



Generación de nuevas secuencias motoras: Los correlatos neuronales de la improvisación musical

Aaron L. Berkowitz^{a,b} y Daniel Ansari^{c,d},

^aDepartamento de Música, Universidad de Harvard, Cambridge, MA, EE. UU.

^bFacultad de Medicina, Universidad Johns Hopkins, Baltimore, Maryland, EE. UU.

^cDepartamento de Educación, Dartmouth College, Hanover, NH, EE. UU.

^dDepartamento de Psicología, Universidad de Western Ontario, 361 Windermere Road, London, Ontario, Canadá ON N6G 2K3

Recibido el 10 de octubre de 2007; revisado el 9 de enero de 2008; aceptado el 11 de febrero de 2008

Disponible en línea el 4 de marzo de 2008

Si bien algunas conductas motoras son instintivas y estereotipadas, o aprendidas y reejecutadas, gran parte de la acción es una respuesta espontánea a un conjunto novedoso de condiciones ambientales. Los correlatos neuronales de las secuencias motoras preaprendidas y estimuladas se han estudiado previamente, pero hasta ahora no se ha examinado la conducta motora novedosa mediante imágenes cerebrales. En este artículo, informamos sobre un estudio de improvisación musical en pianistas entrenados con imágenes de resonancia magnética funcional (fMRI), utilizando la improvisación como un estudio de caso de generación de acción novedosa. Demostramos que la creación de secuencias motoras rítmicas (temporales) y melódicas (ordinales) modula la actividad en una red de regiones cerebrales compuesta por la corteza premotora dorsal, la zona cingulada rostral de la corteza cingulada anterior y el giro frontal inferior. Estos hallazgos son consistentes con el papel de la corteza premotora dorsal en la coordinación del movimiento, la zona cingulada rostral en la selección voluntaria y el giro frontal inferior en la generación de secuencias. Así, la invención de nuevas secuencias motoras en la improvisación musical activa una red de regiones cerebrales coordinadas para generar posibles secuencias, seleccionarlas y ejecutar la secuencia elegida. © 2008 Elsevier Inc. Todos los derechos reservados.

Palabras clave: Secuencias motoras; Música; Selección; Improvisación; fMRI; neuronas espejo

Introducción

Desde los movimientos cotidianos de locomoción y habla hasta las acciones expertas de acróbatas y atletas, el sistema neuromuscular es capaz de producir una amplia gama de secuencias motoras. Algunas secuencias motoras se ejecutan automáticamente (p. ej., los reflejos), mientras que otros movimientos se aprenden y reutilizan. Otras secuencias de acción

Sin embargo, debe crearse espontáneamente combinando movimientos elementales preexistentes para adaptarse a un conjunto único de circunstancias ambientales en un momento dado. Trabajos previos de neuroimagen que examinan la secuenciación motora han estudiado el rendimiento de secuencias preaprendidas (Roland et al., 1982; Catalan et al., 1998; Bengtsson et al., 2004), secuencias con señales auditivas (Lewis et al., 2004) y secuencias con señales visuales (Harrington et al., 2000; Haaland et al., 2004; Bengtsson y Ullen, 2006), así como el aprendizaje de secuencias (Grafton et al., 1995; Müller, 2002; para revisiones, véase Ivry y Helmuth, 2003; Janata y Grafton, 2003). Sin embargo, hasta donde sabemos, no se ha estudiado la base neurobiológica de la generación de nuevas secuencias motoras.

La improvisación musical representa un ámbito ideal para estudiar las bases neuronales de la invención de secuencias de acción. En ella, los músicos combinan un conjunto finito de notas y ritmos para crear un número potencialmente infinito de frases musicales que corresponden a un idioma musical específico (para reseñas, véase Pressing, 1988, 1998). En términos de procesos cognitivos, la improvisación puede definirse como la generación, selección y ejecución espontánea de secuencias auditivo-motoras novedosas.

Estudios previos de neuroimagen en cognición musical se han centrado principalmente en los mecanismos cerebrales que subyacen a la percepción y el procesamiento musical (para revisiones, véanse Koelsch y Siebel, 2005; Peretz y Zatorre, 2005). Los pocos estudios publicados sobre producción musical se han limitado a la interpretación de música previamente memorizada (Parsons et al., 2005) o presentada visualmente (Sergent et al., 1992; Schön et al., 2002; Stewart, 2005; Bengtsson y Ullen, 2006); la verdadera producción, es decir, la creación de música novedosa en tiempo real, no se ha investigado previamente, hasta donde sabemos, mediante resonancia magnética funcional (fMRI).

Estudiamos la actividad neuronal durante la improvisación en pianistas altamente capacitados para examinar la base neuronal de la secuenciación de acciones novedosas. Específicamente, empleamos un diseño factorial 2×2, variando la libertad melódica (libertad ordinal, es decir, la elección de la altura) y la libertad rítmica (libertad temporal, es decir, la elección de la duración), tanto por separado como en conjunto (Fig. 1; véase también).

Autor correspondiente.

Direcciones de correo electrónico: berkowitz@fas.harvard.edu (AL Berkowitz),

daniel.ansari@uwo.ca (D. Ansari).

Disponible en línea en ScienceDirect (www.sciencedirect.com).

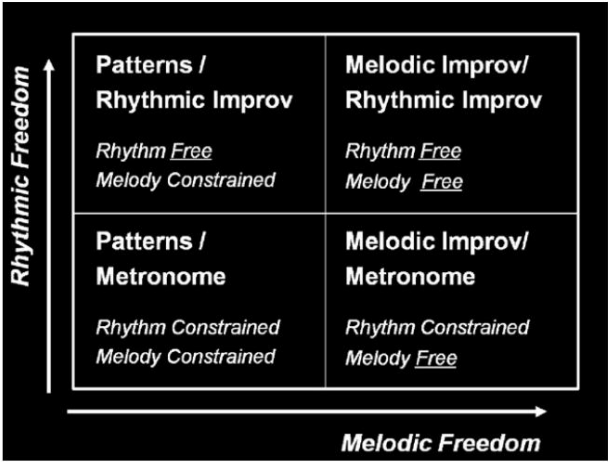


Fig. 1. Diseño de la tarea. Cuatro condiciones con distintos grados de libertad rítmica y melódica.

Métodos). Los sujetos inventaron e interpretaron continuamente melodías novedosas de 5 notas en un teclado de 5 teclas similar a un piano (Improvisación Melódica) o tocaron patrones extremadamente simples de 5 notas previamente aprendidos en orden aleatorio (Patrones). Tanto en la condición de Improvisación Melódica como en la de Patrones, los sujetos realizaron la tarea generando ritmos novedosos (Improvisación Rítmica) o tocando isócronamente, con una nota por tiempo sincronizada con un clic de metrónomo cada 500 ms (Metrónomo). Estas cuatro condiciones (ver Métodos para más detalles) permitieron examinar la libertad melódica y rítmica por separado, así como el efecto combinado de la libertad en ambos parámetros. Nos interesaba especialmente observar qué áreas se activaban comúnmente tanto por la libertad rítmica como por la melódica, ya que estas áreas superpuestas estarían implicadas, ostensiblemente, en la generación, selección y ejecución de secuencias motoras novedosas de forma más general.

Métodos

Temas

Reclutamos a 13 pianistas universitarios con formación clásica del Departamento de Música de Dartmouth College (8 mujeres, edad media = 21,9 años, formación musical media = 13 años de experiencia en piano). Se excluyeron los datos de un sujeto debido a un movimiento excesivo de la cabeza, dejando un total de doce participantes en los análisis finales.

Tarea

Antes del escaneo funcional, cada sujeto se familiarizó con el teclado del piano de cinco teclas y se le explicaron las cuatro tareas. Se les indicó a los sujetos que verían dos tipos de instrucciones: "Inventar melodías" o "Reproducir patrones". En "Inventar melodías", se les pidió que inventaran tantas melodías únicas de 5 notas como pudieran en cada bloque. En "Reproducir patrones", se les mostraron siete secuencias de patrones simples: cinco pulsaciones secuenciales de cualquier tecla (CCCCC, DDDDD, etc.), una escala ascendente de 5 notas (CDEFG) y una escala descendente de 5 notas (GFEDC).

