

Universidad CEU Cardenal Herrera

CEINDO - CEU Escuela Internacional de Doctorado

PROGRAMA EN CIENCIA Y TECNOLOGÍA DE LA SALUD



CEU

*Escuela Internacional
de Doctorado*

**El Uso de la Teoría de la Mente en Humanos
(*Homo sapiens*) y Macacos Japoneses (*Macaca
fuscata*) en distintos Contextos Sociales:
Consideraciones Ontogénicas y Filogénicas**

TESIS DOCTORAL

Alba Castellano Navarro

Dirigida por:

Federico Guillén Salazar

Anna Albiach Serrano

VALENCIA

2019







Este trabajo ha sido realizado en la Unidad de Etología y Bienestar Animal, Departamento de Producción y Sanidad Animal, Salud Pública Veterinaria y Ciencia y Tecnología de los Alimentos de la Universidad Cardenal Herrera CEU (Valencia), bajo la dirección del Dr. Federico Guillén Salazar y la Dra. Anna Albiach Serrano.

El Dr. Federico Guillén Salazar y la Dra. Anna Albiach Serrano, directores de este trabajo, expresan su conformidad para la presentación del mismo por considerar que reúne los requisitos necesarios y constituye una aportación original al tema tratado.

Fdo. Dr. Federico Guillén Salazar

Fdo. Dra. Anna Albiach Serrano

A Emi,

el mejor compañero en esta aventura

AGRADECIMIENTOS

En la aventura de esta tesis he tenido la gran suerte de contar con muchas personas que me han apoyado desde el principio, pero también he conocido por el camino a muchas otras que me han animado y ayudado a continuar. Aún me cuesta creer que hoy esté escribiendo las últimas líneas de este trabajo, y estoy segura de que sin lo que cada una de estas personas me ha aportado no lo habría conseguido.

En primer lugar, quiero dar gracias a mi familia. A mis padres, por apoyarme en cada paso y decisión que he tomado en la vida. Gracias por tantos viajes a la estación de autobuses, tantas mudanzas y tantas vitaminas para recargarme las pilas. Por viajar hasta la otra punta del mundo para asegurarnos de que estaba bien y por todo el cariño y los consejos que me habéis dado durante estos años. Me habéis cuidado con todo lo que teníais, pero también me habéis dado libertad para volar y experimentar, es algo que siempre os agradeceré. A mis hermanas: Clarita, por compartir tanto conmigo, ahora te toca a ti terminar tu tesis y sé que lo vas a hacer de maravilla; y Laura, por cuidar de mí con tanto cariño ¡y por tus dosis de alegría y bailoteo! También a Carlos, David, mi sobrinito Juan (lo más bonito del mundo), mis Abuelos, mi Yaya, nuestros gatitos Kojima y Yuki, y al resto de mi familia por acompañarme y darme tanto cariño en este proceso. Os quiero mucho a todos y me siento muy afortunada de teneros.

Después quiero dar las gracias a mis amigos, que han estado ahí para ayudarme a desconectar, pero también algunos se han implicado ayudándome personalmente en el trabajo de esta tesis. En especial, gracias a Laura, Sara, Rubén, Clara, Sergi, Mar, Ana (¡gracias por tus fórmulas kilométricas en Excel!), Lucía (¡ya podrías dar conferencias sobre mi tema de tesis!), Fernando, Marta, Arán, Cristina, José, Raquel (mi gran compañera de aventuras), Alvarito, Lucía (mi hermanita nica) y muchos otros que me habéis acompañado durante este tiempo. Gracias por todos los momentos compartidos, por preocuparos, por animarme, por venir a visitarme estuviera donde estuviera (y traerme provisiones ☺), por ser mis conejillos de indias en los experimentos e incluso por corregirme y ayudarme a traducir partes de esta tesis.

También quiero dar las gracias a la gente del Colegio Público Jerónimo Blancas y Tomás de Zaragoza. ¡Quién me iba a decir que el centro donde estudié de niña más tarde se convertiría en el laboratorio donde llevar a cabo mis investigaciones! Mil gracias a las madres que participaron o que autorizaron

AGRADECIMIENTOS

a sus hijos para participar en el estudio y sobre todo a los niños con los que compartí momentos muy divertidos. También gracias a Vicente, Mari Paz, Eva, Rosa, Isabel, Sonia, Ángel, Manolo, Carmen, David, Clara, Emilio, Fernando, Lucía, Jesús y María por ser mis voluntarios y a Jesús por construirme un aparato tan chulo.

En cuanto a los investigadores que han contribuido en este proyecto, en primer lugar, quiero dar las gracias a mis directores de tesis: Federico Guillén y Anna Albiach. Fede, tú confiaste en mí y me diste la oportunidad de empezar esta aventura que me ha aportado tanto. Gracias por el tiempo y esfuerzo que me has dedicado, sobre todo en momentos de estrés de última hora. Anna, de ti he aprendido muchísimo. Me has transmitido tu energía positiva, tu amor por la ciencia, tu espíritu crítico y perfeccionista. Verte en acción para mí ha supuesto un verdadero ejemplo de cómo me gustaría llegar a ser como investigadora (aunque, si me dejan elegir, con un poquito menos de estrés ☺). Gracias a los dos.

En este recorrido también he tenido la oportunidad de coincidir con profesores e investigadores que de una manera u otra han contribuido a mi formación, tanto personal como profesional. Antes de encaminarme en el doctorado, coincidí con profesores como Antonio Lascorz, Sagrario Montalvo, José Copa, Blanca Cifrián, Ignacio Martínez y José Manuel Nicolau que me inspiraron y me mostraron lo maravillosa que puede ser la naturaleza. En especial, Josabel Belliure me introdujo por primera vez el trabajo de campo (¡disfruté y aprendí mucho persiguiendo lagartijas!), y además me ayudó mucho como tutora de mi trabajo final de Máster. Mis compañeros durante la tesis también han sido grandes profesionales que me han servido de ejemplo: Ester, Ana y Héctor gracias por todos vuestros consejos y vuestra ayuda; y Clara, sin duda tú has sido uno de mis principales apoyos durante este proceso. Gracias por las largas charlas en tu coche de camino al CEU, por todos los consejos y desahogos que hemos intercambiado y por aceptarme siempre tu casa con los brazos abiertos. Como ya te dije, conocerte ha sido uno de los mejores regalos que me ha traído la tesis.

Durante mi estancia en la Koshima Field Station de la Universidad de Kioto también tuve la oportunidad de coincidir con investigadores que me aportaron mucho. Federica Amici, a ti debo darte las gracias por muchas cosas. Primero por ofrecerme la oportunidad de cumplir mi sueño de estudiar animales en libertad, después por acogerme en tu casa junto a tu maravillosa familia (también gracias a Giorgio por fabricar un aparato tan bonito) y, por último, por todo el tiempo en el que has sido mi

supervisora durante nuestra aventura japonesa (y también después). Tus rápidas y efectivas respuestas, tu comprensión, optimismo y tu forma de animarme y agradecerme mi trabajo han resultado muy motivadores y me han hecho las cosas mucho más fáciles. No importa si estaba en Japón, en Alemania o en España, siempre te he sentido muy cerca. Sin duda eres una de las personas de las que más he aprendido en esta etapa y espero que me sigas enseñando ☺. Andrew MacIntosh y Julie Duboscq, gracias por recibirnos cuando aún estábamos asustados por lo que nos íbamos a encontrar al llegar a Japón, vuestra cálida bienvenida y toda la ayuda que nos distéis durante los primeros días fue esencial para que pudiéramos sobrevivir. También gracias a vosotros y a Christof Neumann por los útiles consejos y aportaciones para nuestros experimentos. En nuestra aventura también conocimos a personas a las que tengo mucho que agradecer: a Suzumura-san, por cuidarnos durante toda nuestra estancia, siempre con tu mejor sonrisa; a Zhihong Xu, porque compartir la estación, la cabaña y los experimentos contigo hizo que te cogiéramos mucho cariño; y a la gente del Tagiri: Iino, Saki, Takuya, Emi, Chiho y Pi-chan porque os convertisteis en muy buenos amigos que nunca vamos a olvidar. Gracias por enseñarnos que la amistad no entiende de fronteras, culturas ni idiomas. También quiero dar las gracias a los macacos, por aceptar resignados que invadiéramos su isla, me han enseñado mucho y nunca olvidaré la maravillosa experiencia de vivir entre ellos.

Emi, a ti te he dejado para el final porque deberías aparecer en cada párrafo de estos agradecimientos. Durante este camino, tú has sido mi familia, mi amigo, mi investigador y mi compañero. Has sido mi pilar más importante, animándome, ayudándome y dándome fuerzas para continuar. Te quiero muchísimo y estoy deseando vivir a tu lado el resto de las aventuras que nos quedan todavía. Sé que tenías tantas ganas como yo de que acabara la tesis ¡Por fin lo he conseguido! Y ha sido gracias a ti. Gracias también a tu familia, por haberme acogido con tanto cariño y por venir hasta Japón a visitarnos.

