a aquellos ocurridos durante la consolidación.

---

<sup>14</sup> Declive en la frecuencia o la intensidad de una respuesta aprendida al retirar el estímulo que reforzó ese aprendizaje (Dudai, 2006).



De acuerdo a esta última propuesta, en este trabajo se sugiere que los procesos que subyacen a la consolidación tienen el objetivo de vincular la información novedosa al esquema, mientras que los procesos que subyacen a la reconsolidación tienen el objetivo de reforzar la información certera del esquema. Es decir, las predicciones propioceptivas que fueron confirmadas durante la ejecución del comportamiento motor se reconsolidan, mientras que el error predictivo propioceptivo se consolida. Esta dinámica tiene el beneficio de proporcionar cierta economía al cerebro, debido a que no es necesario codificar repetitivamente información que ya es predicha apropiadamente por el sistema. Este flujo de información genera un bucle de retroalimentación, en el que la ejecución de un comportamiento motor es fundamental para el reforzamiento y la modificación del esquema motor.

La figura que se presenta, a continuación, es una representación del modelo descrito hasta el momento.

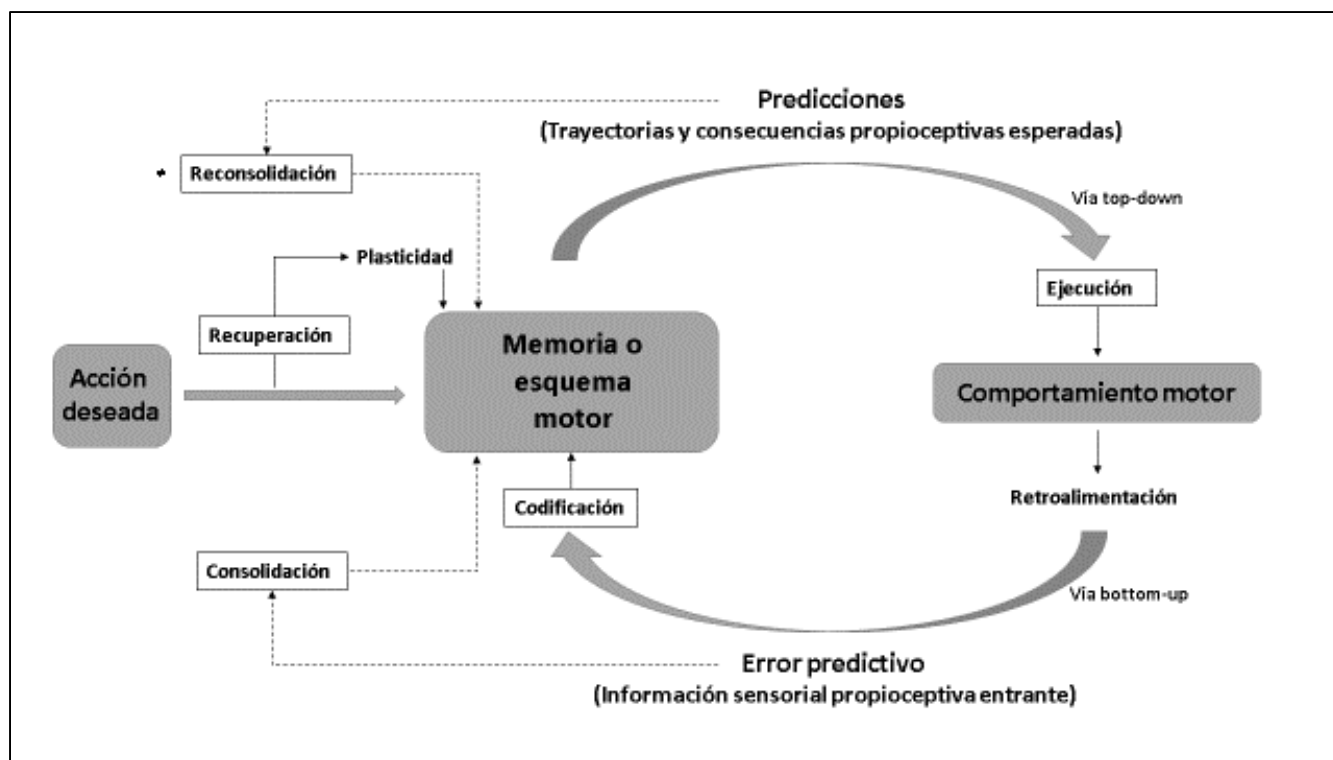


Fig. 5.1. Modelo del Sistema Predictivo de Memoria Motora.

\* Sólo de las predicciones cumplidas.

Considérese como ejemplo la locomoción. ¿Cómo los infantes logran vencer a la gravedad, al levantarse y moverse de manera independiente? Berger y Adolph (2007) exponen que, con base en la investigación realizada durante el siglo pasado, los datos recolectados llevaron a los investigadores a concluir que la locomoción se desarrolla en etapas. Es decir, la locomoción infantil se ha entendido como el desarrollo lineal de ciertos movimientos, los cuales se relacionan con la adquisición de fuerza y balance, que en conjunto conllevan a la adquisición de este comportamiento motor. La postura tradicional consideró la supuesta invariancia de las etapas locomotoras como evidencia de que la maduración neuronal es la guía del desarrollo y que cada etapa refleja el estado subyacente del sistema neuromuscular del infante. Sin embargo, una de las principales críticas que Berger y Adolph (2007) realizan de esta interpretación de la locomoción es que las condiciones de laboratorio en las cuales se medía y observaba dicho comportamiento motor no consideran la variedad y la novedad que el infante experimenta durante sus actividades cotidianas. Ya que estudios donde el infante es sujeto a pruebas de laboratorio, en las cuales realiza una marcha a paso constante, por caminos cortos y rectos, sobre suelo plano, no dicen mucho al respecto de la experiencia de ese infante en el día a día.

Fuera del laboratorio, los infantes se desplazan por caminos que los enfrentan a muchos obstáculos, a través de grandes distancias, con diferentes velocidades de caminata y sobre superficies variables (Adolph, 2002). Por lo que Berger y Adolph (2007) proponen que el desarrollo locomotor debe entenderse como la habilidad del infante para adaptar sus decisiones locomotoras a las variaciones del ambiente y los cambios de su cuerpo. Lo cual sugiere una interpretación muy distinta de la locomoción, en referencia a la interpretación clásica. Entonces, ¿cómo los infantes pueden enfrentar exitosamente la variedad y la novedad? Como se sugirió en el tema 2.2., esto es debido, en primer lugar, a que los esquemas motores no son programas motores fijos. En segundo lugar, a que la acción sólo es posible cuando hay un ajuste entre las capacidades físicas del infante y las características relevantes del medio ambiente. Los infantes reúnen información sensorial y utilizan esa información para determinar si la acción es posible o imposible (Gibson, 1988). A la vez, la información perceptual y la experiencia motora previa le permiten planear sus movimientos y construir nuevas estrategias motoras. Esto ha sido demostrado utilizando nuevos paradigmas en los que los infantes son enfrentados a situaciones que no habían experimentado antes. Es decir, la experiencia locomotora se estudia en diferentes contextos en los que realizan distintas actividades.