Se les indicó a los sujetos que podían reproducir los patrones en cualquier orden aleatorio durante las condiciones de "Reproducir patrones". Todos pudieron recordar y demostrar inmediatamente estos patrones antes de escanearlos, lo que sugiere que la simplicidad de estos

Los patrones no generaron una carga significativa en la memoria. Se les indicó a los sujetos que, en ambas condiciones, podrían o no oír un clic del metrónomo. Si el clic se producía, se les pedía que tocaran una nota de sus patrones o melodías inventadas con cada clic. Si no se producía ningún clic, se les pedía que crearan sus propios ritmos para los patrones o melodías inventadas. Se les indicó que prestaran atención únicamente a si el clic se oía a través de los auriculares e ignoraran cualquier clic o pitido regular del escáner.

Durante el escaneo, los sujetos realizaron cuatro tareas diferentes con la mano derecha en un teclado de cinco teclas similar a un piano (notas: C, D, E, F, G) y escucharon lo que estaban tocando a través de auriculares en tiempo real. Para estudiar los efectos de los diferentes tipos de libertad en la generación de nuevas secuencias motoras, variamos las restricciones en la elección de notas y el ritmo en las cuatro tareas (ver Fig. 1): (1) Patrones/Metrónomo (elección de notas y ritmo restringidos): Los sujetos tocaron cualquiera de los siete patrones simples preinstruidos de 5 notas descritos anteriormente en cualquier orden de su elección. Los sujetos tocaron una nota por tiempo coordinado con un clic de metrónomo de 2 tiempos por segundo. (2) Improvisación melódica/Metrónomo (elección de notas libre, ritmo restringido): Los sujetos inventaron e interpretaron espontáneamente melodías de 5 notas con el clic del metrónomo. (3) Patrones/Improvisación rítmica (elección de notas restringida, ritmo libre): Los sujetos tocaron los patrones de 5 notas en (1) sin metrónomo, inventando continuamente ritmos nuevos para los patrones. (4) Improvisación melódica/Improvisación rítmica (elección de notas y ritmo libre): Los sujetos improvisaron melodías de 5 notas como en (2), pero sin metrónomo, lo que permitió la improvisación rítmica así como la melódica.

Diseño

Se utilizó un diseño de bloques, y cada sujeto realizó cinco series en las que cada una de las cuatro tareas se presentó una sola vez. En cada serie, los sujetos realizaron cada tarea una vez durante 40 s, con 30 s de descanso entre ellas. Las instrucciones de la tarea ("Reproducir patrones" e "Inventar melodías") se presentaron en una pantalla ubicada para ser vista en el escáner, y las respuestas (notas) y el metrónomo se escucharon a través de auriculares. Los datos de respuesta se recopilaron utilizando el software e-Prime (Psychological Software Tools, Pittsburgh, PA), registrando cada pulsación de tecla y la duración entre pulsaciones.

Entrega de estímulos

Los sujetos realizaron la tarea en un cuadro de respuesta de 5 notas similar a un teclado de piano de cinco teclas. Cada tecla activaba la reproducción de un archivo de onda de la nota dada por el software e-Prime. Se utilizaron las siguientes cinco notas secuenciales: Do (262 Hz; "Do central"), Re (294 Hz), Mi (330 Hz), Fa (349 Hz) y Sol (392 Hz). Los sonidos se sintetizaron con un "sonido de piano acústico" en Finale para Macintosh (MakeMusic, Inc., Eden Prairie, MN). Estos sonidos se entregaron al sujeto en tiempo real al momento de presionar la tecla a través de auriculares con protección contra resonancia magnética. En condiciones de metrónomo, el clic del metrónomo también se presentó a través de los auriculares a 120 pulsaciones por minuto, o una pulsación cada 500 ms.

Parámetros de imagen

Se adquirieron imágenes funcionales y estructurales en un escáner de resonancia magnética de cuerpo completo Phillips Intera Allegra de 3 T con una bobina de cabeza Phillips Sense de 8 canales. Se utilizó una secuencia T2* de eco de gradiente planar sensible al contraste dependiente del nivel de oxigenación sanguínea (BOLD) para adquirir imágenes funcionales.

Consistía en 30 cortes no contiguos adquiridos en orden intercalado (grosor de 4 mm, separación de 0,5 mm, matriz de 80×80, tiempo de repetición de 2500 ms, tiempo de eco de 35 ms, ángulo de giro de 90°, campo de visión de 240×240 mm). Para cada una de las 5 series funcionales, se adquirieron 123 volúmenes. Se adquirieron 160 imágenes tridimensionales de cerebro completo de alta resolución ponderadas en T1 en el plano sagital (1×0,94×0,94) con una secuencia Phillips MPPrage 3D estándar.

Análisis de datos de comportamiento

Evaluación de la libertad rítmica (comparación de las condiciones de Improvisación Rítmica versus Metrónomo): variabilidad del intervalo entre pulsaciones Para evaluar la libertad rítmica en las condiciones

de Improvisación Rítmica en comparación con las condiciones de Metrónomo, cuantificamos la variabilidad del intervalo entre pulsaciones registrando la proporción de respuestas que caían entre 350 y 650 ms en cada una de las cuatro condiciones. Dado que el clic del metrónomo se presentó cada 500 ms, predijimos que la mayoría de las respuestas deberían estar dentro de los 150 ms de 500 ms (350–650 ms) cuando se presentó el metrónomo, y que la variabilidad del intervalo entre pulsaciones (el porcentaje de pulsaciones que caían fuera de este rango) sería mayor en las condiciones de Improvisación Rítmica en comparación con las condiciones de Metrónomo, ya que a los sujetos se les indicó que tocaran rítmicamente con libertad cuando no había metrónomo presente.

Evaluación de la libertad melódica (comparación de las condiciones de Improvisación Melódica versus Patrones): variedad de combinaciones de notas y porcentaje de secuencias de notas únicas. Comparamos las condiciones de

Improvisación Melódica y Patrones utilizando dos medidas diferentes. La primera, variedad de combinaciones de notas, nos permitió evaluar si los sujetos tocaron los patrones preinstruidos en las condiciones de Patrones y si los sujetos exhibieron una mayor variedad de combinaciones de notas en las condiciones de Improvisación Melódica. La segunda, porcentaje de secuencias de notas únicas, nos permitió determinar qué porcentaje de secuencias de notas improvisadas en las condiciones de Improvisación Melódica se tocaron una y solo una vez en una condición dada en todos los bloques, o en todo el experimento.

Variedad de combinaciones de notas

Medimos la proporción de respuestas que coincidían con la nota anterior o con una nota adyacente. Predijimos que un porcentaje muy alto de notas en condiciones de patrones coincidirían con la misma nota anterior (con los patrones CCCCC, DDDDD, EEEEE, etc.) o con una nota adyacente (con los patrones CDEFG y GFEDC); solo las transiciones entre patrones podrían desviarse de esto.

Por el contrario, predijimos que durante las condiciones de improvisación melódica, los sujetos exhibirían un porcentaje significativamente menor de pulsaciones de teclas iguales o adyacentes en secuencia, lo que indica una mayor variedad de combinaciones de notas.

Porcentaje de secuencias de notas únicas. Examinamos

el número de secuencias únicas de 5 notas generadas por cada sujeto, tanto en las condiciones de Improvisación Melódica como en las de Patrones, a lo largo de todo el experimento. Dado que en las condiciones de Improvisación Melódica se les pidió que intentaran inventar tantas secuencias nuevas como fuera posible, previmos un porcentaje relativamente alto de secuencias de notas únicas en estas condiciones. Por el contrario, en las condiciones de Patrones, esperábamos que el porcentaje de secuencias únicas fuera bastante bajo, ya que se les indicó a los sujetos que tocaran solo los siete patrones preaprendidos.