Este estudio ha sido posible gracias a la financiación otorgada por la Generalitat Valenciana (ACIF/2014/281), la Universidad Cardenal Herrera-CEU (PRCEU-UCH 13/05, INDI 14/12, PRCEU-UCH PT-15/03, INDI 15/12, PRCEU-UCH PT-16/01, CEINDO 16/17), la German Research Foundation (AM 409/4-1) y la Japan Society for the Promotion of Science (16H06181).

CONTENIDOS

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS.....	15
SUMMARY.....	17
RESUMEN.....	21
CAPÍTULO 1 INTRODUCCIÓN GENERAL.....	25
1. Inteligencia social y Teoría de la Mente.....	28
2. Ontogenia de la Teoría de la Mente en la especie humana.....	31
2.1. Orden de desarrollo de los distintos tipos de Teoría de la Mente en los humanos.....	31
2.2. Factores ambientales que influyen en el desarrollo de la Teoría de la Mente en los humanos.....	36
3. Evolución de la Teoría de la Mente.....	38
3.1. La Teoría de la Mente en los primates no humanos.....	38
3.2. Hipótesis sobre el origen evolutivo de la Teoría de la Mente.....	42
3.3. Funciones de la Teoría de la Mente.....	59
4. Objetivos.....	61
CAPÍTULO 2 FACTORES QUE AFECTAN AL USO DE LA TEORÍA DE LA MENTE EN LOS HUMANOS: CONTEXTOS DE COMPETICIÓN Y COOPERACIÓN, TIPO DE RELACIÓN SOCIAL Y DIRECCIÓN DE LA INFERENCIA.....	65
1. Introducción.....	67
2. Material y métodos.....	70
3. Resultados.....	88
4. Discusión.....	96
CAPÍTULO 3 RESPUESTA DE LOS MACACOS JAPONESES A LA MIRADA HUMANA: ANÁLISIS EN LOS CONTEXTOS DE AMENAZA, COOPERACIÓN Y COMPETICIÓN.....	103
1. Introducción.....	105

2. Experimento 1. Respuesta a la aproximación de un humano con distintos estados de atención	108
2.1. Introducción	108
2.2. Material y Métodos.....	110
2.3. Resultados y discusión.....	115
3. Experimento 2. Respuesta al estado de atención de un humano en un contexto de aprovisionamiento	121
3.1. Introducción	121
3.2. Material y Métodos.....	123
3.3. Resultados y discusión.....	128
4. Experimento 3. Respuesta a la perspectiva visual de un humano en un contexto de competición por comida.....	135
4.1. Introducción	135
4.2. Material y Métodos.....	136
4.3. Resultados y discusión.....	141
5. Discusión	144
CAPÍTULO 4 DISCUSIÓN GENERAL	149
1. Ontogenia de la Teoría de la Mente.....	152
2. Evolución de la Teoría de la Mente	156
CAPÍTULO 5 CONCLUSIONES	163
1. Conclusiones	165
2. Conclusions.....	167
REFERENCIAS	169
APÉNDICE Explicaciones verbales aportadas a los sujetos humanos durante el estudio (Capítulo 2).....	209

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

1. Artículos publicados en revistas científicas

- I. **Castellano-Navarro, A.**, Guillén-Salazar F., & Albiach-Serrano, A. (2020). Competitive children, cooperative mothers? Effect of various social factors on the retrospective and prospective use of Theory of Mind. *Journal of Experimental Child Psychology*.190C, 104715.
- II. Beltrán Francés, V., **Castellano-Navarro, A.**, Maulany, R. I., Ngakan, P. O., MacIntosh, A. J. J., Llorente, M., & Amici, F. (Under review). Differences in social play in wild Japanese macaques (*Macaca fuscata*) and moor macaques (*Macaca maura*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- III. **Castellano-Navarro A.**, Macanás-Martínez, E., Xu, Z., MacIntosh, A. J. J., Amici, F., Guillén-Salazar, F., & Albiach-Serrano, A. (In preparation). Are the Japanese macaques (*Macaca fuscata*) sensitive to the human gaze? Analysis in the contexts of threat, cooperation and competition.

2. Comunicaciones presentadas en congresos internacionales

- I. **Castellano-Navarro A.**, Albiach-Serrano A., & Guillén-Salazar, F. (2016) Theory of Mind in competitive and cooperative contexts: preliminary results from 6-year-old children. *XXVIII International Congress of the Spanish Society for Comparative Psychology*. Barcelona, Spain.
- II. **Castellano-Navarro A.**, Albiach-Serrano A., & Guillén-Salazar, F. (2018). Investigating the origin of Theory of Mind: preliminary results from adults and 6-year-old children. *6th Iberian Primatological Congress*. Burgos, Spain.
- III. Albiach-Serrano A., **Castellano-Navarro A.**, & Guillén-Salazar, F. (2019). The use of theory of mind in different socio-ecological contexts: ontogenetic and phylogenetic considerations. *III International Congress of Psychobiology*. Granada, Spain.

SUMMARY

Our ability to attribute mental states (Theory of Mind, ToM) allows us to explain, predict and even manipulate the behavior of others. Therefore, it is an essential capacity for the management of social interactions in our species and could also be in other animal species. To better understand the ontogeny of ToM, it is necessary to compare its use in individuals of different ages, while, to better understand its evolutionary history, the comparison of different species is needed. In both cases, it is crucial to understand the environmental factors that condition the use of ToM in the present and that could have functioned as selection pressures in the past, conferring adaptive advantages to individuals with better ToM capabilities.

There are several theories about the contexts that may have led to the evolution of ToM, such as the hypotheses of predation, domestication, competition vs cooperation and equal-equal vs parent-offspring relationship. Although ToM has been extensively studied, studies have often focused on different aspects of ToM and have used different experimental protocols, making it difficult to draw reliable conclusions about the role of these factors in the development of ToM (both from an ontogenetic and phylogenetic point of view). It seems necessary, therefore, more empirical research that directly compares various types of ToM and their different functions in subjects of different ages and species –both close and phylogenetically distant from ours–. In addition, studies that evaluate the active use of ToM in different social contexts through equivalent procedures would be necessary.

The main objective of this thesis has been to investigate the development of ToM in our species and contribute to the understanding of its evolutionary history, including the identification of the factors that can modulate its use. Thus, two complementary experimental studies have been carried out, the first with humans of different ages and the second with another species of primate, the Japanese macaque (*Macaca fuscata*), where we evaluated various contexts in which ToM may result useful.

In the first study, presented in Chapter 2, 6-year-old children and adult women participated in pairs in a task in which subjects had to infer their partner's behavior taking into account their visual perception (Experiment 1), knowledge (Experiment 2) and false belief (Experiment 3) regarding the location of rewards under three cups. The specific objectives of this study were, on the one hand, to confirm the progression of development of the different types of ToM found in previous studies in children – comparing their results with those of fully developed adults– and on the other, to check whether there are situations in which they use better any of the types of ToM and if this effect varies through ontogeny. The results were analyzed according to the temporal direction of the inference (past or future behavior of the partner), the social context (competition or cooperation) and, in the case of women, the type of social relationship with their partner (another adult or her own child). Children only passed the visual perception task while adults succeeded in all three tasks, but performed better in the visual perception task than in the false belief task, which suggests differences not only in the level of cognitive development, but also in the intrinsic difficulty of tasks that could explain children's results. In addition, children obtained better results in competition, while adults obtained better results in cooperation in the knowledge experiment, suggesting that the motivation for using ToM would change from more competitive to more cooperative during ontogeny, probably due to the progressive assimilation of social norms related to reputation and sense of justice. Finally, the direction of inference did not influence the results in children while women obtained worse results –only in competition context–, in the prospective condition of visual perception experiment –in which their choices affected the partner more directly and were more obvious–. This apparent reluctance to compete was greater in the case of the mother with her child compared to when they participated with another adult, suggesting that, in mother-child relationship, cooperation could have been a key driving force in evolution of ToM in our species.