Como se mencionó en el tema 2.2, los infantes al intentar atravesar un camino de tres plataformas, ajustan sus decisiones motoras con base en su experiencia previa (Berger y Adolph, 2007; Adolph et al., 2008). Por ejemplo, caminan, gatean, se lanzan boca abajo, sentados o se deslizan. Sin embargo, no sólo su experiencia previa es relevante para la construcción de una estrategia de desplazamiento nueva, la información sensorial recolectada también influye de manera decisiva para la ejecución o inhibición del

movimiento. En este caso, el grado de inclinación de la pendiente daba al infante información sensorial necesaria para llevar a cabo, o no, cierto comportamiento motor.

En una manipulación de este experimento (Adolph y Avolio, 2000; Berger y Adolph, 2007; Adolph et al., 2008), los investigadores manipularon el peso corporal de los infantes (24 sujetos, 12 niñas y 12 niños, de 14 meses de edad). Los cuales fueron vestidos con chalecos que se podían rellenar de la parte superior con distintos pesos (fig. 5.2). El peso del chaleco era modificado al inicio de cada prueba. En algunas pruebas, los chalecos eran cargados con paquetes de plomo distribuidos simétricamente sobre su pecho y espalda. Estos paquetes representaban el 25% del peso corporal del infante. En otras pruebas, los chalecos se cargaban con paquetes llenos de poliéster. Cuando el chaleco contenía plomo se aumentaba la masa corporal total del infante, haciendo su cuerpo más pesado y su equilibrio más precario, sobre todo al caminar cuesta abajo. Cuando el chaleco contenía los paquetes con poliéster se incrementaba la circunferencia del torso, al igual que con los paquetes de plomo, sin embargo, no se afectaba el equilibrio.

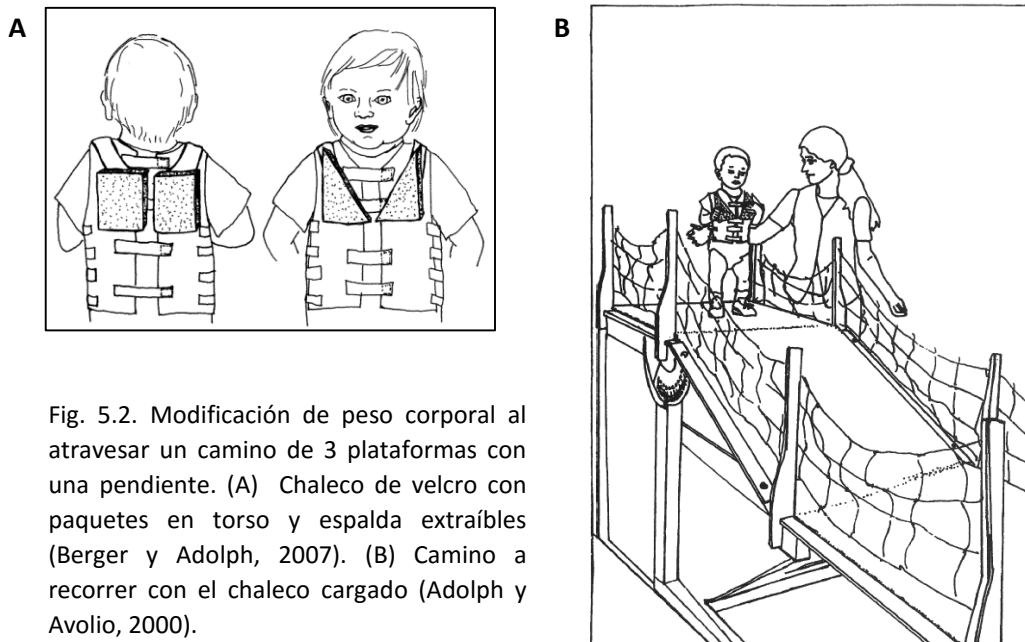


Fig. 5.2. Modificación de peso corporal al atravesar un camino de 3 plataformas con una pendiente. (A) Chaleco de velcro con paquetes en torso y espalda extraíbles (Berger y Adolph, 2007). (B) Camino a recorrer con el chaleco cargado (Adolph y Avolio, 2000).

Se encontró que, dependiendo del peso del chaleco, los infantes modificaban sus estrategias para descender. Mientras más pesado, ejecutaban más modificaciones en sus patrones de caminado (p. ej. pasos más cortos y lentos). En ambas condiciones, los intentos por atravesar las plataformas disminuyeron bruscamente cuando, en la parte media, se encontraban con pendientes pronunciadas. Esto sugiere que hay una adaptación flexible

correspondiente tanto a sus dimensiones corporales como a los cambios del ambiente. También, se observó que los infantes modificaban su actividad de exploración según el grado de inclinación de la pendiente y cuando su peso corporal aumentaba. Por ejemplo, mantenían su cuerpo rígido para evitar caer por el borde al traer los paquetes de plomo. Lo que, a la vez, anulaba la exploración táctil con las manos e interfería con el balanceo de los tobillos. Todos estos cambios subyacían a la decisión del infante de atravesar, o no, la pendiente.

En un tercer experimento (Berger y Adolph, 2003; Berger y Adolph, 2007; Adolph et al., 2008), se les proporcionó a los infantes (24 sujetos, 12 niñas y 12 niños, de 16 meses de edad) la oportunidad de incorporar una herramienta en su comportamiento motor (fig. 5.3). El cuidador o cuidadora alentaba al infante a cruzar puentes de anchuras variables (entre 12 cm a 72 cm). En la primera mitad de las pruebas, los infantes disponían de un pasamano y, en la segunda mitad, se retiraba. Los cuidadores incentivaban a los infantes a cruzar ofreciéndoles juguetes y bocadillos, sin persuadirlos de utilizar el pasamano. La decisión del infante de atravesar dependía tanto de la anchura del puente como de la presencia del pasamano. Se observó que los infantes caminaban a través de los puentes más anchos (p. ej. de 72 cm), sin importar la presencia del pasamano (sólo en el 7% de los casos lo tocaron). En el puente de 24 cm, caminaron el 90% de ensayos con el pasamano presente y lo usaron para cruzar en todas las ocasiones. Sólo caminaron el 48% de los ensayos con el pasamano ausente. En los puentes más estrechos (p. ej. 12 cm) los intentos de cruzar eran bajos, aunque el pasamano estuviera presente y cuando cruzaban se sostenían fuertemente de él con ambos brazos. Caminaron el 39% de los ensayos con el pasamano presente y lo usaron el 93% de las veces. Sólo caminaron el 14% de los ensayos con el pasamano ausente.