Además de examinar el porcentaje de secuencias de notas únicas tocadas por cada sujeto en todas las ejecuciones de cada una de las cuatro condiciones, también examinamos el porcentaje de secuencias de notas que eran únicas en ambas condiciones de Improvisación Melódica (Improvisación Melódica/Patrones + Improvisación Melódica/Improvisación Rítmica). Es decir, examinamos el porcentaje de secuencias de notas improvisadas que se tocaron una y solo una vez a lo largo de todo el experimento para estudiar el grado de novedad de las secuencias improvisadas de los sujetos. También calculamos esta medida en ambas condiciones de Patrones (Patrones/Improvisación Rítmica + Patrones/Metrónomo), y predijimos un bajo porcentaje de secuencias de notas únicas aquí, dado que los sujetos fueron instruidos para tocar los mismos patrones preaprendidos en ambas subcondiciones de Patrones.

Análisis de datos de imágenes

Las imágenes estructurales y funcionales del cerebro se analizaron utilizando BrainVoyager QX 1.8.6 (Brain Innovation, Maastricht, Holanda).

Las imágenes funcionales se corrigieron para detectar diferencias en la adquisición de imágenes en el tiempo de corte, el movimiento de la cabeza, el filtrado temporal de paso alto para eliminar derivas no lineales de baja frecuencia de tres o menos ciclos por intervalo de tiempo y la eliminación de tendencias lineales. Las secuencias con un movimiento superior a 3 mm...

sobre la ejecución o más de 1 mm de movimiento entre dos volúmenes adyacentes dentro de una ejecución se excluyeron del análisis. Once de un total de sesenta ejecuciones en doce sujetos (18,3%) fueron eliminadas, y los datos de un sujeto se excluyeron por completo. Además, cuatro ejecuciones en total (cada una de un sujeto diferente) fueron excluidas debido a problemas con el equipo. Por lo tanto, evaluamos un total de cuarenta y cinco ejecuciones en doce sujetos (66,7% de las ejecuciones experimentales adquiridas). En el dominio espacial, los datos se suavizaron con un kernel de suavizado gaussiano de 6 mm FWHM. Después de la alineación automática inicial, la alineación de las imágenes funcionales con las imágenes estructurales T1 de alta resolución se ajustó manualmente. El conjunto de datos funcionales realineados se transformó entonces en espacio de Talairach (Talairach y Tournoux, 1988). La señal BOLD esperada se modeló utilizando una función de respuesta hemodinámica de dos gamma (Friston et al., 1998).

Los datos se analizaron mediante un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas, de efectos aleatorios, de cerebro completo y por vóxeles, con LIBERTAD MELÓDICA (Improvisación melódica versus Patrones) y LIBERTAD RÍTMICA (Improvisación rítmica versus Metrónomo) como factores intrasujetos. Se consideró que los vóxeles se activaban significativamente cuando superaban un umbral estadístico de pb.001, sin corregir, con un umbral de grupo de un mínimo de 50 vóxeles interpolados contiguos. Dado que las pruebas F no son indicativas de la direccionalidad de los resultados, examinamos los pesos beta de las regiones individuales para determinar si los efectos se debieron a una diferencia positiva o negativa entre las condiciones. Cabe señalar que todas las activaciones informadas como significativas en pb.001, sin corregir, también se activaron significativamente en un umbral corregido a nivel de grupo de pb.05 cuando el umbral inicial sin corregir se estableció en pb.005, sin corregir. Por lo tanto, elegimos el valor p no corregido más conservador para informar efectos significativos en nuestro análisis de efectos aleatorios de todo el cerebro.

Resultados

Resultados conductuales

En un cuestionario posterior al escaneo, cuando se les pidió “Dar ejemplos de melodías inventadas que tocó durante el experimento”, los sujetos

Tabla 1

Resultados conductuales

Medida	PM (media ± DE)	P/RI (media ± DE)	MI/M (media ± DE)	MI/RI (media ± DE)
% Intervalo entre pulsaciones 350–650 ms	68,5 ± 14,6	49,8 ± 18,5	62,9 ± 17,9	39,8 ± 11,6
% Clave igual/adyacente	91,9 ± 2,9	86,9 ± 13,5	65,1 ± 8,5	71,1 ± 12,8
% Secuencias únicas #	17,7 ± 5,7	17,3 ± 7,3	86,8 ± 14,3	84,3 ± 14,5
prensas/condición	72,2 ± 9,4	81,0 ± 16,7	72,1 ± 10,1	77,9 ± 17,4

Medias y desviaciones estándar (+/–) para todos los sujetos en las cuatro condiciones experimentales para las siguientes variables: 1. % Intervalo entre pulsaciones 350–650 ms mide el porcentaje de intervalos entre pulsaciones que cayeron entre 350 y 650 ms para cada condición, lo que demuestra la cantidad de variabilidad rítmica (por lo tanto cuanto mayor sea el porcentaje, menor será la variabilidad del intervalo entre pulsaciones). 2. % La misma tecla/tecla adyacente da el porcentaje de pulsaciones de teclas que recayeron en la misma tecla que previamente presionada o una tecla adyacente, lo que demuestra la variedad de combinaciones de notas (por lo tanto, cuanto mayor sea el porcentaje de pulsaciones de la misma tecla o de una tecla adyacente, reducir la variedad de combinaciones de notas). 3. % Secuencias únicas da el porcentaje de melodías de 5 notas que se tocaron una vez y solo una vez en cada condición. 4. # pulsaciones/condición da el número promedio de pulsaciones por condición. PM = Patrones con Metrónomo, P/RI = Patrones con Improvisación Rítmica (sin metrónomo), MI/M = Improvisación melódica con metrónomo, y MI/RI = Improvisación melódica y rítmica (sin metrónomo).

Enumeró varias secuencias de 5 notas, separadas por un espacio en blanco. Esto confirmó que los sujetos efectivamente acataron las instrucciones de la tarea. improvisar melodías de 5 notas. Las estadísticas descriptivas de la El análisis del comportamiento se presenta en la [Tabla 1](#).

Evaluación de la libertad rítmica (comparación de la libertad rítmica)

Improvisación versus condiciones del metrónomo): intervalo entre pulsaciones variabilidad

Como era de esperar, un efecto principal de RHYTHMIC FREEDOM (Improvisación rítmica versus metrónomo) [F(1,11) = 32.15, pb.0001, η2 = .74] ocurrió en la variabilidad del intervalo entre prensas, indicando que la variabilidad en el tiempo entre pulsaciones del teclado fue mayor en las condiciones de improvisación rítmica. También hubo una efecto principal de MELODIC FREEDOM (Improvisación melódica versus Patrones) [F(1,11)= 12,5, pb.005, η2 =.35] en el intervalo entre prensas variabilidad. No hay interacción significativa entre RÍTMICO y Se encontró LIBERTAD MELÓDICA en la variabilidad del intervalo entre pulsaciones.

Evaluación de la libertad melódica (comparación de la libertad melódica)

Improvisación versus Patrones (condiciones): variedad de notas combinaciones

Como era de esperar, encontramos un efecto principal de LIBERTAD MELÓDICA sobre la variedad de combinaciones de notas [F(1,11) = 70.9, pb.0001, η2=.86]. En concreto, de media, el 89,4% de las presiones de los sujetos En ambos patrones, las condiciones cayeron en la misma clave o en una adyacente. con la prensa anterior, mientras que solo el 68,1% lo hizo en ambas condiciones de improvisación melódica. Además, el efecto principal de LIBERTAD RÍTMICA en la variedad de combinaciones de notas fue no significativo [F(1,11) = .04, p = .84, η2 = .004]. Además, la Efecto de interacción de la LIBERTAD MELÓDICA y la RÍTMICA Se encontró que la LIBERTAD era significativa [F(1,11) = 6,2, p=.03, η2=.36]. La prueba t post-hoc indicó que la variedad de prensas fue marginalmente mayor en la Improvisación Melódica/Metrónomo condición que en la condición de Improvisación Melódica/Improvisación Rítmica [t(11) = 2,2, p=.051], mientras que no hubo un cambio significativo