In the second study, presented in Chapter 3, we evaluate the attention to human gaze in a free-ranging population of Japanese macaques on Koshima island (Japan), in

three different contexts: a context in which an unknown human approached directly, generating a potential threat (Experiment 1), a provisioning context, in which a human gave them food with a cooperative attitude (Experiment 2) and a context in which they had to compete with a human for food (Experiment 3). The specific objectives of this study were to verify the sensitivity of this species –which has been very poorly studied in ToM terms– to the gaze of others and to assess whether it is a context-specific skill, or if they could use it flexibly in different contexts. In addition, the effect of various individual characteristics (*i.e.*, sex, age, dominance rank, and shyness index) on the behavior exhibited by macaques in the different experiments was evaluated. The subjects of Experiment 1 took the direct gaze of an approaching human as a threatening signal, as evidenced by the fact that they began the flight at a greater distance and threatened the human more frequently in this condition than in another in which the human looked to the ground. The subjects of Experiment 2 adapted their behavior to the state of attention of a human who provided them with food, for example, moving to enter their vision field when necessary. Finally, in Experiment 3, macaques were able to take the visual perspective of a human who competed with them for food. Specifically, the shyest subjects preferred to take food not visible to the experimenter rather than food that was visible to the experimenter, minimizing the risk of confrontation, while the less shy preferred to choose the food visible to the experimenter first, maximizing their chances of getting more food. Together, these results support the idea that Japanese macaques attend to human gaze in a flexible way according to the context and are capable of representing the basic psychological states of others, such as their intentions and perceptions, so it can be assumed that this capacity would already be present in a common ancestor of macaques and humans.

Together, these two studies support previous research that states the ability to understand the visual perceptions of others as one of the first aspects of ToM to be developed –both from an ontogenetic and phylogenic point of view–. On the contrary, the results of the macaques, positive in all three evaluated contexts (*i.e.*, threat, cooperation and competition), point that the widespread idea that competitive contexts

SUMMARY

were the main driven force of the evolution of ToM in primates could be wrong. This could be due to the lack of comparability of ToM research in competitive and cooperative contexts in primates. Our data with humans show that in fully developed adults, ToM would be more useful to cooperate than to compete, suggesting that cooperation would have gained greater importance in the evolution of social cognition of our species and, especially, in the mother-child relationship. These findings shed new light on the development and evolution of ToM, a cognitive capacity that, without a doubt, has been –and still is– key to our species.

RESUMEN

Nuestra capacidad de atribuir estados mentales (Teoría de la Mente, ToM) nos permite explicar, predecir e incluso manipular el comportamiento de los demás. Se trata pues, de una capacidad esencial para el manejo de las interacciones sociales en nuestra especie y podría serlo también en otras especies animales. Para comprender mejor la ontogenia de la ToM, es preciso comparar su uso en individuos de distintas edades, mientras que, para comprender mejor su historia evolutiva, es útil la comparación de distintas especies. En ambos casos, resulta crucial entender los factores ambientales que condicionan el uso de la ToM en el presente y que podrían haber funcionado como presiones de selección en el pasado, confiriendo ventajas adaptativas a los individuos con mejores capacidades de ToM.

Existen diversas teorías acerca de los contextos que pudieron haber propiciado la evolución de la ToM, entre las que destacan las hipótesis de depredación, domesticación, competición vs cooperación y relación entre iguales vs progenitores-crías. A pesar de que la ToM ha sido extensamente investigada, los estudios realizados a menudo se han centrado en aspectos distintos de la misma y han empleado distintos procedimientos experimentales, por lo que resulta difícil sacar conclusiones fiables sobre el papel de estos contextos en el desarrollo de la ToM (tanto desde un punto de vista ontogénico como filogénico). Parece necesaria, pues, más investigación empírica en la que se compare directamente diversos tipos de ToM y sus distintas funciones en sujetos de distintas edades y especies –tanto cercanas como alejadas filogénicamente de la nuestra–. Además, se precisa de estudios que evalúen el uso activo de la ToM en distintos contextos sociales mediante procedimientos funcionalmente equivalentes.

El objetivo general de esta tesis ha sido investigar el desarrollo de la ToM en nuestra especie y contribuir a la comprensión de la historia evolutiva de esta capacidad, incluyendo la identificación de los factores que pueden modular su uso. Para ello, se han llevado a cabo dos estudios experimentales complementarios, el primero con humanos de distintas edades y el segundo con otra especie de primate, el macaco japonés (*Macaca*

fuscata), que han incluido la evaluación de diversos contextos en los la ToM puede resultar útil.

En el primer estudio, recogido en el Capítulo 2, niños de 6 años y mujeres adultas participaron por parejas en una tarea en la que debían inferir el comportamiento de su compañero teniendo en cuenta su percepción visual (Experimento 1), conocimiento (Experimento 2) y falsa creencia (Experimento 3) con respecto a la localización de recompensas situadas debajo de tres vasos. Los objetivos específicos de este estudio eran, por una parte, confirmar la progresión de desarrollo de los distintos tipos de ToM encontrada en los estudios previos en niños –comparando sus resultados con los de adultos plenamente desarrollados– y por otra, comprobar si existen situaciones en las que se hace un mejor uso de alguno de los tipos de ToM y si este efecto varía durante la ontogenia. Los resultados se analizaron de acuerdo con la dirección temporal de la inferencia (comportamiento pasado o futuro del compañero), el contexto social (competición o cooperación) y, en el caso de las mujeres, el tipo de relación social con su compañero (otro adulto o su propio hijo). Los niños solo superaron la tarea de percepción visual mientras que los adultos superaron las tres tareas, pero obtuvieron mejores resultados en la tarea de percepción visual que en la tarea de falsa creencia. Esto sugiere que no solo diferencias en el nivel de desarrollo cognitivo, sino también diferencias en la dificultad intrínseca de las tareas subyacen a los resultados de los niños. Además, los niños obtuvieron mejores resultados en el contexto de competición, mientras que los adultos obtuvieron mejores resultados en el contexto de cooperación en el experimento de conocimiento, sugiriendo que la motivación por usar la ToM variaría de más competitiva a más cooperativa durante la ontogenia, probablemente debido a la progresiva asimilación de normas sociales relacionadas con la reputación y el sentido de la justicia. Por último, la dirección de la inferencia no influyó en los resultados en los niños, mientras que las mujeres, únicamente en el contexto de competición, obtuvieron peores resultados en la condición prospectiva del experimento de percepción visual –aquella en la que sus elecciones afectaban más directamente al compañero y eran más evidentes–. Esta aparente reticencia por competir fue mayor en

el caso de la madre con su hijo en comparación con cuando participaban con otro adulto, sugiriendo que, en la relación madre-cría, la cooperación podría haber sido una importante fuerza impulsora de la evolución de la ToM en nuestra especie.

En el segundo estudio, recogido en el Capítulo 3, evaluamos la atención a la mirada humana en una población de macacos japoneses que viven libremente en la isla de Koshima (Japón), en tres contextos distintos: un contexto en el que un humano desconocido se acercaba directamente, generando una potencial amenaza (Experimento 1), un contexto de aprovisionamiento, en el que un humano le entregaba comida con una actitud cooperativa (Experimento 2) y un contexto en el que debían competir con un humano por comida (Experimento 3). Los objetivos específicos de este estudio eran investigar la sensibilidad de esta especie –que ha sido muy poco estudiada en términos de ToM– a la mirada de los demás y evaluar si se trata de una habilidad contexto-específica, o si podrían utilizarla de forma flexible en distintos contextos. Además, se evaluó el efecto de varias características individuales (*i.e.*, sexo, edad, rango de dominancia, e índice de timidez) en el comportamiento exhibido por los macacos en los distintos experimentos. Los sujetos del Experimento 1 interpretaron la mirada directa del humano que se aproximaba como una señal amenazadora, como demuestra el hecho de que iniciaran la huida a mayor distancia y amenazaran al humano con más frecuencia en esta condición que en otra en que el humano miraba hacia el suelo. Los sujetos del Experimento 2 adaptaron su comportamiento al estado de atención del humano que les proporcionaba alimento, por ejemplo, desplazándose hasta entrar en su campo de visión cuando era necesario. Por último, en el Experimento 3 los macacos demostraron ser capaces de entender la perspectiva visual de un experimentador que competía con ellos por obtener comida. En concreto, los sujetos más tímidos prefirieron coger comida no visible para el experimentador antes que comida que sí que era visible para este, minimizando así el riesgo de confrontación, mientras que los menos tímidos prefirieron escoger la comida visible para el experimentador en primer lugar, maximizando sus oportunidades de obtener comida. En conjunto, estos resultados apoyan la idea de que los macacos japoneses atienden a la mirada humana de forma flexible según el contexto

y son capaces de representar estados psicológicos básicos de los demás, como son sus intenciones y sus percepciones, por lo que cabe suponer que esta capacidad ya estaría presente en un ancestro común de los macacos y los humanos.