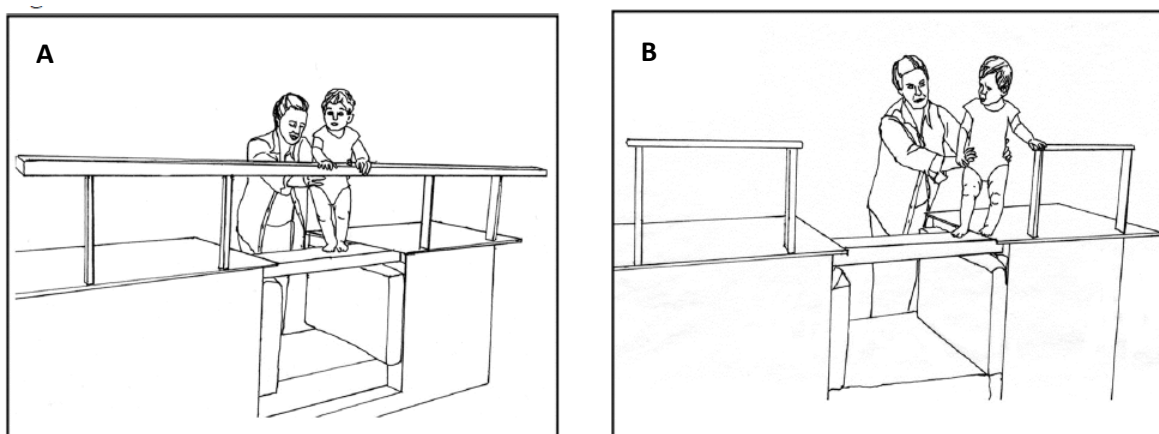


Fig. 5.3. Camino con un puente ajustable y un pasamano desmontable (Berger y Adolph, 2003). (A) Condición del experimento en la que el infante podía hacer uso del pasamano. (B) Condición sin pasamano.

Estos resultados apoyan la idea de que los infantes detectan las posibilidades de sus acciones con base en la información sensorial y de su experiencia motora pasada. Sin embargo, son capaces de implementar nuevas estrategias, las cuales modifican sus esquemas motores previos. Por ejemplo, tocaban el puente y el pasamano antes de intentar atravesarlo. Su actividad exploradora aumentaba a medida que la anchura del puente disminuía. Cambiaban su posición erguida al sentarse o intentar arrastrarse, lo cual sugiere que exploraban estrategias alternativas para cruzar. También, modificaban su actividad en curso, al atravesar, dependiendo de la anchura del puente (p. ej. de pasos largos, con puentes amplios a pasos cortos, con puentes estrechos).

Este tipo de paradigmas experimentales refuerzan el planteamiento de que, en un ambiente natural, los comportamientos motores requieren más que la ejecución de esquemas motores fijos aprendidos. Los infantes deben poder modificar su actividad en curso según la situación lo demande. ¿Cómo puede esto llevarse a cabo? En la presente investigación se propone que tanto la estabilidad como la flexibilidad de los esquemas motores son necesarias, así como el control prospectivo. Si bien la cuestión de la memoria no es explorada en los ejemplos pasados, los resultados que arrojan dichos experimentos pueden ser utilizados para justificar el modelo del Sistema Predictivo de la Memoria Motora, ya que dan luz a lo expuesto en este trabajo. Dada una situación novedosa, el infante con base en su experiencia motora pasada planea un comportamiento motor que le permita lograr sus objetivos. Sin embargo, debido a que el cuerpo y el ambiente constantemente están cambiando, se requiere que el infante pueda modificar sus movimientos en curso de manera apropiada para que su comportamiento sea adaptativo. Es decir, el infante debe ser capaz de implementar nuevas estrategias motoras para ajustar los esquemas motores activos. Los ajustes o modificaciones son sólo posibles si el esquema motor recuperado se encuentra en un estado de plasticidad. Este estado facilita el aprendizaje de nuevas estrategias motoras. Una vez modificado el esquema, entra en una fase de consolidación y reconsolidación que conllevan a un estado de estabilidad y de integración de los comportamientos motores adquiridos.

Recapitulando, en conjunto, todos los procesos: codificación, consolidación, recuperación, reconsolidación y ejecución, constituyen la oportunidad para la modificación adaptativa de la memoria motora. En este sentido, la función predictiva del Sistema de Memoria Motora fundamenta el control prospectivo de los comportamientos motores. A la vez, el control prospectivo permite al organismo formular un plan motor, mediante el uso de predicciones propioceptivas para planear los movimientos futuros inmediatos. Así como la transmisión y el procesamiento del error predictivo propioceptivo permite el ajuste de los movimientos y el aprendizaje de nuevas estrategias para lograr que un comportamiento motor sea exitoso.

## 6. Conclusiones e implicaciones

En este trabajo se ha esbozado un marco y un modelo teórico explicativo de la organización y la función predictiva del Sistema de Memoria Motora. Dicho sistema puede entenderse como un modelo generativo conformado por esquemas motores. Dada una acción deseada, se reactivan esquemas motores que producen predicciones propioceptivas que facilitan la planeación prospectiva y la ejecución de un comportamiento motor. Con la recuperación de un esquema motor se suscita un estado de plasticidad necesario para poder llevar cabo cambios en la estructura y contenido del sistema. La ejecución del comportamiento motor permite regresar al esquema motor el error en la predicción, generando un bucle de retroalimentación que posibilita la codificación de nueva información en la memoria y que, a la vez, conlleva a un estado posterior de consolidación y reconsolidación del esquema motor. La información novedosa se consolida, mientras que la información apropiadamente inferida se reconsolida, produciendo ajustes en el esquema. Debido al flujo constante de cambios en el cuerpo y en el ambiente, la influencia de la información *top-down* y *bottom-up* está continuamente variando. Esto quiere decir que mientras más novedoso sea el comportamiento motor que se requiere realizar en determinada situación, el error predictivo será mayor. Conforme a la práctica y la experiencia, el esquema se va refinando, así como las predicciones que se generan. Esta dinámica da cuenta tanto de la flexibilidad como la estabilidad de una memoria motora. Desde esta perspectiva la memoria motora puede entenderse como un sistema dinámico en el que hay una retroalimentación entre los elementos que lo componen y cuyas propiedades emergentes (p. ej. sinergias) no pueden ser reducidas a las propiedades de sus elementos individuales (p. ej. neuronas motoras, fibras musculares, articulaciones).

Cabe hacer la aclaración de que la propuesta teórica que ofrece esta investigación alude a un procesamiento en tiempo real, también conocido como *procesamiento online*. Ya que este tipo de procesamiento implica la actualización inmediata de la información para la apropiada interacción del organismo con el entorno.

Respecto al Procesamiento Predictivo, Clark (2013, 2015a, 2015b, 2016) señala que su propuesta unifica la percepción, la acción, la atención y la cognición<sup>15</sup>. En este sentido, el presente trabajo se considera una posible aportación para el PP. Ya que, si bien la memoria es un elemento crucial para la generación de predicciones, hasta la fecha no se habían explicado los procesos mnémicos bajo el marco del PP. A la vez, se espera realizar una contribución al estudio de la memoria, en general, debido a que, si bien se ha utilizado el concepto de “sistemas de memoria” (correspondiente a la literatura tradicional), este

---

<sup>15</sup> La atención y la cognición no fueron abordados en este trabajo. Para revisarlos, ver el trabajo de Clark citado.

trabajo sugiere que los múltiples sistemas que se han propuesto podrían operar bajo los mismos procesos. Es decir, no hay distintos sistemas en el sentido operacional. Aunque queda pendiente el análisis de otros sistemas de memoria, en principio y al igual que sugieren Squire y Zola-Morgan (2015) y Mizumori (2016), los diferentes tipos de memoria podrían surgir en diferentes etapas del procesamiento de la información, a través de la arquitectura jerárquica de las regiones cerebrales. Este es un aspecto abierto para futura investigación.