Tabla 2

Tabla de regiones moduladas por efectos principales

Efecto principal de la libertad melódica (Patrones de Improvisación Melódica)			Efecto principal de la libertad rítmica (Metrónomo de Improvisación Rítmica)		
Región	Región K del hemisferio XYZF		Hemisferio XY ZF K		
Zona cingulada rostral (RCZ)	La	–1 21 34 21.39 68	Zona cingulada rostral (RCZ)	La	–3 19 35 21.73 109
Corteza cingulada anterior (ACC) La		–1 5 47 21.70 111	Corteza cingulada anterior (ACC) La Giro frontal inferior (IFG)	Yo	–9 –1 38 21.15 129
					–34 29 18 22.64 158
Corteza premotora ventral (vPMC) L		–47 7 23 22.97 157			
Corteza premotora dorsal (dPMC) L		–20 2 49 26,27 754	Corteza premotora dorsal (dPMC) L 23 –4 45 23,90 273		–17 2 43 23.79 385
Corteza premotora dorsal (dPMC) R					
			corteza sensoriomotora	Yo	–25 –14 44 22.84 99
			Lóbulo parietal superior	Yo	–20 –60 47 22.53 381
			Lóbulo parietal inferior	Yo	–36 –40 39 22.71 157
Giro supramarginal ^b	R	61 –42 14 22.77 56			
Cerebelo	Yo	–19 –61 –11 23.50 332			
Desactivaciones ^a					
Giro frontal medial	R	36 45 8 23.37 89			
Giro frontal superior (SFG) R		15 63 12 25.44 302			
Cíngula posterior	Yo	–6 –38 34 21.80 112			
Cíngula posterior	R	11 –36 39 21.42 130			
Giro supramarginal	Yo	–58 –45 28 24.04 273			
Giro angular	R	45 –46 27 22.35 520			

Efecto principal de la libertad melódica a la izquierda, libertad rítmica a la derecha. X, Y y Z son las coordenadas de Talairach de las regiones. F es el valor F del ANOVA. K representa el tamaño de la región en vóxeles contiguos en mm3

^a Aunque los centros de masa de las regiones ACC estaban en el hemisferio izquierdo, estas regiones se extendían a través de la línea media.

^b El giro supramarginal derecho mostró un efecto principal en la dirección opuesta: menos activo a medida que aumenta la libertad melódica.

^a Desactivado en todas las tareas relativas al descanso, y también cada vez más desactivado a medida que aumenta la libertad melódica.

Diferencia entre las subcondiciones de Metrónomo e Improvisación Rítmica para las condiciones de Patrones [$t(11) = -1.2$, $p = .26$].

Evaluación de la libertad melódica (comparación de las condiciones de improvisación melódica versus patrones): porcentaje de secuencias de notas únicas

Como se esperaba, hubo un efecto principal de la LIBERTAD MELÓDICA en el porcentaje de secuencias de notas únicas tocadas [$F(1,11) = 233.00$, $p = .0001$, $\eta^2 = .95$] y ningún efecto principal significativo de la LIBERTAD RÍTMICA en el porcentaje de secuencias de notas únicas, [$F(1,11) = 2.59$, $p = .13$, $\eta^2 = .19$]; no hubo interacción de la LIBERTAD MELÓDICA y RÍTMICA en esta medida [$F(1,11) = .50$, $p = .50$, $\eta^2 = .043$]. Además, en las condiciones de Metrónomo e Improvisación Rítmica, el porcentaje de secuencias de notas únicas fue significativamente diferente entre las condiciones de Improvisación Melódica y Patrones [$t(11) = 14.9$, $p = .0001$]. Específicamente, el porcentaje promedio de secuencias de notas únicas reproducidas en ambas condiciones de improvisación (es decir, reproducidas una y solo una vez durante todas las ejecuciones de las condiciones de improvisación melódica/improvisación rítmica e improvisación melódica/metrónomo durante todo el experimento) fue

79,2%, y en ambas condiciones de Patrones (condiciones Patrones/Metrónomo y Patrones/Libertad Rítmica durante todo el experimento) fue del 10,3%.

El número de pulsaciones no se vio afectado significativamente por si los sujetos improvisaban o tocaban patrones [$F(1,11) = .71$, $p = .42$, $\eta^2 = .06$]. Sin embargo, se encontró un pequeño efecto de la LIBERTAD RÍTMICA en el número de pulsaciones [$F(1,11) = 7.4$, $p = .02$, $\eta^2 = .40$]. La prueba t post-hoc reveló que, si bien hubo un número ligeramente mayor de pulsaciones en la condición Patrones/Improvisación Rítmica en comparación con la condición Patrones/Metrónomo [diferencia media = 8,8 pulsaciones/ejecución, $t(11) = 3.0$, $p = 0.011$], la diferencia en el número de pulsaciones no alcanzó la significancia al comparar Improvisación Melódica/Improvisación Rítmica con Improvisación Melódica/Metrónomo [diferencia = 5,8 pulsaciones/ejecución, $t(11) = 1.9$, $p = 0.08$]. Por lo tanto, este es un efecto relativamente pequeño, impulsado principalmente por una pequeña diferencia entre las condiciones Patrones/Metrónomo y Patrones/Improvisación Rítmica. No se encontró un efecto de interacción significativo de LIBERTAD MELÓDICA y LIBERTAD RÍTMICA en el número total de pulsaciones [$F(1,11) = 1.6$, $p = 0.23$, $\eta^2 = 0.12$].

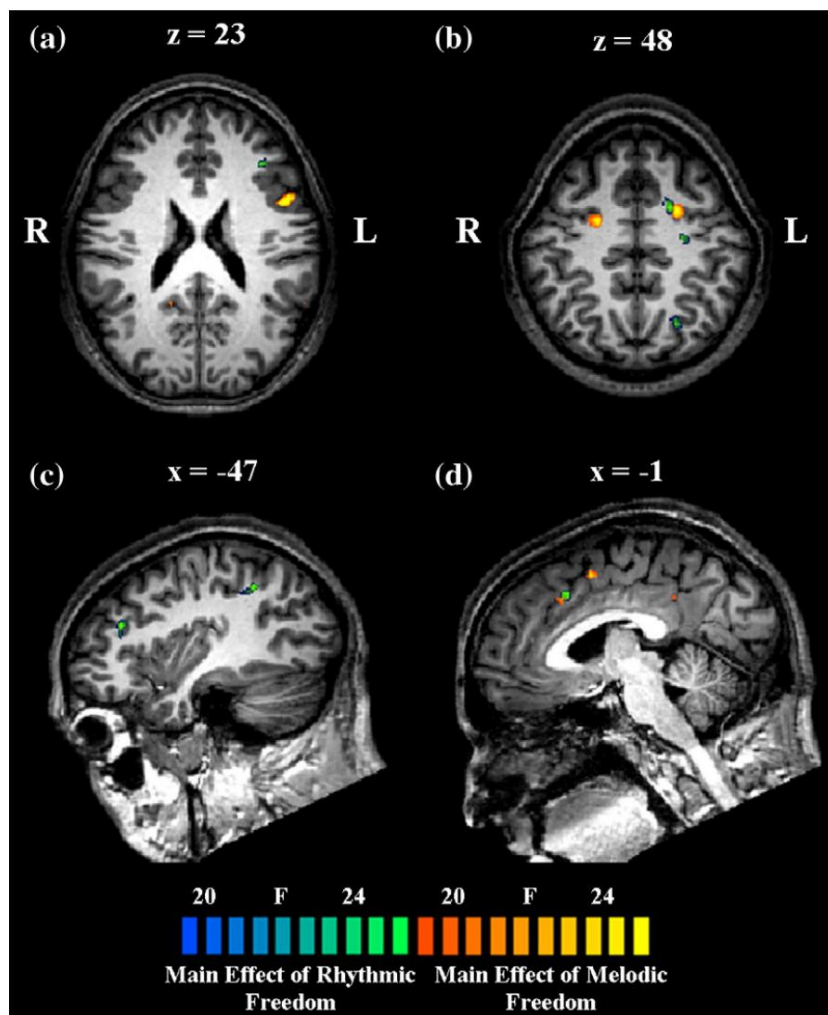


Fig. 2. Efectos principales de la libertad rítmica y melódica en $p < .001$, sin corregir. Efecto principal de la libertad rítmica en azul/verde, efecto principal de la libertad melódica en amarillo/naranja. El panel (a) muestra la activación en el IFG/vPMC, el panel (b) muestra la activación en las cortezas premotoras dorsales bilaterales, el panel (c) muestra la activación en el IFG y el lóbulo parietal superior, y el panel (d) muestra la activación en la ACC.