En conjunto, estos dos estudios apoyan la investigación previa que afirma que la capacidad de entender las percepciones visuales de los demás es uno de los primeros aspectos de la ToM en desarrollarse –tanto desde un punto de vista ontogénico como filogénico–. Por el contrario, los resultados de los macacos, positivos en los tres contextos evaluados (*i.e.*, amenaza, cooperación y competición), apuntan a que la idea generalizada de que los contextos competitivos habrían sido el principal motor de la evolución de la ToM en los primates podría ser errónea. Esto podría deberse a la falta de comparabilidad de la investigación de la ToM en contextos competitivos y cooperativos en primates. Nuestros resultados con humanos indican que en los adultos plenamente desarrollados la ToM resultaría más útil para cooperar con los demás que para competir, sugiriendo que la cooperación habría adquirido mayor importancia en la evolución de la cognición social de nuestra especie y, en especial, en la relación madre-cría, donde la reticencia a competir fue aún mayor. Estos hallazgos arrojan nueva luz sobre el desarrollo y la evolución de la ToM, una capacidad cognitiva que, sin duda alguna, ha sido –y continúa siendo– clave para nuestra especie.

CAPÍTULO 1



INTRODUCCIÓN GENERAL

“Imaginemos que Maxi se come media chocolatina y guarda el resto en un armario de la cocina antes de ir a jugar al jardín. Entonces, llega la madre de Maxi a la cocina, encuentra la chocolatina en el armario y la guarda en la nevera. Cuando Maxi vuelva a la cocina, ¿dónde buscará la chocolatina? La respuesta parece obvia: Maxi no sabe que su madre ha cambiado la chocolatina de lugar y cree falsamente que aún se encuentra en el armario, por lo que es allí donde la buscará. Si esa ha sido tu respuesta, entonces tienes una Teoría de la Mente.”

(Frith & Frith, 2005, p.644)

Los humanos adultos reflexionamos continuamente sobre las acciones de otras personas infiriendo sus pensamientos. Son comunes afirmaciones del estilo “Maxi quiere comerse la chocolatina, pero *no sabe* dónde se encuentra” o “Maxi cree que la chocolatina está en el armario”. Tenemos la habilidad de ponernos en el lugar del otro y entender que puede tener sus propios deseos, intenciones, creencias, etc. (*i.e.*, sus propios estados mentales) y que estos pueden ser distintos a los nuestros. Esta capacidad se conoce como Teoría de la Mente (en adelante abreviada como ToM, del inglés “*Theory of Mind*”) y se suele considerar –junto a nuestra particular forma de comunicación, cooperación y cultura– como un rasgo humano único que nos distingue del resto de seres vivos del planeta (Saxe, 2006; Tomasello & Rakoczy, 2003).

¿Cómo se desarrolla la ToM durante la ontogenia? ¿Qué factores ambientales afectan al proceso? ¿Existen capacidades similares en otras especies animales? ¿Qué presiones de selección ayudaron a modelar esta capacidad durante el proceso evolutivo? Hace más de 40 años que filósofos, psicólogos, etólogos, primatólogos y neurocientíficos han unido sus esfuerzos para tratar de dar respuesta a estas preguntas, aportando numerosos puntos de vista teóricos y pruebas empíricas (Colmenares, 2005; Gómez & Núñez, 1998). En los siguientes apartados se revisan estas aportaciones y se presentan los objetivos de esta tesis doctoral que, en último término, pretende arrojar luz sobre estas cuestiones mediante el estudio de humanos de distintas edades y otra especie de primate, el macaco japonés (*Macaca fuscata*).

1. Inteligencia social y Teoría de la Mente

Aunque no existe una definición unitaria para describir la *inteligencia*, este término se ha utilizado comúnmente para referirse a la complejidad de los procesos psicológicos que subyacen al comportamiento (Colmenares, 2005). Byrne (1995) describió la inteligencia como la capacidad de adquirir conocimiento a partir de la interacción con el ambiente y de utilizar dicho conocimiento para organizar el comportamiento de forma efectiva, permitiendo resolver problemas antiguos o novedosos. Especialmente en el campo de la primatología, se han distinguido dos tipos de inteligencia que permiten resolver problemas de distinta naturaleza: la *inteligencia ecológica* (o *física*) y la *inteligencia social* (Colmenares, 2005; Gómez & Núñez, 1998). La inteligencia ecológica se centra en las habilidades cognitivas que permiten una eficiente búsqueda, obtención y procesamiento del alimento (Call, 2005). Por su parte, la inteligencia social hace referencia a las habilidades cognitivas especializadas en la resolución de problemas derivados de la vida en grupo (Colmenares, 2005), entre las que se encuentran la atención y el reconocimiento de estímulos sociales, la empatía o el aprendizaje social (Happé, Cook, & Bird, 2017).

La especie humana, al igual que el resto de los primates, es esencialmente social. La vida en grupo proporciona importantes ventajas, como la búsqueda conjunta de alimento o la mejor protección contra los depredadores. Sin embargo, también conlleva desventajas, como la competencia directa por los recursos alimentarios o las parejas sexuales (Mitani, Call, Kappeler, Palombit, & Silk, 2012). Los individuos del grupo deben adaptarse a un ambiente en el que conviven con compañeros de comportamiento flexible y difícil de predecir. Para aumentar su eficacia biológica, deben crear y mantener una red de relaciones sociales adecuada (Brüne & Brüne-Cohrs, 2006). Esta argumentación es la que ha llevado a muchos autores a defender que la evolución de la inteligencia en los primates habría sido favorecida principalmente por la necesidad de solucionar los problemas sociales derivados de la vida en grupo (e.g., “*The social brain hypothesis*”: Dunbar, 1998; Humphrey, 1976; Whiten & Byrne, 1988a). De acuerdo con esta idea,

poder razonar acerca de las intenciones, deseos, objetivos o conocimientos de los demás habría supuesto una ventaja adaptativa de gran importancia para los individuos que tuvieran esta capacidad, ya que les permitiría monitorizar y gestionar el ambiente social.

Aunque existen algunas investigaciones previas sobre esta cuestión (Humphrey, 1976; Menzel 1974; Piaget & Inhelder 1967), no fue hasta 1978 que los primatólogos David Premack y Guy Woodruff acuñaron por primera vez el término “Teoría de la Mente” para referirse a la capacidad de atribuir estados mentales a los demás y a uno mismo. La describieron como una “teoría” porque los estados mentales no son directamente observables y porque sirve para hacer predicciones, en concreto, sobre el comportamiento de otros organismos (Premack & Woodruff, 1978). Aunque desde entonces éste ha sido el término más extendido, en la literatura existen gran variedad de sinónimos, como “lectura de la mente” (Whiten, 1991), “mentalización” (Morton, Frith & Leslie, 1991), “psicología popular” (Wellman, 1990) o “conducta intencional” (Dennett, 1987).

En su artículo “*Does the Chimpanzee have a Theory of Mind?*”, Premack y Woodruff (1978) describieron un experimento en el que le mostraban a Sarah, una chimpancé (*Pan troglodytes*), una serie de videos en los que aparecía un actor humano tratando de resolver varios problemas, como alcanzar un plátano o abrir una caja cerrada con llave. Después, dieron a Sarah la oportunidad de elegir entre distintas fotografías, alguna de ellas mostrando la solución al problema (*e.g.*, un palo para acercar el plátano o una llave que permitiría abrir la caja). Sarah eligió de forma consistente la fotografía con la imagen que permitía resolver el problema, lo que los autores interpretaron como comprensión del propósito de la persona que aparecía en el vídeo y la capacidad de escoger la alternativa acorde con ese propósito. Aunque esa interpretación fue criticada posteriormente, ya que los resultados también podían deberse a asociaciones previamente aprendidas en cautividad (*e.g.*, Savage-Rumbaugh, Rumbaugh, & Boysen, 1978), este influyente trabajo supuso el principio de un auge en el estudio de la ToM tanto en humanos como en otras especies animales.

En los primeros estudios sobre ToM se tendía a considerarla como una única capacidad. Cuando se estudiaban los mecanismos psicológicos que subyacen a los comportamientos sociales observados, se distinguían dos tipos de explicaciones: las mentalistas, en la que los sujetos tendrían una comprensión completa de los estados mentales de los demás, y las asociacionistas, en las que el comportamiento observado se debería a otros factores, como el aprendizaje asociativo o la “lectura” del comportamiento del otro (Colmenares, 2005). Sin embargo, que un individuo falle en la atribución de cierto tipo de estado mental no significa que no pueda comprender otros estados mentales (*e.g.*, Tomasello y Call, 1997), así que pronto se abandonó esta visión, abogando por otra en la que se contempla que pueda haber distintos tipos o grados de ToM en distintas etapas de la ontogenia y en diferentes especies (Emery & Clayton, 2009; Tomasello y Call, 1997). Premack (1988) distinguió tres tipos de ToM: la perceptual (comprensión de la mirada y de la atención), la motivacional (comprensión de los deseos, objetivos e intenciones) y la informacional (comprensión del conocimiento y de las creencias). Por su parte, Call y Tomasello (2003) distinguieron tres tipos o categorías de estados mentales que se podrían inferir a partir de la conducta observada: la percepción visual, las intenciones, y el conocimiento y las creencias. Además, se considera que la ToM puede presentar distintos órdenes de intencionalidad, dependiendo del número de estados mentales atribuidos de forma recursiva (*e.g.*, yo sé que tú sabes –primer orden–; yo sé que tú sabes que él sabe –segundo orden–; yo sé que tú sabes que él sabe que ella sabe –tercer orden–; etc.) (Miller, 2009; Perner & Wimmer, 1985).