## Referencias

- Adams, R. A., Shipp, S., & Friston, K. J. (2013). Predictions not commands: active inference in the motor system. *Brain Structure and Function*, *218*(3), 611-643.
- Adolph, K. (2002). Learning to keep balance. *Advances in child development and behavior*, *30*, 1-40.
- Adolph, K. E., & Avolio, A. M. (2000). Walking infants adapt locomotion to changing body dimensions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *26*(3), 1148.
- Adolph, K. E., & Berger, S. E. (2006). Motor development. *Handbook of child psychology*.
- Adolph, K. E., Joh, A. S., Franchak, J. M., Ishak, S., & Gill, S. V. (2008). Flexibility in the development of action. *Oxford Handbook of Human Action*, *2*, 399-426.
- Adolph, K. E., & Kretch, K. S. (2015). Gibson's theory of perceptual learning. *i: Keller H.(Developmental Section red.) International Encyclopedia of the Social and Behavioral Sciences*, *10*, 127-134.
- Adolph, K. E. & Robinson, S. R. (2015). Motor development. *Handbook of child psychology*.
- Alberini, C. M. (2005). Mechanisms of memory stabilization: are consolidation and reconsolidation similar or distinct processes? *Trends in neurosciences*, *28*(1), 51-56.
- Allman, J., Miezin, F., & McGuinness, E. (1985). Stimulus specific responses from beyond the classical receptive field: neurophysiological mechanisms for local-global comparisons in visual neurons. *Annual review of neuroscience*, *8*(1), 407-430.
- Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. *Psychology of learning and motivation*, *2*, 89-195.
- Baddeley, A. Eysenck, M. W., & Anderson, M. C. (2015). *Memory* (2a ed.). Hove, East Sussex, UK: Psychology Press.
- Bar, M. (2007). The proactive brain: using analogies and associations to generate predictions. *Trends in cognitive sciences*, *11*(7), 280-289.
- Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annu. Rev. Psychol.*, *59*, 617-645.
- Bartlett, F. C. (1932). *Remembering: An experimental and social study*. Cambridge: Cambridge University.
- Berger, S. E., & Adolph, K. E. (2003). Infants use handrails as tools in a locomotor task. *Developmental psychology*, *39*(3), 594.



- Berger, S. E., & Adolph, K. E. (2007). Learning and development in infant locomotion. *Progress in brain research*, *164*, 237-255.
- Blakemore, S. J., Wolpert, D., & Frith, C. (2000). Why can't you tickle yourself? *Neuroreport*, *11*(11), R11-R16.
- Brémond-Gignac, D., Copin, H., Lapillonne, A., & Milazzo, S. (2011). Visual development in infants: physiological and pathological mechanisms. *Current opinion in ophthalmology*, *22*, S1-S8.
- Bubic, A., Von Cramon, D. Y., & Schubotz, R. I. (2010). Prediction, cognition and the brain. *Frontiers in human neuroscience*, *4*, 25.
- Butz, M. V., Sigaud, O., & Gérard, P. (2003). Anticipatory behavior: Exploiting knowledge about the future to improve current behavior. In *Anticipatory behavior in adaptive learning systems* (pp. 1-10). Springer Berlin Heidelberg.
- Cardinali, D. P. (2007). *Neurociencia aplicada: sus fundamentos*. Ed. Médica Panamericana.
- Clark, A. (2013). Whatever next? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science. *Behavioral and Brain Sciences*, *36*(03), 181-204.
- Clark, A. (2015a). Radical predictive processing. *The Southern Journal of Philosophy*, *53*(S1), 3-27.
- Clark, A. (2015b). Embodied prediction. In *Open MIND*. Open MIND. Frankfurt am Main: MIND Group.
- Clark, A. (2016). Surfing uncertainty.
- Cohen, N. J., & Squire, L. R. (1980). Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: Dissociation of knowing how and knowing that. *Science*, *210*(4466), 207-210.
- Craig, C. M., & Lee, D. N. (1999). Neonatal control of nutritive sucking pressure: evidence for an intrinsic  $\tau$ -guide. *Experimental Brain Research*, *124*(3), 371-382.
- Crisicimagna-Hemminger, S. E., & Shadmehr, R. (2008). Consolidation patterns of human motor memory. *The Journal of Neuroscience*, *28*(39), 9610-9618.
- Davis, H. P., & Squire, L. R. (1984). Protein synthesis and memory: a review. *Psychological bulletin*, *96*(3), 518.
- De Vries, J. I., Visser, G. H., & Prechtl, H. F. (1982). The emergence of fetal behaviour. I. Qualitative aspects. *Early human development*, *7*(4), 301-322.
- De Vries, J. I., Visser, G. H. A., & Prechtl, H. F. (1985). The emergence of fetal behaviour. II. Quantitative aspects. *Early human development*, *12*(2), 99-120.

- Decety, J., & Grèzes, J. (2006). The power of simulation: imagining one's own and other's behavior. *Brain research*, *1079*(1), 4-14.
- Demiris, Y., & Dearden, A. (2005). From motor babbling to hierarchical learning by imitation: a robot developmental pathway.
- Doyon, J., Song, A. W., Karni, A., Lalonde, F., Adams, M. M., & Ungerleider, L. G. (2002). Experience-dependent changes in cerebellar contributions to motor sequence learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(2), 1017-1022.
- Dudai, Y. (2004). The neurobiology of consolidations, or, how stable is the engram? *Annu. Rev. Psychol.*, *55*, 51-86.
- Edelman, G. M. (1993). Neural Darwinism: selection and reentrant signaling in higher brain function. *Neuron*, *10*(2), 115-125.
- Fetters, L. (2010). Perspective on variability in the development of human action. *Physical Therapy*, *90*(12), 1860-1867.
- Finn, A. S., Kalra, P. B., Goetz, C., Leonard, J. A., Sheridan, M. A., & Gabrieli, J. D. (2016). Developmental dissociation between the maturation of procedural memory and declarative memory. *Journal of experimental child psychology*, *142*, 212-220.
- Franchak, J. M., Celano, E. C., & Adolph, K. E. (2012). Perception of passage through openings depends on the size of the body in motion. *Experimental brain research*, *223*(2), 301-310.
- Franchak, J., & Adolph, K. (2014). Affordances as probabilistic functions: Implications for development, perception, and decisions for action. *Ecological Psychology*, *26*(1-2), 109-124.
- Franchak, J. M., Kretch, K. S., Soska, K. C., & Adolph, K. E. (2011). Head-mounted eye tracking: A new method to describe infant looking. *Child development*, *82*(6), 1738-1750.
- Friston, K. (2005). A theory of cortical responses. *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences*, *360*(1456), 815-836.
- Friston, K. (2009). The free-energy principle: a rough guide to the brain? *Trends in cognitive sciences*, *13*(7), 293-301.
- Friston, K. (2010). The free-energy principle: a unified brain theory? *Nature Reviews Neuroscience*, *11*(2), 127-138.
- Gallese, V., & Sinigaglia, C. (2011). What is so special about embodied simulation? *Trends in cognitive sciences*, *15*(11), 512-519.
- Giard, M. H., & Peronnet, F. (1999). Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *Journal of cognitive neuroscience*, *11*(5), 473-490.