Resultados de las imágenes

Efectos principales

Efecto principal de la libertad melódica (Improvisación melódica versus Patrones). El efecto principal de la libertad melódica moduló la señal fMRI BOLD en una red de regiones listadas en la [Tabla 2](#), y mostradas en amarillo/naranja en la [Fig. 2](#): la zona cingulada rostral (RCZ) y una región más posterior de la corteza cingulada anterior (ACC), corteza premotora ventral izquierda (vPMC)/giro frontal inferior (IFG), corteza premotora dorsal izquierda (dPMC), corteza premotora dorsal derecha y el cerebelo izquierdo. Además, hubo una red de regiones desactivadas en relación con el reposo en todas las condiciones, con un efecto principal de libertad melódica (es decir, mayor desactivación con el aumento de la libertad melódica): giro frontal medial derecho, giro frontal superior derecho, giro angular derecho, giro supramarginal izquierdo y corteza cingulada posterior bilateral. El giro supramarginal derecho mostró un efecto principal de disminución de la actividad a medida que aumenta la libertad melódica.

Efecto principal de la libertad rítmica (Improvisación Rítmica versus Metrónomo). El efecto principal de la libertad rítmica moduló la señal BOLD fMRI en una red de regiones que se enumeran en la [Tabla 2](#) y se muestran en azul/verde en la [Fig. 2](#): zona cingulada rostral (ZCR), corteza cingulada anterior (CCA), circunvolución frontal inferior izquierda (IFG), corteza sensoriomotora izquierda, circunvolución parietal superior izquierda y lóbulo parietal inferior izquierdo.

Interacción de la libertad melódica y la libertad rítmica

No se encontró un efecto de interacción significativo entre la libertad melódica y rítmica. Esto sugiere que ninguna región respondió adicionalmente a los efectos combinados de la libertad rítmica y la libertad melódica, y que las redes activadas por ambos efectos principales no fueron cuantitativamente diferentes entre sí.

Conjunción de los efectos principales

Para demostrar las regiones comúnmente activadas por la libertad melódica y la libertad rítmica, realizamos un análisis de conjunción de los dos efectos principales ([Fig. 3](#)). Esto demostró la activación en la

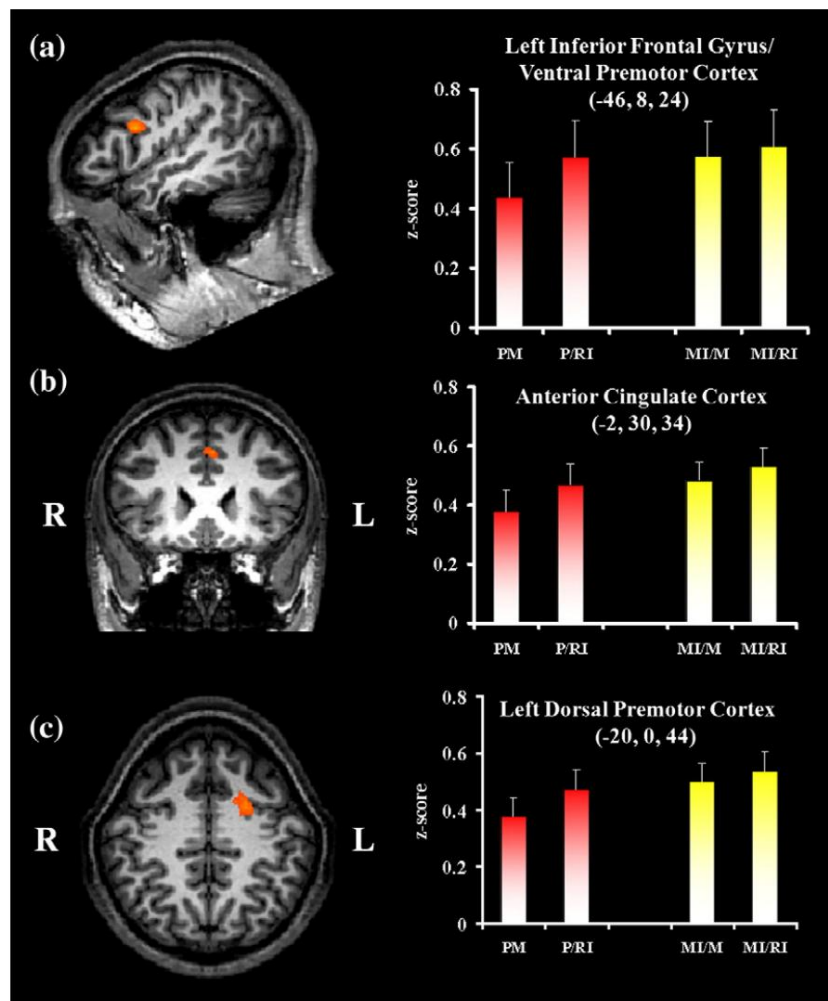


Fig. 3. Conjunción de los efectos principales. Imágenes de contraste para la conjunción de los efectos principales de libertad melódica y rítmica, y gráficos de barras que muestran las puntuaciones z de las áreas, donde las barras de error representan el error estándar de la media. El panel (a) muestra el IFG/vPMC izquierdo y sus gráficos beta para las cuatro condiciones (pb.001). El panel (b) muestra el RCZ del ACC y sus gráficos beta para las cuatro condiciones (pb.005). El panel (c) muestra el dPMC izquierdo y sus gráficos beta para las cuatro condiciones (pb.001). PM = Patrones con Metrónomo, P/RI = Patrones con Improvisación Rítmica (sin metrónomo), MI/M = Improvisación Melódica con Metrónomo, y MI/RI = Improvisación Melódica y Rítmica (sin metrónomo).

IFG/vPMC y dPMC en $p < 0.001$, sin corregir. Dado que la RCZ del ACC mostró activación en ambos efectos principales, buscamos la activación de esta región en el análisis de conjunción en el umbral ligeramente más liberal de $p < 0.005$, y observamos que efectivamente mostraba activación en este umbral.

Discusión

El comportamiento motor en el mundo real requiere una adaptación espontánea a un entorno en constante cambio. Mediante el estudio de la improvisación en pianistas con fMRI, hemos dilucidado las regiones cerebrales implicadas en la generación de nuevas secuencias motoras bajo distintos grados de libertad y restricción. Hasta donde sabemos, este representa el primer estudio de imágenes cerebrales de este novedoso componente generativo de la acción humana.

Los resultados conductuales demuestran que los sujetos mostraron mayor libertad rítmica en las condiciones de improvisación rítmica (efecto principal de la libertad rítmica en la variabilidad de los intervalos entre pulsaciones) y mayor libertad melódica en las condiciones de improvisación melódica (efecto principal de la libertad melódica en la variedad de la libertad de notas). Solo podemos especular sobre el efecto principal de la libertad melódica en la variabilidad de la duración entre pulsaciones y la interacción entre la libertad rítmica y la libertad melódica en la variedad de combinaciones de notas.

Estos efectos podrían indicar que un tipo de libertad fomenta el otro; es decir, que cuanto más se centran los sujetos en improvisar en un dominio, mayor es la probabilidad de que muestren variedad en el otro. Sin embargo, como se puede observar en los tamaños de efecto anteriores, estos efectos fueron relativamente bajos en potencia y significancia. Cabe destacar también que, mientras que la libertad melódica se limitó a cinco opciones de notas, la libertad rítmica fue potencialmente ilimitada en sus posibilidades.