Con el fin de facilitar su comprensión, en el resto del texto usaremos el concepto de “tipos de ToM” para hacer referencia a los diferentes estados mentales que pueden ser atribuidos a los demás. En concreto, nos centraremos en los estados de *intención*, *percepción visual*, *conocimiento y creencia*; y siempre nos referiremos al primer orden de intencionalidad.

2. Ontogenia de la Teoría de la Mente en la especie humana

2.1. Orden de desarrollo de los distintos tipos de Teoría de la Mente en los humanos

A partir de la década de 1980 comenzó a extenderse la investigación sobre cómo y cuándo los niños humanos adquieren la capacidad de ToM durante la ontogenia, lo que se ha convertido en un campo de estudio especialmente productivo (pueden encontrarse interesantes revisiones en Brüne & Brüne-Cohrs, 2006, Poulin-Dubois, Brooker, & Chow, 2009 y Wellman, 2014). Según los estudios realizados, tras el nacimiento, a medida que maduran otras facultades motoras y cognitivas, los niños humanos van desarrollando progresivamente distintas capacidades que les ayudarán a entender a los demás. Por ejemplo, alrededor de los 6 meses de edad, los niños son capaces de distinguir entre el movimiento de un objeto animado y otro inanimado (Legerstee, 1992; Opfer, & Gelman, 2011; Rakison & Poulin-Dubois, 2001) y comienzan a seguir la dirección de la cabeza y la mirada de otras personas (*e.g.*, D'Entremont, Hains, & Muir, 1997). Sin embargo, no es hasta más tarde que, según se ha demostrado de forma empírica, los niños comienzan a ver a los demás como agentes psicológicos.

El estudio de las capacidades de ToM en los niños se ha realizado habitualmente mediante los paradigmas experimentales conocidos como directos o “explícitos”. Estos paradigmas requieren una respuesta explícita del sujeto en forma de acción voluntaria, como por ejemplo imitar al experimentador, seleccionar uno de entre varios objetos o dar una explicación verbal sobre el comportamiento del otro. Utilizando este tipo de metodología se ha visto que antes del primer año los niños son capaces de entender algo sobre las intenciones de los demás. Por ejemplo, a los 9 meses pueden distinguir entre un experimentador incapaz de darles un juguete y otro que es capaz pero que no está dispuesto a hacerlo, mostrándose más impacientes con este último (Behne, Carpenter, Call, & Tomasello, 2005) y, entre los 12 y los 18 meses, los niños se muestran más dispuestos a imitar una acción intencional que otra accidental (Carpenter, Akhtar & Tomasello, 1998; Meltzoff, 1995; Olineck & Poulin-Dubois, 2005; Schwier, van Maanen,

Carpenter, & Tomasello, 2006) y pueden ayudar a alcanzar su objetivo a un adulto que trata de realizar una acción (Warneken, Hare, Melis, Hanus, & Tomasello, 2007; Warneken & Tomasello, 2006).

Los niños también comenzarían a entender progresivamente que los demás ven cosas alrededor de su primer año de vida. A partir de los 10 meses, los niños siguen más la dirección de la mirada de unos ojos abiertos que de unos cerrados (Brooks & Meltzoff, 2002, 2005). A los 12 meses, siguen más la mirada cuando los ojos están despejados que cuando están cubiertos con unas gafas opacas –con las que el niño ha tenido experiencia previa– (Meltzoff & Brooks, 2008) y, entre los 14 y los 18 meses, siguen más la mirada cuando su trayectoria no está bloqueada por una barrera opaca (Butler, Caron, & Brooks, 2000; Caron, Kiel, Dayton, & Butler, 2002; Dunphy-Lelii & Wellman, 2004). Asimismo, hacia los 12 meses los niños comienzan a tener en cuenta la perspectiva visual del otro (*i.e.*, comprender que distintas personas pueden ver distintas cosas dependiendo de su posición). Cuando el adulto mira a un punto detrás de una barrera, los niños siguen su mirada de forma geométrica, cambiando su posición para mirar tras la barrera (Moll & Tomasello, 2004). Aunque todos estos estudios parecen indicar que a esta edad los niños podrían reconocer la experiencia visual de los demás, algunos autores son reacios a esta interpretación de los resultados, ya que consideran que podrían explicarse mediante mecanismos más sencillos, como el aprendizaje de que la dirección de la mirada de otras personas a través del espacio suele llevar a encontrar objetos interesantes (Moore & Corkum, 1994).

Además, entre los 12 y los 14 meses los niños empiezan a entender que los demás acumulan experiencias y las actualizan, comprendiendo de forma rudimentaria el conocimiento de otros individuos. En una serie de experimentos, se hacía jugar a un niño con un experimentador utilizando dos juguetes distintos. Después, el experimentador abandonaba la habitación y un segundo experimentador jugaba con el niño con un tercer juguete. Cuando el primer experimentador regresaba, se mostraba emocionado al ver un nuevo juguete y hacía una señal ambigua al niño para que se lo entregara. Los niños

identificaban cuál era el juguete novedoso al que el experimentador se refería, ofreciéndole aquel con el que no había tenido experiencia previamente (Moll, Carpenter, & Tomasello, 2007; Tomasello & Haberl, 2003; para resultados similares con una variante de este procedimiento experimental, véase Moll, Richter, Carpenter, & Tomasello, 2008).

Desde el inicio de la investigación de la ToM en los niños, la comprensión de la falsa creencia ha sido el estado mental más extensamente estudiado (véase, por ejemplo, el meta-análisis con cientos de estudios de Wellman, Cross, & Watson, 2001 y Wellman & Liu, 2004). Ello se debe, en parte, a que el hecho de que un niño sea capaz de comprender que otro individuo tiene una falsa creencia –cuyo contenido contradice la realidad– supone una prueba inequívoca de que es capaz de distinguir entre la mente y el mundo real (Wellman *et al.*, 2001). Wimmer y Perner (1983) fueron los primeros en diseñar la que se conoció como “prueba de Maxi” o “prueba de cambio de localización” (descrita al inicio de este capítulo) para investigar, mediante una historia contada a los niños, si estos eran capaces de atribuir falsas creencias a los demás. Poco después, Baron-Cohen, Leslie y Frith (1985) la modificaron creando la llamada “prueba de Sally-Anne”. En ella, el niño observa cómo se esconde un juguete dentro de una caja en presencia de dos marionetas: Anne y Sally. Seguidamente, Sally abandona la habitación y Anne traslada el juguete a otra caja. La prueba consiste en preguntarle al niño dónde cree que buscará Sally el juguete cuando regrese a la habitación. Otra tarea muy utilizada se conoce como la “prueba de la caja engañadora”, diseñada por Hogrefe, Wimmer y Perner (1986). En ella se muestra al niño que una caja de velas contiene en realidad lápices de colores. Después, llega un nuevo individuo (representado por una marioneta) y se pregunta al niño qué cree que contestará la marioneta cuando se le pregunte por el contenido de la caja. Estas tareas, en las que el sujeto debe reflexionar de forma explícita sobre futuras acciones equivocadas del otro agente basadas en su falsa creencia, son superadas por los niños a los 3-4 años de edad (Wellman *et al.*, 2001).

Algunos autores han afirmado que las tareas explícitas citadas hasta el momento resultan demasiado exigentes para los niños y que la dificultad para superarlas estaría

relacionada con la necesidad de poseer habilidades como el control inhibitorio, la atención, la memoria de trabajo y la capacidad de planificar más que con su incapacidad para entender los estados mentales de los demás (*e.g.*, Carlson, Moses, & Breton, 2002; Bloom & German, 2000). De hecho, se ha visto que estas habilidades asociadas a la función ejecutiva son necesarias para superar tareas de ToM (Devine & Hughes, 2014). La capacidad del lenguaje también está relacionada con el rendimiento de los niños en las tareas de ToM (Milligan, Astington, & Dack, 2007). De hecho, niños sordos que no han aprendido el lenguaje de signos sufren un retraso en la edad a la que superan este tipo de tareas (*e.g.*, Garfield, Peterson, & Perry, 2001; Peterson & Wellman, 2009). Sin embargo, para demostrar la comprensión del conocimiento o de las creencias en los estudios explícitos sobre ToM, suele ser necesario que los niños comprendan instrucciones verbales y puedan responder verbalmente a preguntas de los experimentadores. Esto impide el uso de este tipo de tareas con niños pre-verbales (así como con animales).