- Gibson, E. J. (1988). Exploratory behavior in the development of perceiving, acting, and the acquiring of knowledge. *Annual review of psychology*, 39(1), 1-42.
- Gibson, J. J. (1977). Perceiving, acting, and knowing: Toward an ecological psychology. *The Theory of Affordances*, 67-82.
- Gilbert, D. T., & Wilson, T. D. (2007). Propection: Experiencing the future. *Science*, 317(5843), 1351-1354.
- Gill, S. V., Adolph, K. E., & Vereijken, B. (2009). Change in action: How infants learn to walk down slopes. *Developmental science*, 12(6), 888-902.
- Gregory, R. L. (1980). Perceptions as hypotheses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 290(1038), 181-197.
- Hadders-Algra, M. (2000). The neuronal group selection theory: a framework to explain variation in normal motor development. *Developmental Medicine & Child Neurology*, 42(8), 566-572.
- Hasson, U., Chen, J., & Honey, C. J. (2015). Hierarchical process memory: memory as an integral component of information processing. *Trends in cognitive sciences*, 19(6), 304-313.
- Hawkins, J., George, D., & Niemasik, J. (2009). Sequence memory for prediction, inference and behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1521), 1203-1209.
- Hebb, D. O. (1949). *The organization of behavior: A neuropsychological approach*. John Wiley & Sons.
- Hesslow, G. (2002). Conscious thought as simulation of behaviour and perception. *Trends in cognitive sciences*, 6(6), 242-247.
- Hesslow, G. (2012). The current status of the simulation theory of cognition. *Brain research*, 1428, 71-79.
- Hohwy, J. (2014). *The Self-Evidencing Brain*. *Noûs*.
- Hommel, B. (2004). Event files: Feature binding in and across perception and action. *Trends in cognitive sciences*, 8(11), 494-500.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. *Journal of neurophysiology*, 28(2), 229-289.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *The Journal of physiology*, 195(1), 215-243.
- James, W. (1890). *The Principles of Psychology*, 2.

- Jeannerod, M. (1994). The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain sciences*, 17(02), 187-202.
- Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage*, 14(1), S103-S109.
- Jordan, M. I., & Rumelhart, D. E. (1992). Forward models: Supervised learning with a distal teacher. *Cognitive science*, 16(3), 307-354.)
- Kandel, E. R. (2001). The molecular biology of memory storage: a dialogue between genes and synapses. *Science*, 294(5544), 1030-1038.
- Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current opinion in neurobiology*, 9(6), 718-727.
- Kesner, R. P. (2016). *Exploration of the neurobiological basis for a Three-System, Multi-attribute Model of Memory*.
- Krakauer, J. W., & Shadmehr, R. (2006). Consolidation of motor memory. *Trends in neurosciences*, 29(1), 58-64.
- Kretch, K. S., Franchak, J. M., & Adolph, K. E. (2014). Crawling and walking infants see the world differently. *Child development*, 85(4), 1503-1518.
- Kveraga, K., Ghuman, A. S., & Bar, M. (2007). Top-down predictions in the cognitive brain. *Brain and cognition*, 65(2), 145-168.
- Law, J., Lee, M., Hülse, M., & Tomassetti, A. (2011). The infant development timeline and its application to robot shaping. *Adaptive Behavior*, 19(5), 335-358.
- LeDoux, J. E. (2014). Coming to terms with fear. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(8), 2871-2878.
- Lee, J. L. (2009). Reconsolidation: maintaining memory relevance. *Trends in neurosciences*, 32(8), 413-420.
- Lewis, D. J. (1979). Psychobiology of active and inactive memory. *Psychological bulletin*, 86(5), 1054.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *The Journal of Neuroscience*, 7(11), 3416-3468.
- Llinas, R. R., & Roy, S. (2009). The 'prediction imperative' as the basis for self-awareness. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1521), 1301-1307.

- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *The Journal of Neuroscience*, *7*(11), 3416-3468.
- Lüchinger, A. B., Hadders-Algra, M., Van Kan, C. M., & de Vries, J. I. (2008). Fetal onset of general movements. *Pediatric research*, *63*(2), 191-195.
- Manchester, D., Woollacott, M., Zederbauer-Hylton, N., & Marin, O. (1989). Visual, vestibular and somatosensory contributions to balance control in the older adult. *Journal of Gerontology*, *44*(4), M118-M127.
- Marr, D. (1982). *Vision: A computational approach*.
- Martin, A., & Chao, L. L. (2001). Semantic memory and the brain: structure and processes. *Current opinion in neurobiology*, *11*(2), 194-201.
- McGaugh, J. L. (1966). Time-dependent processes in memory storage. *Science*, *153*(3742), 1351-1358.
- McRae, K., & Jones, M. N. (2013). Semantic memory. *The Oxford handbook of cognitive psychology*, 206-219.
- Meister, I. G., Krings, T., Foltys, H., Boroojerdi, B., Müller, M., Töpper, R., & Thron, A. (2004). Playing piano in the mind—an fMRI study on music imagery and performance in pianists. *Cognitive Brain Research*, *19*(3), 219-228.
- Meltzoff, A. N., & Moore, M. K. (1997). Explaining facial imitation: A theoretical model. *Early development & parenting*, *6*(3-4), 179.
- Merleau-Ponty, M. (1975). *Fenomenología de la percepción* (p. 475). Barcelona: Península.
- Mesulam, M. M. (1998). From sensation to cognition. *Brain*, *121*(6), 1013-1052.
- Milner, B., Corkin, S., & Teuber, H. L. (1968). Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: 14-year follow-up study of HM. *Neuropsychologia*, *6*(3), 215-234.
- Mishkin, M., Malamut, B., & Bachevalier, J. (1984). Memories and habits: Two neural systems. *Neurobiology of learning and memory*, 65-77.
- Mizumori, S. J. (2016). Self Regulation of Memory Processing Centers of the Brain. In *The Neurobiological Basis of Memory* (pp. 199-225). Springer International Publishing.
- Muellbacher, W., Ziemann, U., Wissel, J., Dang, N., Kofler, M., Facchini, S., ... & Hallett, M. (2002). Early consolidation in human primary motor cortex. *Nature*, *415*(6872), 640-644.
- Naya, Y. (2016). Declarative Associative Memory.
- Newell, K. M., & Slifkin, A. B. (1998). The nature of movement variability. *Motor behavior and human skill: A multidisciplinary perspective*, 143-160.

Piaget, J. (1952). *The origins of intelligence in children* (Vol. 8, No. 5, pp. 18-1952). New York: International Universities Press.

Piaget, J. (1976). Piaget's theory. In *Piaget and his school* (pp. 11-23). Springer Berlin Heidelberg.