La improvisación melódica se ejemplifica aún más mediante la maximización de la novedad por parte de los sujetos en condiciones de improvisación: el porcentaje promedio de secuencias inventadas, interpretadas solo una vez por un sujeto durante todas las ejecuciones de las condiciones de improvisación a lo largo de todo el experimento, fue del 79,2 %. Este alto grado de novedad confirma que los sujetos buscaban generar tantas melodías únicas como fuera posible y hace improbable que simplemente ejecutaran secuencias aleatorias o previamente almacenadas. Nuestros datos de imágenes cerebrales revelan que la improvisación rítmica (temporal) y melódica (ordinal) modulan significativamente la actividad en varias regiones cerebrales superpuestas: la zona cingulada rostral (ZCR) de la corteza cingulada anterior (CCA), la circunvolución frontal inferior/corteza premotora ventral (CFPV) y la corteza premotora dorsal (CPMD) (Fig. 3). La activación común de estas regiones en ambos efectos principales sugiere que esta red está involucrada en la invención y selección de nuevas funciones motoras.

secuencias independientemente de si la improvisación es melódica o rítmica.

La improvisación implica la generación de posibles frases musicales, la selección entre ellas en cualquier momento y la ejecución de la respuesta motora decidida. Nuestros resultados sugieren que estos procesos parecen estar facilitados por dPMC, IFG/vPMC y ACC.

El dPMC participa comúnmente en tareas motoras, lo que concuerda con su papel en la selección y ejecución de movimientos (para una revisión, véase Chouinard y Paus, 2006). Estudios previos sobre interpretación pianística no han reportado la activación del IFG ni de la ACC al interpretar una pieza musical memorizada (Parsons et al., 2005). Por lo tanto, a la luz de trabajos previos, es probable que la activación del IFG y de la ACC esté relacionada con la naturaleza generativa de nuestra tarea. Si bien algunos estudios sobre lectura musical han revelado la activación del IFG (Sergent et al., 1992; Bengtsson y Ullen, 2006), esto probablemente se deba a la asociación visomotora entre los aspectos visuales de la partitura y la respuesta motora.

preparación (Muller et al., 2002; Stewart et al., 2003), ya que un estudio de lectura musical con una condición visomotora de control que no incluía notas musicales no produjo ninguna activación en IFG/vPMC (Schön et al., 2002).

El IFG izquierdo y el vPMC forman parte del área de Broca. Aunque clásicamente se ha considerado un área del lenguaje, se le han atribuido funciones más generales, como el procesamiento de secuencias (Gelfand y Bookheimer, 2003; Schubotz y von Cramon, 2004; Fiebach y Schubotz, 2006; Molnar-Szakacs et al., 2006), la selección y recuperación (Badre et al., 2005; Rushworth et al., 2005; Hirshorn y Thompson-Schill, 2006), y el mantenimiento de reglas (Bunge et al., 2005) y el conjunto de tareas (Brass et al., 2005). El IFG y el vPMC han sido implicados en la producción y procesamiento del lenguaje, así como en la acción y la percepción tanto visual como auditiva de la acción, lo que sugiere la presencia de un sistema espejo en estas regiones como se piensa que existe en su homólogo del mono, F5 (Johnson-Frey et al., 2003; Iacoboni et al., 2005; Lahav et al., 2007; para revisiones véase Rizzolatti y Craighero, 2004; Binkofski y Buccino, 2006). También se ha demostrado que las regiones IFG y vPMC están involucradas en el procesamiento de la música (para revisiones véase Koelsch y Siebel, 2005; Koelsch, 2006). En combinación con estos resultados, nuestra demostración de la participación de estas regiones en la producción de nuevas secuencias musicales puede ser consistente con un sistema espejo para la música en esta región, es decir, un sistema tanto para la percepción como para la producción de música (Molnar-Szakacs y Overy, 2006). En conjunto, estos resultados sugieren que, si existe un sistema espejo en IFG/vPMC, está involucrado de manera más general en el procesamiento y producción de dominio general de secuencias de acción, ya sean dichas acciones musicales, lingüísticas o gestuales.

Se cree que la ACC participa en la selección voluntaria (Forstmann et al., 2006), las acciones seleccionadas internamente en comparación con las acciones estimuladas externamente (Mueller et al., 2007), la monitorización de conflictos (Botvinick et al., 2004), la toma de decisiones (Bush et al., 2002; Walton et al., 2004), los movimientos improvisados (Procyk et al., 2000) y, en términos más generales, la acción voluntaria (Frith et al., 1991; Paus, 2001). Nuestro resultado es coherente con muchas de estas funciones propuestas de la ACC, ya que los músicos improvisadores pasan por un proceso continuo de toma de decisiones, seleccionando entre una multitud de posibles frases musicales, improvisadas y conflictivas, para interpretar en un momento dado, y luego ejecutando intencionalmente su elección final. En consonancia con los resultados presentados por Forstmann et al. (2006), demostramos un efecto de mayor libertad para la selección voluntaria en la zona cingulada rostral (ZCR) del ACC. Los resultados de Forstmann et al. no revelaron diferencias en la activación en la ZCR.

cuando los sujetos tenían tres versus dos grados de libertad; de manera similar, no encontramos un efecto combinado (interacción) de la libertad rítmica y melódica más allá del efecto de cada tipo de libertad por separado. Nuestros resultados y los de Forstmann et al. subrayan así la importancia del RCZ cuando está involucrada la selección voluntaria, aunque ninguno de los resultados demuestra un efecto de mayor activación con mayor grado de libertad selectiva.

Aunque las secuencias generadas en las condiciones de Improvisación Melódica de nuestro experimento fueron más complejas que las tocadas en las condiciones de Patrones, la activación de IFG y RCZ en la improvisación rítmica y melódica no puede explicarse exclusivamente por este aumento en la complejidad de la secuencia por varias razones.

En primer lugar, se ha demostrado anteriormente que los pianistas entrenados no presentan diferencias cualitativas o cuantitativas en el patrón de activación para secuencias de dedos complejas versus simples (Meister et al., 2005).

En segundo lugar, estudios previos sobre la complejidad de secuencias han demostrado que la actividad neuronal se correlaciona con la complejidad de secuencias, predominantemente en las áreas motoras mediales (p. ej., AMS), dPMC y regiones parietales. En tercer lugar,

En el pasado, no se ha encontrado que la activación de IFG/vPMC se correlacione con la complejidad de la secuencia (para una revisión, consulte [Harrington et al., 2000](#)), excepto cuando las secuencias se aprenden previamente ([Haslinger et al., 2002](#); [Lewis et al., 2004](#)) o se indican visualmente ([Harrington et al., 2000](#); [Müller et al., 2002](#)). Si bien varios estudios no han demostrado que la complejidad de secuencia module la actividad en la corteza cingulada anterior ([Catalan et al., 1998](#); [Harrington et al., 2000](#); [Haaland et al., 2004](#); [Lewis et al., 2004](#)), un metaanálisis de estudios sobre complejidad de secuencia ha mostrado cierta correlación entre la complejidad y la activación de la corteza cingulada anterior ([Janata y Grafton, 2003](#)). Sin embargo, este metaanálisis incluye estudios sobre aprendizaje de secuencias, mientras que los cuatro estudios citados anteriormente solo examinan la producción de secuencias.

Aunque la falta de interacción entre la libertad melódica y rítmica sugiere que las redes activadas por la libertad rítmica y melódica no fueron cuantitativamente diferentes entre sí, ciertas regiones estuvieron presentes en un efecto principal, pero no en el otro (en el umbral seleccionado). El efecto principal de la libertad melódica, pero no el rítmico, produjo activación en la corteza premotora derecha (ipsilateral a la tarea) y el cerebelo izquierdo (contralateral a la tarea), ambos probablemente involucrados en la selección y producción de secuencias ([Harrington et al., 2000](#); [Chouinard y Paus, 2006](#)). Además, el efecto principal de la libertad melódica reveló desactivaciones en varias

Regiones en comparación con los patrones de interpretación: circunvoluciones frontales superior y medial derechas, circunvolución angular derecha y cingulada posterior, y circunvolución supramarginal izquierda. Estas desactivaciones, con una mayor libertad melódica, son consistentes con la desactivación inducida por la tarea observada.