Todo esto ha hecho que surja una nueva corriente de paradigmas indirectos, “implícitos” y no verbales, basados en los comportamientos espontáneos realizados por el niño durante una tarea (*e.g.*, la tendencia a mirar más tiempo a un evento que viola sus expectativas o la mirada anticipada hacia el lugar en el que se espera que ocurra algo). Con este tipo de procedimientos experimentales, que requieren menos habilidades de la función ejecutiva, se suele encontrar que los niños entienden los estados mentales de los demás a edades más tempranas que en los paradigmas tradicionales. Por ejemplo, Woodward (1998) y Luo y Johnson (2009) encontraron que niños de 6 meses de edad acostumbrados a que un experimentador dirigiera su atención hacia un objeto determinado se sorprendieron (pasaron más tiempo mirando) cuando el experimentador, en lugar de coger ese objeto, cogía uno distinto. A partir de los 9 meses los niños superan este tipo de tarea basándose únicamente en la mirada o en el intento fallido del experimentador de alcanzar el objeto, sin que este llegue realmente a cogerlo o a manipularlo (Brandrone & Wellman, 2009; Johnson Ok, & Luo, 2007). Por su parte, Saylor, Baldwin, Baird y LaBounty (2007) observaron que los niños de 9 a 11 meses de

edad pasaron más tiempo mirando una demostración en la que un experimentador realizaba una acción que quedaba interrumpida que otra en la que la acción finalizaba alcanzando el objetivo buscado. Esto sugiere que a esa edad los niños ya son capaces de ver a los demás como agentes intencionales.

Además, según los paradigmas implícitos los niños podrían entender la mirada de los demás de forma referencial antes de cumplir el año. Csibra y Volein (2008) expusieron a niños de entre 8 y 12 meses de edad a un adulto que miraba a un punto concreto detrás de una barrera. Cuando se retiraba la barrera, los niños pasaron más tiempo mirando cuando el objeto se encontraba en un lugar distinto a ese punto.

En su versión implícita de la prueba de la falsa creencia, Onishi y Baillargeon (2005) familiarizaron a niños de 15 meses de edad con la situación de que un adulto escondía un juguete en una caja de las dos de que disponía. Después, sin que lo presenciara el adulto, este juguete era cambiado de lugar. Los niños miraron durante más tiempo cuando el adulto lo buscaba en el lugar donde realmente se encontraba, lo que parece demostrar que entendían lo que el adulto había visto en el pasado, así como su falsa creencia sobre la localización del juguete. En otro estudio similar, esta vez midiendo la anticipación de la mirada, Southgate, Senju y Csibra (2007) encontraron que los niños de 25 meses de edad miraban con anticipación al lugar donde el adulto debería mirar en el caso de tener una falsa creencia. En investigaciones posteriores se han encontrado resultados positivos incluso a la edad de 7 meses (para una revisión, véase Scott & Baillargeon, 2017).

Las diferencias encontradas entre los resultados de los estudios explícitos e implícitos generan controversia, ya que no está claro si los dos tipos de metodologías miden exactamente las mismas capacidades (para una revisión de los distintos puntos de vista en este debate, véase en Scott & Baillargeon, 2017). También revelan la necesidad de utilizar tareas comparables e igualmente exigentes para estudiar la progresión que siguen los niños a la hora de alcanzar la comprensión de cada tipo de estado mental. En este sentido, Wellman & Liu (2004) propusieron la “escala de ToM”, que consistía en una

serie de tareas verbales similares en cuanto a protocolo, lenguaje y formato, que aplicaron a niños estadounidenses de 2 a 6 años de edad. Los autores encontraron que los niños alcanzarían, en este orden, la capacidad de entender 1) los deseos, 2) las diversas creencias, 3) el conocimiento/ignorancia, 4) la falsa creencia y 5) las emociones ocultadas (para un resultado similar basado en experiencias auditivas en lugar de visuales, véase Hasni, Adamson, Williamson, & Robins, 2017). Otro estudio que también comparó la comprensión de distintos tipos de ToM en sujetos de distintas edades, encontró que los niños comprenden primero sus propias percepciones, después sus propios deseos e intenciones y, por último, su propia falsa creencia (Gopnik & Slaughter, 1991).

En resumen, los estudios que han investigado la comprensión de los estados mentales en niños de diversas edades indican que, en general, estos desarrollan progresivamente la capacidad de entender, primero, los estados mentales de intención y percepción, posteriormente, el conocimiento y, por último, la falsa creencia de los demás. Sin embargo, la divergencia en los resultados dependiendo del procedimiento experimental empleado revela la necesidad de llevar a cabo estudios que comparen el uso de distintos tipos de ToM en niños de distintas edades de forma directa y equiparable y que, a ser posible, utilicen protocolos no verbales que permitan su aplicación con niños pequeños (así como con otras especies animales).

2.2. Factores ambientales que influyen en el desarrollo de la Teoría de la Mente en los humanos

Es conveniente tener en cuenta los factores ambientales que pueden influir en el desarrollo de la ToM durante la ontogenia. Por ejemplo, se ha observado que la progresión en la aparición de los distintos tipos de ToM en niños puede variar dependiendo del país donde el niño se desarrolla. Mientras que los niños estadounidenses (Wellman & Liu, 2004), australianos (Peterson & Wellman, 2009; Peterson *et al.*, 2005; Wellman, Fang, Liu, Zhu, & Liu, 2006) y alemanes (Kristen,

Thoermer, Hofer, Aschersleben, & Sodian, 2006) comprenden las diversas creencias u opiniones de los demás antes que su estado de conocimiento/ignorancia, en los niños chinos (Wellman *et al.*, 2006) e iraníes (Shahaeian, Peterson, Slaughter, & Wellman, 2011) se invierte el orden de aparición de la comprensión de estos dos tipos de estados mentales. Los autores de estos estudios creen que estos resultados podrían deberse a que, frente a las culturas individualistas, las culturas colectivistas propias de China e Irán promueven el respeto filial, la evitación de conflictos y la adquisición de conocimiento (Greenfield, Keller, Fuligni, & Maynard, 2003), lo que podría facilitar el desarrollo de la comprensión de los distintos estados de conocimiento de los demás, antes que de las diversas opiniones o creencias. Sin embargo, parece que las diferencias interculturales observadas en los niños desaparecen al alcanzar el desarrollo cognitivo propio de la edad adulta (Bradford *et al.*, 2018).

Por otro lado, el entorno familiar también parece ser un factor importante en desarrollo de la ToM en los niños. Se ha observado que los niños con una relación de apego seguro con sus padres desarrollan mejores capacidades relacionadas con la ToM que los niños con apego inseguro (*e.g.*, Fonagy, Redfern, & Charman, 1997; Ontai & Thompson, 2002; Steele, Steele, Croft, & Fonagy, 1999; Symons & Clark, 2000). Además, frente a los niños que son hijos únicos o que viven en familias pequeñas, los niños con hermanos mayores o que viven en grandes grupos familiares en los que interactúan con adultos suelen desarrollar antes capacidades relacionadas con la ToM (Carpendale & Lewis, 2004; Cassidy, Fineberg, Brown & Peckins, 2005; Lewis, Freeman, Kyriakidou, Maridaki-Kassotaki & Berridge, 1996; Peterson, 2000). Esto se ha explicado por el mayor número de oportunidades que tienen estos niños de interactuar socialmente y de participar en actividades como la imitación, el juego de roles o el juego fingido (Gómez, 2008; Meltzoff & Decety, 2003; Taylor & Carlson, 1997).

Desde un punto de vista constructivista, se ha propuesto que el tipo de experiencias sociales en las que participan los niños (*e.g.*, interacciones competitivas o cooperativas) afecta a su desarrollo socio-cognitivo, incluyendo el desarrollo de sus

capacidades de ToM (*e.g.*, Carpendale & Lewis, 2004). Aunque no existen estudios longitudinales que hayan comparado el efecto de las interacciones competitivas y cooperativas en el posterior desarrollo de la ToM, varios estudios han encontrado una correlación positiva entre la capacidad de ToM y los comportamientos cooperativos y prosociales (*e.g.*, Carlo, Knight, McGinley, Goodvin, & Roesch, 2010; Jin, Li, He, & Shen, 2017; Leipold, Vetter, Dittrich, Lehmann-Waffenschmidt & Kliegel, 2013; Imuta, Henry, Slaughter, Selcuk, & Ruffman, 2016; Paal & Bereczkei, 2007; Takagishi, *et al.*, 2010). Sin embargo, en otras ocasiones se ha observado –tanto en niños como en adultos– una correlación positiva entre la capacidad de ToM y los comportamientos egoístas (*e.g.*, Cowell, Samek, List, & Decety, 2015; DeAngelo & McCannon, 2017; Priewasser, Roessler, & Perner, 2013). Además, algunos estudios han encontrado mejores capacidades de ToM tanto en niños más prosociales como en niños que cometen acoso escolar (Sutton, Smith, & Swettenham, 1999). Esta diversidad de resultados podría deberse, en parte, a la falta de estudios experimentales que comparen el uso competitivo y cooperativo de forma directa, mediante protocolos experimentales equiparables. Una excepción es el estudio de Jin, Li, He y Shen (2017), quienes se aproximaron a este problema por medio de tres experimentos en los que investigaron si la exposición previa de niños de 4 años a una actividad competitiva o cooperativa con un adulto, afectaba a las subsecuentes inferencias que realizaban sobre los deseos de ese mismo adulto. Los autores encontraron que la condición cooperativa, pero no la competitiva, mejoraba los resultados de los niños. Sin embargo, para poder sacar conclusiones fiables aún se necesitarían estudios que comparen el efecto de las interacciones competitivas y cooperativas en la comprensión de un mayor rango de estados mentales de los demás.