Prinz, W. (2005). 5 An Ideomotor Approach to Imitation. *Perspectives on imitation: Mechanisms of imitation and imitation in animals*, 1, 141.

Pickering, M. J., & Clark, A. (2014). Getting ahead: forward models and their place in cognitive architecture. *Trends in cognitive sciences*, 18(9), 451-456.

Rao, R. P., & Ballard, D. H. (1999). Predictive coding in the visual cortex: a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nature neuroscience*, 2(1), 79-87.

Robbins, P., & Aydede, M. (2009). A short primer on situated cognition. *The Cambridge handbook of situated cognition*, 3-10.

Roediger, H. L. (1980). Memory metaphors in cognitive psychology. *Memory & Cognition*, 8, 231-246.

Roediger, H. L., Dudai, Y., & Fitzpatrick, S. M. (Eds.). (2007). *Science of memory: Concepts*. Oxford: Oxford University Press.

Rolf, M., & Steil, J. J. (2012). Goal babbling: a new concept for early sensorimotor exploration. *Osaka*, 11, 2012.

Ryle, G. (1949). *The concepts of mind*. Hutchinson, London.

Saavedra, S. L., van Donkelaar, P., & Woollacott, M. H. (2012). Learning about gravity: Segmental assessment of upright control as infants develop independent sitting. *Journal of Neurophysiology*, 108, 2215-2229.

Sara, S. J. (2000). Retrieval and reconsolidation: toward a neurobiology of remembering. *Learning & Memory*, 7(2), 73-84.

Schacter, D. L., Addis, D. R., & Buckner, R. L. (2007). Remembering the past to imagine the future: the prospective brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 8(9), 657-661.

Schacter, D. L., Benoit, R. G., De Brigard, F., & Szpunar, K. K. (2015). Episodic future thinking and episodic counterfactual thinking: Intersections between memory and decisions. *Neurobiology of learning and memory*, 117, 14-21.

Schacter, D. L., & Tulving, E. (1994). *Memory systems 1994*. MIT Press.

- Schillaci, G., Hafner, V. V., & Lara, B. (2016). Exploration Behaviors, Body Representations, and Simulation Processes for the Development of Cognition in Artificial Agents. *Frontiers in Robotics and AI*, 3, 39.
- Schomburg, E. D. (1990). Spinal sensorimotor systems and their supraspinal control. *Neuroscience research*, 7(4), 265-340.
- Shadmehr, R., & Holcomb, H. H. (1997). Neural correlates of motor memory consolidation. *Science*, 277(5327), 821-825.
- Shadmehr, R., Smith, M. A., & Krakauer, J. W. (2010). Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Annual review of neuroscience*, 33, 89-108.
- Shapiro, L. (2013). When is cognition embodied. *Current Controversies in Philosophy of Mind*, 73-90.
- Sherry, D. F., & Schacter, D. L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological review*, 94(4), 439.
- Shmuelof, L., & Krakauer, J. W. (2011). Are we ready for a natural history of motor learning? *Neuron*, 72(3), 469-476.
- Soska, K. C., & Adolph, K. E. (2014). Postural position constrains multimodal object exploration in infants. *Infancy*, 19(2), 138-161.
- Sporns, O., & Edelman, G. M. (1993). Solving Bernstein's problem: A proposal for the development of coordinated movement by selection. *Child development*, 64(4), 960-981.
- Sporns, O., Tononi, G., & Edelman, G. M. (2000). Connectivity and complexity: the relationship between neuroanatomy and brain dynamics. *Neural Networks*, 13(8), 909-922.
- Squire, L. R. (1981). Two forms of human amnesia: An analysis of forgetting. *The Journal of Neuroscience*, 1(6), 635-640.
- Squire, L. R. (1987). *Memory and brain*. New York.
- Squire, L. R., & Zola-Morgan, S. (1991). The Medial Temporal. *Science*, 253, 5026.
- Squire, L. R. (1992). Declarative and nondeclarative memory: Multiple brain systems supporting learning and memory. *Journal of cognitive neuroscience*, 4(3), 232-243.
- Squire, L. R. (2004). Memory systems of the brain: a brief history and current perspective. *Neurobiology of learning and memory*, 82(3), 171-177.
- Squire, L. R., & Zola-Morgan, S. (1991). Conscious and unconscious memory systems. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 7(3), a021667.
- Surprenant, A. M., & Neath, I. (2013). *Principles of memory*. Psychology Press.

- Thelen, E. (2005). Dynamic systems theory and the complexity of change. *Psychoanalytic Dialogues*, 15, 255–283.
- Thompson, R. F., & Steinmetz, J. E. (2009). The role of the cerebellum in classical conditioning of discrete behavioral responses. *Neuroscience*, 162(3), 732-755.
- Tronel, S., Milekic, M. H., & Alberini, C. M. (2005). Linking new information to a reactivated memory requires consolidation and not reconsolidation mechanisms. *PLoS Biol*, 3(9), e293.
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory 1. *Organization of Memory*. London: Academic, 381(4), 382-404.
- Tulving, E. (1985). How many memory systems are there? *American psychologist*, 40(4), 385.
- Tulving, E. (1991). Concepts of human memory. *Memory: Organization and locus of change*, 3-32.
- Tulving, E., & Craik, F. I. (2000). *The Oxford handbook of memory*. Oxford: Oxford University Press.
- Tulving, E. (2002). Episodic memory: From mind to brain. *Annual review of psychology*, 53(1), 1-25.
- Turner, B. M. (2002). Cellular memory and the histone code. *Cell*, 111(3), 285-291.
- Ungerleider, L. G., Doyon, J., & Karni, A. (2002). Imaging brain plasticity during motor skill learning. *Neurobiology of learning and memory*, 78(3), 553-564.
- Varela, F. (1988). *Conocer*, Barcelona, Ed.
- Van Der Wel, R. P. R. D., Sebanz, N., & Knoblich, G. (2013). Action perception from a common coding perspective. *People watching: Social, perceptual, and neurophysiological studies of body perception*, 101-119.
- Vereijken, B. (2010). The complexity of childhood development: variability in perspective. *Physical Therapy*, 90(12), 1850-1859.
- Von Hofsten, C. (2004). An action perspective on motor development. *Trends in cognitive sciences*, 8(6), 266-272.
- Wilson, M. (2002). Six views of embodied cognition. *Psychonomic bulletin & review*, 9(4), 625-636.
- Wilson, M., & Knoblich, G. (2005). The case for motor involvement in perceiving conspecifics. *Psychological bulletin*, 131(3), 460.



Wolpert, D. (2011, 11, 03). The real reason for brains. Obtenido de [https://www.ted.com/talks/daniel\\_wolpert\\_the\\_real\\_reason\\_for\\_brains?language=es](https://www.ted.com/talks/daniel_wolpert_the_real_reason_for_brains?language=es)

Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269(5232), 1880.