En acciones dirigidas a un objetivo y bajo condiciones que requieren mayor atención ([Frith et al., 1991](#); [Gusnard y Raichle, 2001](#); [McKiernan et al., 2003](#)), ambos aplicables a la improvisación en comparación con los patrones de interpretación. La actividad parietal en el efecto principal de la libertad rítmica es consistente con el rol de estas regiones parietales en la integración espaciomotora, la representación de la acción, la selección del movimiento y, en general, la acción hábil ([Catalan et al., 1998](#); [Haslinger et al., 2002](#); [Johnson-Frey, 2003](#); [Jeannerod, 2003](#)).

Mientras que trabajos anteriores en cognición musical buscaron examinar qué regiones cerebrales estaban involucradas en varios aspectos del procesamiento y la interpretación musical, investigaciones más recientes se han inclinado hacia el uso de la música para examinar aspectos más generales de la cognición, tales como la plasticidad ([Gaser y Schlaug, 2003](#)), el aprendizaje y la memoria auditivos ([Gaab et al., 2006](#)), las transformaciones visomotoras ([Schön et al., 2002](#); [Stewart, 2005](#); [Bengtsson y Ullen, 2006](#)), la integración audiomotora ([Lahav et al., 2007](#)) y la emoción ([Koelsch et al., 2006](#)). De manera similar, utilizamos la improvisación de pianistas como una forma de estudiar los correlatos neuronales de la generación de secuencias motoras novedosas bajo diversos grados de libertad y restricción, un aspecto fundamental del comportamiento motor en el mundo real. Por lo tanto, los presentes hallazgos demuestran la utilidad de utilizar la música como un estudio de caso para investigar los correlatos neuronales de los fenómenos cognitivos de dominio general.

En resumen, los datos revelan que la improvisación musical activa ACC, IFG/vPMC y dPMC independientemente del dominio de libertad improvisatoria (rítmico versus melódico), lo que sugiere un papel para estas regiones en la generación de nuevas secuencias motoras. Los trabajos futuros deberán examinar hasta qué punto esta red es...

verdaderamente de dominio general al examinar la producción en tiempo real de nuevas secuencias motoras no musicales en condiciones variables.

Expresiones de gratitud

Esta investigación fue apoyada generosamente por un premio de investigación para estudiantes de posgrado de la Iniciativa Mente/Cerebro/Comportamiento de Harvard. y con el apoyo adicional del Centro de Imágenes Cerebrales de Dartmouth.

Agradecemos a Bibek Dhital, Alyssa Scott e Ian Lyons su ayuda con la configuración experimental, el reclutamiento de sujetos y el análisis de datos. También agradecemos a Tim Ledlie su ayuda en el análisis de los datos de comportamiento y a Fiery Cushman su útil análisis sobre dicho análisis.

Referencias

- Badre, D., Poldrack, RA, Pare-Blagoev, EJ, Insler, RZ, Wagner, AD, 2005. Mecanismos de recuperación controlada disociable y selección generalizada en la corteza prefrontal ventrolateral. *Neuron* 47 (6), 907–918.
- Bengtsson, SL, Ehrsson, HH, Forssberg, H., Ullen, F., 2004. Disociación de regiones cerebrales que controlan la estructura temporal y ordinal de secuencias de movimiento aprendidas. *Eur. J. Neurosci.* 19 (9), 2591–2602.
- Bengtsson, SL, Ullen, F., 2006. Disociación entre el procesamiento melódico y rítmico durante la interpretación de piano a partir de partituras musicales. *NeuroImage* 30 (1), 272–284.
- Binkofski, F., Buccino, G., 2006. El papel de la corteza premotora ventral en la ejecución y la comprensión de acciones. *J. Physiol. Paris* 99 (4–6), 396–405.
- Botvinick, MM, Cohen, JD, Carter, CS, 2004. Monitoreo de conflictos y corteza cingulada anterior: una actualización. *Trends Cogn. Sci.* 8 (12), 539–546.
- Brass, M., Derrfuss, J., Forstmann, B., von Cramon, DY, 2005. El papel del área de la unión frontal inferior en el control cognitivo. *Trends Cogn. Sci.* 9 (7), 314–316.
- Bunge, SA, Wallis, JD, Parker, A., Brass, M., Crone, EA, Hoshi, E., Sakai, K., 2005. Circuitos neuronales subyacentes al uso de reglas en humanos y primates no humanos. *J. Neurosci.* 25 (45), 10347–10350.
- Bush, G., Vogt, BA, Holmes, J., Dale, AM, Greve, D., Jenike, MA, Rosen, BR, 2002. Corteza cingulada anterior dorsal: un rol en la toma de decisiones basada en recompensas. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99 (1), 523–528.
- Catalan, MJ, Honda, M., Weeks, RA, Cohen, LG, Hallett, M., 1998. Neuroanatomía funcional de movimientos secuenciales de dedos simples y complejos: un estudio PET. *Brain* 121 (Pt. 2), 253–264.
- Chouinard, PA, Paus, T., 2006. Áreas motoras primarias y premotoras de la corteza cerebral humana. *Neuroscientist* 12 (2), 143–152.
- Fiebach, CJ, Schubotz, RI, 2006. Procesamiento anticipatorio dinámico de eventos secuenciales jerárquicos: ¿Un rol común para el área de Broca y la corteza premotora ventral en diferentes dominios? *Cortex* 42 (4), 499–502.
- Forstmann, BU, Brass, M., Koch, I., von Cramon, DY, 2006. Selección voluntaria de conjuntos de tareas revelada por resonancia magnética funcional. *J. Cogn. Neurosci.* 18 (3), 388–398.
- Friston, KJ, Fletcher, P., Josephs, O., Holmes, A., Rugg, MD, Turner, R., 1998. Resonancia magnética funcional relacionada con eventos: caracterización de respuestas diferenciales. *Neuro-Image* 7, 30–40.
- Frith, CD, Friston, K., Liddle, PF, Frackowiak, RS, 1991. Acción voluntaria y la corteza prefrontal en el ser humano: un estudio con PET. *Proc. Biol. Sci.* 244 (1311), 241–246.
- Gaab, N., Gaser, C., Schlaug, G., 2006. Plasticidad funcional relacionada con la mejora tras el entrenamiento de memoria de tono. *NeuroImage* 31 (1), 255–263.
- Gaser, C., Schlaug, G., 2003. Las estructuras cerebrales difieren entre músicos y no músicos. *J. Neurosci.* 23, 9240–9245.
- Gelfand, JR, Bookheimer, SY, 2003. Disociación de los mecanismos neuronales de la secuenciación temporal y el procesamiento de fonemas. *Neuron* 38 (5), 831–842.
- Grafton, ST, Hazeltine, E., Ivry, RB, 1995. Anatomía funcional del aprendizaje de secuencias motoras en humanos. *J. Cogn. Neurosci.* 7, 497–510.
- Gusnard, DA, Raichle, ME, 2001. En busca de una línea base: imágenes funcionales y el cerebro humano en reposo. *Nat. Rev., Neurosci.* 2 (10), 685–694.
- Haaland, KY, Elsinger, CL, Mayer, AR, Durgierian, S., Rao, SM, 2004. La complejidad de la secuencia motora y la mano que realiza la operación producen patrones diferenciales de lateralización hemisférica. *J. Cogn. Neurosci.* 16 (4), 621–636.
- Harrington, DL, Rao, SM, Haaland, KY, Bobholz, JA, Mayer, AR, Binder, JR, Cox, RW, 2000. Sistemas neuronales especializados que subyacen a las representaciones de movimientos secuenciales. *J. Cogn. Neurosci.* 12 (1), 56–77.