3. Evolución de la Teoría de la Mente

3.1. La Teoría de la Mente en los primates no humanos

Desde un punto de vista evolutivo, resulta interesante preguntarse qué rasgos de la ToM compartimos con el resto de las especies animales. Aunque existe la posibilidad

de que especies filogénicamente alejadas entre sí desarrollen capacidades cognitivas similares como consecuencia de presiones de selección similares (*i.e.*, convergencia evolutiva), encontrar evidencias de algún tipo de ToM en otras especies podría indicar que esa capacidad estaba presente en un ancestro común del cual la habríamos heredado también los humanos (*i.e.*, paralelismo). El trabajo original de Premack y Woodruff (1978), en el que se preguntaron por primera vez si los chimpancés tienen una ToM, supuso un importante impulso en el campo de la cognición comparada. Desde entonces, se han realizado centenares de estudios que tratan de determinar qué especies presentan, si lo hacen, los distintos tipos de ToM. Aunque se han estudiado aves, mamíferos marinos, cánidos y herbívoros domésticos, entre otros (*e.g.*, Emery & Clayton, 2009), la mayor parte de la atención se ha centrado en los primates no humanos (en adelante, primates), especialmente en los chimpancés (Call & Tomasello, 2008; Drayton & Santos, 2016; Emery & Clayton, 2009; Kaminski, 2017; Meunier, 2017; Rosati, Santos, & Hare, 2010). El motivo de este sesgo ha sido probablemente la proximidad filogénica de los chimpancés con nuestra especie, lo que, al menos en principio, los convierte en candidatos ideales para presentar capacidades cognitivas complejas. Sin embargo, el estudio de otras especies de primates más alejadas de la nuestra resulta también muy interesante, ya que puede ayudar a conocer las presiones de selección que pudieron estar implicadas en la evolución de la ToM en un ancestro anterior a los grandes simios.

En general, los resultados obtenidos hasta la fecha en los primates parecen apuntar a una gradación en la evolución de los distintos tipos de ToM similar a la encontrada en los niños por los psicólogos del desarrollo. Por un lado, son más numerosas las especies que han demostrado ser capaces de interpretar las intenciones y las percepciones de los demás que las que han demostrado tener una comprensión de sus estados de conocimiento. Por ejemplo, se ha visto que los titís de cabeza blanca (*Saguinus oedipus*), los monos capuchinos (*Cebus apella*), los macacos cangrejeros (*Macaca fascicularis*), los macacos Rhesus (*Macaca mulatta*) y los babuinos (*Papio anubis*) son capaces de distinguir las acciones accidentales de las intencionales realizadas por los humanos (Call, Hare, Carpenter, & Tomasello, 2004; Phillips, Barnes, Mahajan, Yamaguchi, & Santos, 2009;

Wood, Glynn, Phillips, & Hauser, 2007; Schmitt, Pankau, & Fischer, 2012). Además, se ha demostrado que varias especies de monos del Viejo y del Nuevo Mundo (monos ardilla –*Ateles geoffroyi*– y monos capuchinos: Amici, Aureli, Visalberghi, & Call, 2009; titís comunes, *Callithrix jacchus*: Burkart & Heschl, 2006; macacos cangrejeros: Goossens, van den Berg, Reader, & Sterck, 2012) y todos los grandes simios (chimpancés: Tomasello, Hare, & Agnetta, 1999; chimpancés, bonobos –*Pan paniscus*–, gorilas –*Gorilla gorilla*– y orangutanes –*Pongo pygmeus*–: Bräuer, Call, & Tomasello, 2005; Okamoto-Barth, Call, & Tomasello, 2007) son capaces de seguir la mirada de forma geométrica –*i.e.*, cuando el demostrador mira a un punto fuera de la vista del sujeto tras una barrera, el sujeto cambia de posición para mirar tras la barrera–. Asimismo, otras muchas especies de primates han demostrado que pueden distinguir entre un objeto visible (situado tras una barrera transparente) y uno no visible (situado tras una barrera opaca) desde el punto de vista de otro individuo (chimpancés: Hare, Call, Agnetta, & Tomasello, 2000; Bräuer, Call & Tomasello, 2007; macacos de Togian, *Macaca tokeana*: Canteloup, Piraux, Poulin, & Meunier, 2016; macacos cangrejeros: Overduin-de Vries, Spruijt, & Sterck, 2014). En cambio, la comprensión de los estados de conocimiento de otros solo se ha comprobado en chimpancés y bonobos (Hare, Call & Tomasello, 2001, Kaminski *et al.*, 2008; MacLean, & Hare, 2012), mientras que en otras especies los resultados han sido ambiguos o negativos (*e.g.*, macacos Reshus: Povinelli, Parks, & Novak, 1991; Drayton & Santos, 2017; mono capuchino: Kuroshima, Fujita, Adachi, Iwata, & Fuyuki, 2003, Kuroshima, Fujita, Fuyuki, & Masuda, 2002).

Por otro lado, los estudios que han usado procedimientos equivalentes para comprobar la comprensión de la percepción, el conocimiento y la falsa creencia en los chimpancés han encontrado que estos entienden mejor las percepciones visuales de los demás que su conocimiento, y que parecen no comprender la falsa creencia del otro (Hare *et al.*, 2000, 2001; Kaminski *et al.*, 2008). No obstante, hay que tener en cuenta que a pesar de que numerosos intentos de búsqueda de comprensión de la falsa creencia en chimpancés con tareas explícitas han encontrado resultados negativos (Hare *et al.*, 2001; Kaminski *et al.*, 2008; Krachun, Carpenter, Call, & Tomasello, 2009, 2010; O'Connell &

Dunbar, 2003), al igual que ocurre con la investigación en niños los estudios con paradigmas implícitos han encontrado mejores resultados. En dos estudios recientes se ha encontrado que los chimpancés, los bonobos y los orangutanes miran de forma anticipada a la localización en la que es de esperar que otro busque una recompensa en el caso de tener una falsa creencia (Krupenye, Kano, Hirata, Call, & Tomasello, 2016) y que se adelantan a esa falsa creencia para ayudar a un experimentador a encontrar una recompensa (Buttelmann, Buttelmann, Carpenter, Call, & Tomasello, 2017). Estos resultados se han interpretado como prueba de que estas especies de grandes simios podrían ser capaces de entender la falsa creencia de otros agentes (de Waal, 2016; Krupenye *et al.*, 2016, Buttelmann *et al.*, 2017). Sin embargo, algunos autores opinan que estos resultados podrían explicarse en base a mecanismos cognitivos más sencillos (*e.g.*, Andrews, 2017; Heyes, 2017). En otros dos estudios, Martcorena, Ruiz, Mukerji, Goddu, y Santos (2011) y Drayton y Santos (2018) encontraron que los macacos Rhesus miraban durante más tiempo una escena en la que un experimentador humano no buscaba en la localización correcta una recompensa, a pesar de tener conocimiento de su localización, lo que podría interpretarse como que esta especie también es capaz de comprender el conocimiento de los demás. En cambio, no se han encontrado evidencias de comprensión de la falsa creencia en los macacos Rhesus con este tipo de paradigmas (Martcorena *et al.*, 2011; Martin & Santos, 2014).

En resumen, los hallazgos en los estudios de cognición comparada sugieren que las distintas capacidades de ToM pudieron haber evolucionado de forma progresiva a lo largo de la historia evolutiva de los primates, apareciendo de forma secuencial las capacidades de inferir las intenciones, las percepciones, el conocimiento y, por último, las creencias de los demás. Sin embargo, todavía existe controversia entre los autores que defienden esta idea (*e.g.*, Tomasello, Call, & Hare, 2003; Whiten, 2013) y aquellos que niegan que exista evidencia suficiente de que los animales sean capaces de atribuir algún tipo de estado mental (Heyes, 2012, 2015; Penn & Povinelli, 2007) (para una revisión sobre este debate, véase Lurz, 2011). Se precisan, por tanto, nuevos estudios comparados

con un mayor número de especies y que, en la medida de lo posible, utilicen procedimientos equiparables para los distintos tipos de ToM evaluados.