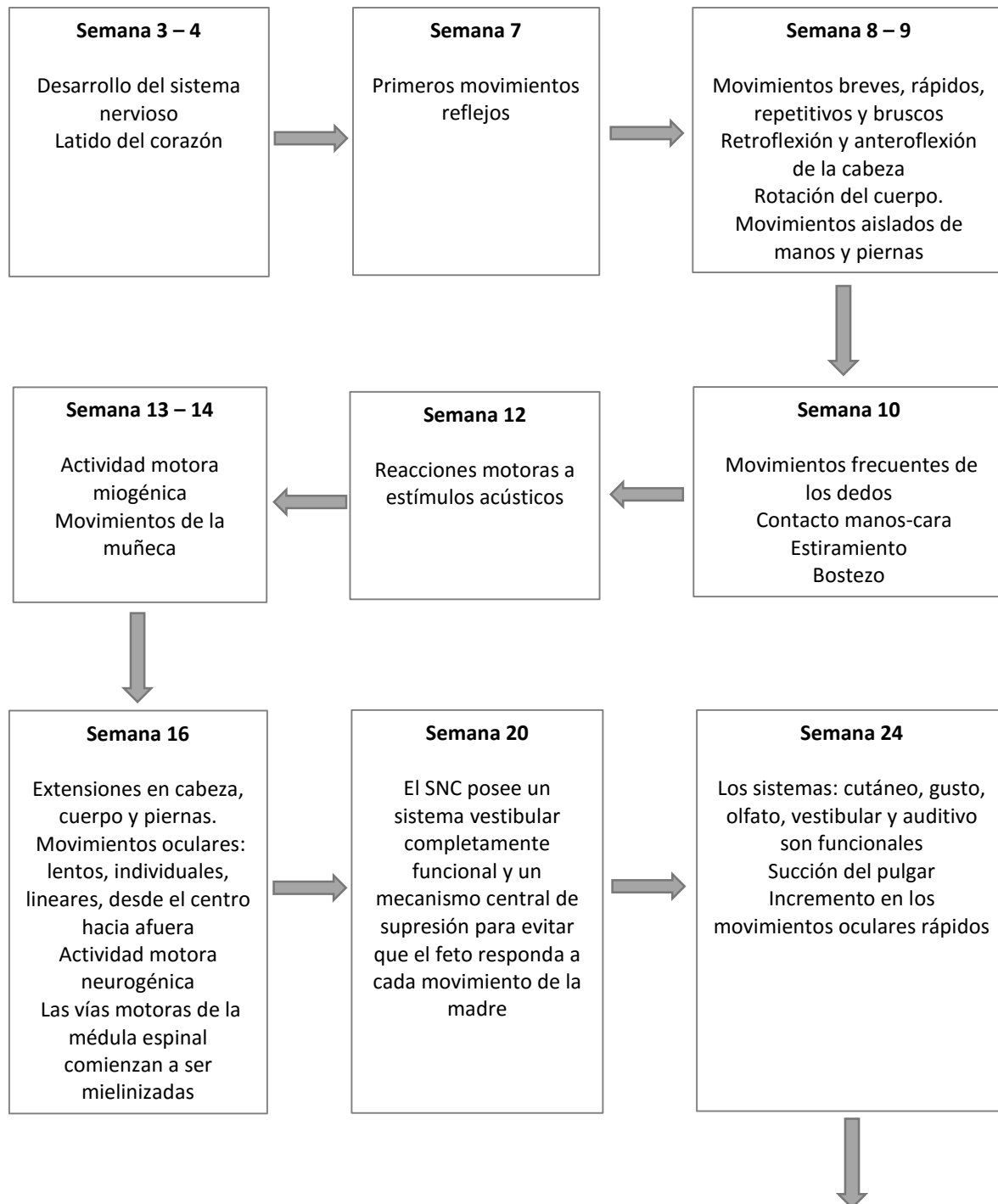
Wolpert, D. M., & Kawato, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural networks*, 11(7), 1317-1329.

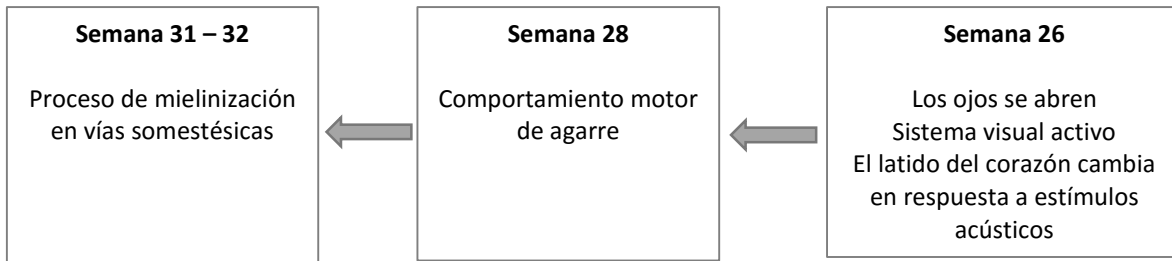
Zola-Morgan, S., & Squire, L. R. (1986). Memory impairment in monkeys following lesions limited to the hippocampus. *Behavioral neuroscience*, 100(2), 155.

# Apéndice

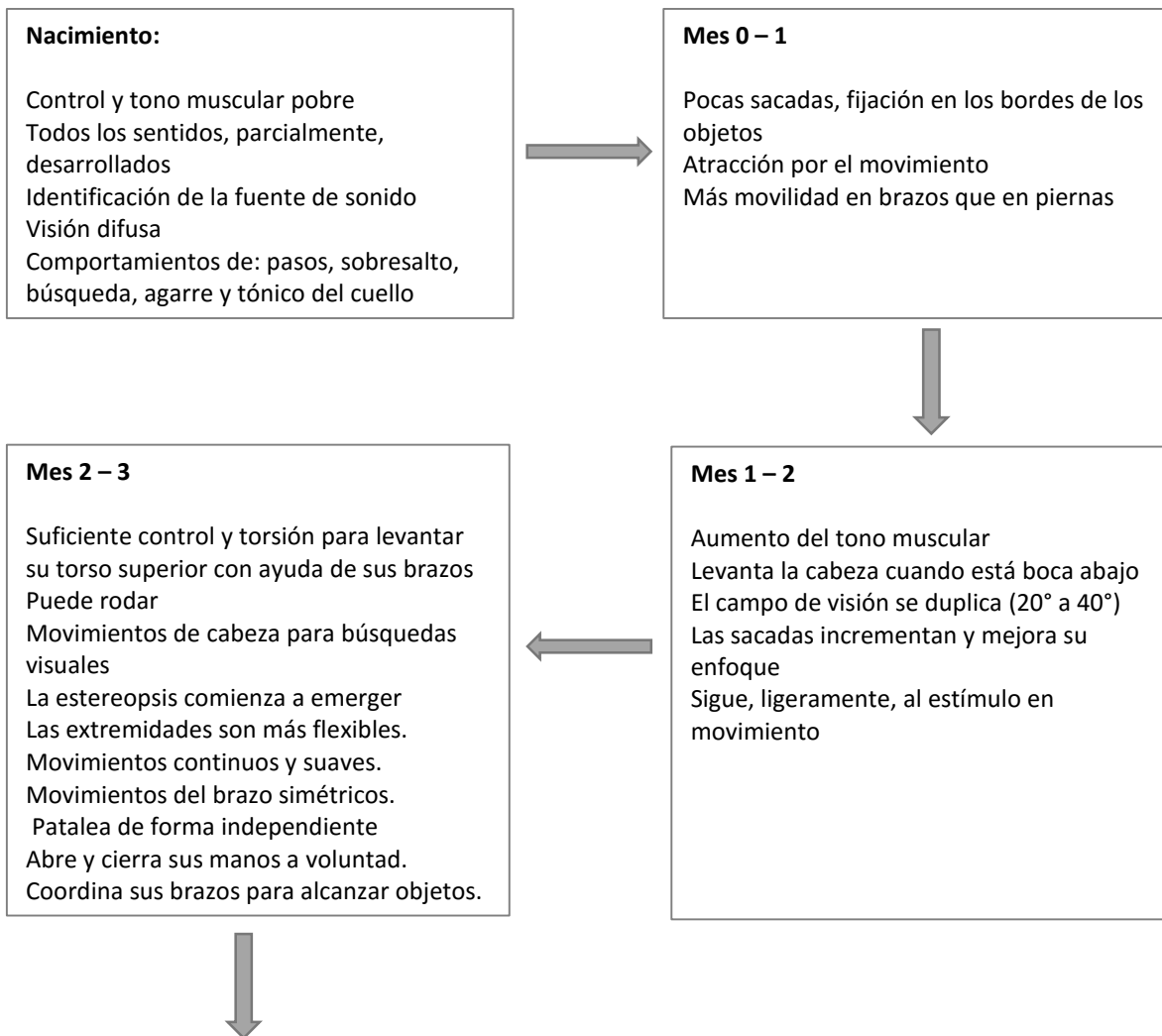
## Desarrollo de habilidades motoras: Etapa prenatal a los cinco años