- Haslinger, B., Erhard, P., Weille, F., Ceballos-Baumann, AO, Bartenstein, P., Grafín von Einsiedel, H., Schwaiger, M., Conrad, B., Boecker, H., 2002. El papel de los circuitos laterales premotor-cerebeloso-parietal en el control de la secuencia motora: un estudio paramétrico de resonancia magnética funcional. *Res. cerebral. Cogn. Res. cerebral*. 13 (2), 159–168.
- Hirshorn, EA, Thompson-Schill, SL, 2006. Rol de la circunvolución frontal inferior izquierda en la recuperación encubierta de palabras: correlatos neuronales del cambio durante la fluidez verbal. *Neuropsychologia* 44 (12), 2547–2557.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, JC, Rizzolatti, G., 2005. Comprender las intenciones de los demás con el propio sistema de neuronas espejo. *PLoS Biol.* 3 (3), e79.
- Ivry, RB, Helmuth, LL, 2003. Representación y mecanismos neuronales de los movimientos secuenciales. En: Johnson-Frey, SH (Ed.), *Taking Action*. MIT Press, Cambridge, págs. 221–258.
- Janata, P., Grafton, ST, 2003. Balanceo cerebral: sustratos neuronales compartidos para conductas relacionadas con la secuenciación y la música. *Nat. Neurosci.* 6 (7), 682–687.
- Jeannerod, M., 2003. Simulación de la acción como concepto unificador de la cognición motora. En: Johnson-Frey, SH (Ed.), *Taking Action*. MIT Press, Cambridge, págs. 139–164.
- Johnson-Frey, SH, 2003. En: Johnson-Frey, SH (Ed.), *Taking Action*. MIT Press, Cambridge, págs. 185–218.
- Johnson-Frey, SH, Maloof, FR, Newman-Norlund, R., Farrer, C., Inati, S., Grafton, ST, 2003. ¿Acciones o interacciones mano-objeto? Corteza frontal inferior humana y observación de acciones. *Neuron* 39, 1053–1058.
- Koelsch, S., 2006. Importancia del área de Broca y la corteza premotora ventral para el procesamiento sintáctico-musical. *Cortex* 42 (4), 518–520.
- Koelsch, S., Siebel, WA, 2005. Hacia una base neuronal de la percepción musical. *Tendencias Cogn. Sci.* 9 (12), 578–584.
- Koelsch, S., Fritz, T., von Cramon, DY, Muller, K., Friederici, AD, 2006. Investigación de las emociones con música: un estudio de fMRI. *Hum. Brain Mapp.* 27 (3), 239–250.
- Lahav, A., Saltzman, E., Schlaug, G., 2007. Representación del sonido en la acción: red de reconocimiento audiomotor al escuchar acciones recién adquiridas. *J. Neurosci.* 27 (2), 308–314.
- Lewis, PA, Wing, AM, Pope, PA, Praamstra, P., Miall, RC, 2004. La actividad cerebral se correlaciona diferencialmente con el aumento de la complejidad temporal de los ritmos durante las fases de inicialización, sincronización y continuación del golpeo rítmico de los dedos. *Neuropsychologia* 42 (10), 1301–1312.
- McKiernan, KA, Kaufman, JN, Kucera-Thompson, J., Binder, JR, 2003. Manipulación paramétrica de factores que afectan la desactivación inducida por tareas en neuroimagen funcional. *J. Cogn. Neurosci.* 15 (3), 394–408.
- Meister, I., Krings, T., Foltys, H., Boroojerdi, B., Muller, M., Topper, R., Thron, A., 2005. Efectos de la práctica a largo plazo y la complejidad de las tareas en músicos y no músicos que realizan tareas motoras simples y complejas: implicaciones para la organización motora cortical. *Hum. Brain Mapp.* 25 (3), 345–352.
- Molnar-Szakacs, I., Overy, K., 2006. Música y neuronas espejo: del movimiento a la emoción. *Soc. Cogn. Afecto. Neurosci.* 1 (3), 235–241.
- Molnar-Szakacs, I., Kaplan, J., Greenfield, PM, Iacoboni, M., 2006. Observación de secuencias de acción complejas: el papel del sistema de neuronas espejo frontoparietales. *NeuroImage* 33 (3), 923–935.
- Mueller, VA, Brass, M., Waszak, F., Prinz, W., 2007. El papel de la preSMA y la zona cingulada rostral en acciones seleccionadas internamente. *NeuroImage* 37, 1354–1361.
- Müller, RA, Kleinhans, N., Pierce, K., Kemmotsu, N., Courchesne, E., 2002. Resonancia magnética funcional de la adquisición de secuencias motoras: efectos de la etapa de aprendizaje y el rendimiento. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 14 (2), 277–293.
- Parsons, LM, Sergent, J., Hodges, DA, Fox, PT, 2005. La base cerebral de la interpretación pianística. *Neuropsychologia* 43 (2), 199–215.
- Paus, T., 2001. Corteza cingulada anterior en primates: donde se interconectan el control motor, el impulso y la cognición. *Nat. Rev., Neurosci.* 2 (6), 417–424.
- Peretz, I., Zatorre, RJ, 2005. Organización cerebral para el procesamiento musical. *Año. Rev. Psychol.* 56, 89–114.
- Pressing, J., 1988. Improvisación: métodos y modelos. En: Sloboda, J. (Ed.), *Procesos generativos en la música: la psicología de la interpretación, la improvisación y la composición*. Oxford University Press, Oxford y Nueva York, págs. 129–178.
- Pressing, J., 1998. Restricciones psicológicas en la experiencia y la comunicación improvisatorias. En: Nettl, B., Russell, M. (Eds.), *En el curso de la interpretación: Estudios en el mundo de la improvisación musical*. University of Chicago Press, Chicago y Londres, págs. 47–68.
- Procyk, E., Tanaka, YL, Joseph, JP, 2000. Actividad cingulada anterior durante conductas secuenciales rutinarias y no rutinarias en macacos. *Nat. Neurosci.* 3 (5), 502–508.
- Rizzolatti, G., Craighero, L., 2004. El sistema de neuronas espejo. *Revista Anual. Neurosci.* 27, 169–192.
- Roland, PE, Meyer, E., Shibasaki, T., Yamamoto, YL, Thompson, CJ, 1982. Cambios en el flujo sanguíneo cerebral regional en la corteza y los ganglios basales durante los movimientos voluntarios en voluntarios humanos normales. *J. Neuro-physiol.* 48 (2), 467–480.
- Rushworth, MF, Buckley, MJ, Gough, PM, Alexander, IH, Kyriazis, D., McDonald, KR, Passingham, RE, 2005. Selección atencional y selección de acción en la corteza prefrontal ventral y orbital. *J. Neurosci.* 25 (50), 11628–11636.
- Schön, D., Anton, JL, Roth, M., Besson, M., 2002. Un estudio fMRI de la lectura musical a primera vista. *NeuroReport* 13 (17), 2285–2289.
- Schubotz, RI, von Cramon, DY, 2004. Las secuencias de estímulos abstractos no biológicos comparten la corteza premotora ventral con la observación de la acción y la imaginaria. *J. Neurosci.* 24 (24), 5467–5474.
- Sergent, J., Zuck, E., Terriah, S., MacDonald, B., 1992. Red neuronal distribuida subyacente a la lectura musical a primera vista y la interpretación al teclado. *Ciencia*, 257 (5066), 106–109.
- Stewart, L., 2005. Un enfoque neurocognitivo para la lectura musical. *Ann. NY Acad. Ciencias* 1060, 377–386.
- Stewart, L., Henson, R., Kampe, K., Walsh, V., Turner, R., Frith, U., 2003. Cambios cerebrales tras aprender a leer y tocar música. *NeuroImage* 20 (1), 71–83.
- Talairach, J., Tournoux, P., 1988. *Atlas estereotáxico coplanar del ser humano Cerebro*. Thieme, Nueva York.
- Walton, ME, Devlin, JT, Rushworth, MF, 2004. Interacciones entre la toma de decisiones y el monitoreo del rendimiento dentro de la corteza prefrontal. *Nat. Neurosci.* 7 (11), 1259–1265.