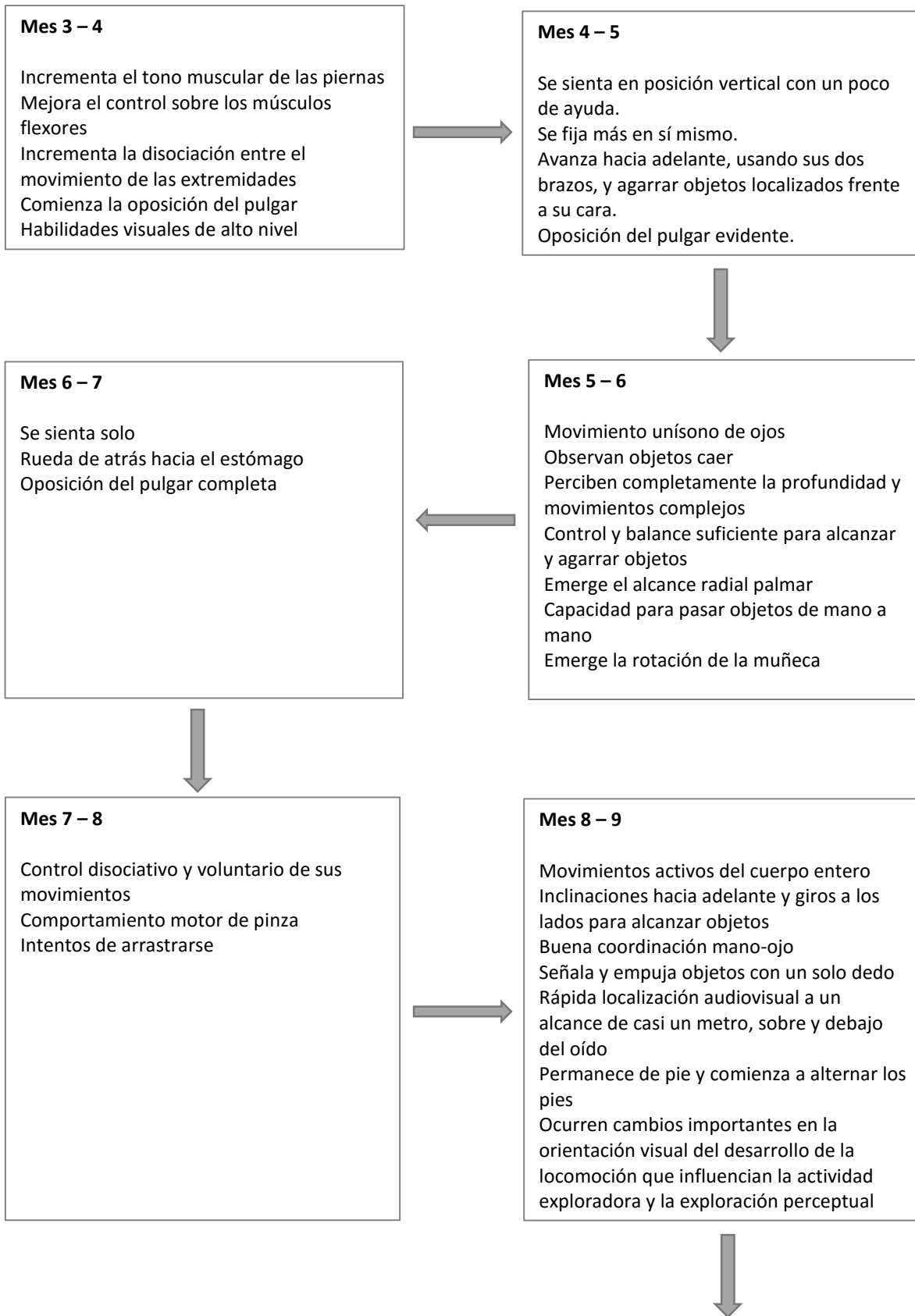
### Etapa prenatal





### Del nacimiento a los 18 meses





### Mes 11 – 12

Permanece de pie sin ayuda por algunos segundos  
Puede agacharse sosteniéndose de algo  
Usa ambas manos libremente, aunque muestra preferencia por una  
Primitivo agarre de 3 dedos

### Mes 9 – 10

Independencia al sentarse, agarrar y liberar  
Se levanta impulsándose de muebles  
Movimientos de dedos y muñecas más sofisticados  
Gatea



### 18 meses

Camina solo  
Sube escalones  
Empuja juguetes mientras camina  
Ayuda a desvestirse  
Manipula vasos y cucharas para beber y comer



Imagen obtenida de: <http://www.parabebes.com>

## De los 18 meses a los 5 años

### 2 años

Se para sobre las puntas de sus pies  
Patea objetos  
Comienza a correr  
Sube y baja escaleras  
Comienza a trepar estructuras  
Lanza objetos por encima de su cabeza  
Realiza recorridos en línea recta y en círculos



### 2 – 3 años

Corre con facilidad.  
Pedalea triciclos.  
Sube y baja escaleras con un pie en cada escalón.



### 4 – 5 años

Salta y se coloca sobre un pie  
Manipula su comida (vierte, corta, aplasta)  
Atrapa pelotas  
Da piruetas  
Usa tenedor, cuchara, cuchillo  
Se balancea

Imagen obtenida de:  
<https://es.pinterest.com>