3.2. Hipótesis sobre el origen evolutivo de la Teoría de la Mente

Para comprender mejor la historia evolutiva de la ToM, resulta crucial entender los factores ambientales que condicionan su uso en el presente y que podrían haber funcionado como presiones de selección en el pasado, confiriendo ventajas adaptativas a los individuos con mejores capacidades de ToM. Muchos autores se han preguntado sobre el origen evolutivo de la ToM, generando numerosas hipótesis sobre los contextos que podrían haber favorecido su mantenimiento y perfeccionamiento durante la historia evolutiva. Estas hipótesis no tienen por qué ser excluyentes, pero resulta interesante preguntarse cuáles explican la evolución de la ToM y si alguna de ellas pudo haber tenido más peso que el resto. A continuación, se exponen algunas de las hipótesis más destacadas junto con la base teórica y empírica que las sustenta.

3.2.1. Hipótesis de la depredación

Un contexto en el que la ToM puede resultar beneficiosa es el contexto de las relaciones interespecíficas. Por ejemplo, en el contexto *depredador-presa*, a la presa le puede resultar muy ventajoso ser capaz de determinar el estado de atención o las intenciones del depredador en base a su mirada, lo que le permitiría desarrollar estrategias para confundirlo. Del mismo modo, al depredador le puede resultar útil conocer la perspectiva de su presa para afinar su comportamiento de tal modo que le resulte más fácil sorprenderla (Barrett, 2015; Gómez, 1996). Para estudiar la sensibilidad a la mirada en un contexto de amenaza se ha empleado un paradigma en el que un experimentador se acerca a un animal mientras exhibe diversos estados de atención (*e.g.*, Bateman & Fleming, 2011). Si los animales fueran capaces de usar la mirada del humano como señal para ajustar su comportamiento de evitación, escape o defensa, reaccionarían en mayor medida cuando el experimentador estuviera atento a ellos. Esto les permitiría

ahorrar tiempo y energía que podrían invertir en otras actividades como la búsqueda de alimento o el cuidado de las crías. Con este procedimiento experimental se ha encontrado que la mirada directa del experimentador, en comparación con la mirada desviada hacia un punto neutro, propicia que los individuos huyan más y con mayor rapidez (*e.g.*, ibis, *Bostrychia hagedash*: Bateman & Fleming, 2011; iguanas, *Ctenosaura similis*: Burger & Gochfeld, 1993; cuervos, *Corvus brachyrhynchos*: Clucas, Marzluff, Mackovjak, & Palmquist, 2013; gorriones, *Passer domesticus*: Hampton, 1994), detengan la búsqueda de alimento (*e.g.*, estorninos, *Sturnus vulgaris*: Carter, Lyons, Cole, & Goldsmith, 2008), produzcan más llamadas de alarma (*e.g.*, ibis: Bateman & Fleming, 2011) y aumenten la duración del comportamiento de inmovilidad tónica (*e.g.*, gallinas, *Gallus gallus*: Gallup, Cummings, & Nash, 1972; lagartos, *Anolis carolinensis*: Hennig, 1977; serpientes, *Heterodon platirhinos*: Burghardt & Greene, 1988). Los ungulados, en cambio, parecen no ser sensibles a la mirada del experimentador en este contexto (*e.g.*, ovejas, *Ovis aries*: Beausoleil, Stafford, & Mellor, 2006; ciervos, *Odocoileus hemionus*: Stankowich & Coss 2005) tal vez debido a que estas especies reaccionan a señales más conspicuas, como la mera presencia del humano, enmascarando la posible distinción entre sus estados de atención. Aún faltarían por examinar muchas especies, entre ellas los primates. Sin embargo, aunque entender las percepciones e intenciones de los demás puede resultar muy útil en la relación depredador-presa, es poco probable que este contexto fuera el único que impulsara otros tipos de ToM, como la capacidad de entender el conocimiento y las creencias de los demás.

3.2.2. Hipótesis de la domesticación

Otro contexto interespecífico que pudo haber promovido el desarrollo de la ToM es el de la *domesticación*. Se ha observado que los perros (*Canis lupus familiaris*) pueden responder desde edades muy tempranas a señales sociales de los humanos como la mirada, las expresiones faciales, las emociones o las órdenes, lo que sugiere que podrían ser capaces de tomar su perspectiva y entender sus intenciones (para algunas revisiones, véase Helbling, Barrera, & Bentosela, 2014; Huber, 2016; Wynne, 2016). En tareas

similares a las utilizadas en niños o en primates, esta especie no solo es capaz de entender la perspectiva visual de los humanos (*e.g.*, Bräuer, Call, & Tomasello, 2004; Kaminski, Bräuer, Call, & Tomasello, 2009; Kaminski, Pitsch, & Tomasello, 2013; Met, Miklósi, & Lakatos, 2014), sino que incluso podrían entender algo sobre su estado de conocimiento (*e.g.*, Catala, Mang, Wallis, & Huber, 2017; Maginnity & Grace, 2014; Virányi, Topál, Miklósi, & Csányi, 2006; pero véase Kaminski *et al.*, 2009). Además, varios estudios han encontrado que los perros obtendrían mejores resultados en este tipo de tareas que sus parientes silvestres, los lobos (*Canis lupus*) (*e.g.*, Gácsi *et al.*, 2009; Hare, Brown, Williamson, & Tomasello, 2002; Miklósi *et al.*, 2003; Virányi *et al.*, 2008) y que otras especies como los chimpancés (*e.g.*, Bräuer, Kaminski, Riedel, Call, & Tomasello, 2006; Kirchhofer, Zimmermann, Kaminski, & Tomasello, 2012; pero véase Clark, Elsherif, & Leavens, 2019). Este hecho se ha interpretado afirmando que en el proceso de domesticación del perro se han ido seleccionando aquellas habilidades que les permiten comunicarse mejor con los humanos (Hare *et al.*, 2010) lo que podría incluir la capacidad de comprender sus estados mentales. Por otra parte, otros estudios han demostrado que individuos criados en estrecho contacto con los humanos, incluso pertenecientes a especies silvestres, suelen responder mejor a las señales sociales humanas que aquellos que no han tenido tanto contacto con los humanos durante su ontogenia (*e.g.*, grajillas, *Corvus monedula*: Bayern & Emery, 2009; cerdos y jabalíes, *Sus scrofa*: Albiach-Serrano, Bräuer, Cacchione, Zickert, & Amici, 2012; perros y lobos: Udell, Dorey, & Wynne, 2008, 2011; Werhahn, Virányi, Barrera, Sommese, & Range, 2016; Wynne, Udell, & Lord, 2008; hurones, *Mustela furo*: Hernádi, Kis, Turcsán, & Topál, 2012; chimpancés: Call, Agnetta, & Tomasello, 2000). Esto sugiere que, más que el proceso de domesticación de la especie, es la experiencia recibida durante la ontogenia la que determina el desarrollo de estas habilidades sociales (Udell, Dorey, & Wynne, 2010; Udell, Spencer, Dorey, & Wynne, 2012). Ambas hipótesis podrían funcionar de forma complementaria o diferir dependiendo de la especie.

3.2.3. Hipótesis sobre el contexto social: *competición vs cooperación*

A pesar de las aproximaciones citadas anteriormente sobre la ToM en contextos interespecíficos, en la actualidad las hipótesis más aceptadas sobre el origen evolutivo de la ToM en la especie humana están enmarcadas dentro de las relaciones sociales intraespecíficas, en el contexto de la vida en grupo (*e.g.*, Dunbar, 1998; Humphrey, 1976). Por un lado, la *competición* por los recursos en el seno de los grupos sociales podría haber promovido estrategias manipuladoras y de engaño donde las capacidades relacionadas con la ToM se habrían visto favorecidas. Por otro lado, la obtención conjunta de alimento y la defensa ante depredadores o grupos rivales, entre otras circunstancias, podrían haber favorecido la evolución de la ToM en un contexto de *cooperación*. A continuación, se exponen las bases teóricas y empíricas que sustentan cada una de estas dos aproximaciones.

3.2.3.1. Contexto de *competición*

Humphrey (1976) publicó un artículo titulado “*The social function of intellect*” en el que defendía que las capacidades cognitivas complejas (y, entre ellas, la capacidad de atribuir estados mentales a los demás), habrían evolucionado como adaptaciones a la vida en grupo, en especial en un contexto de *competición*. Posteriormente, Whiten y Byrne (1988b) apoyaron esta hipótesis, documentando gran cantidad de anécdotas de “*engaño táctico*” en distintas especies de primates. En estas anécdotas podía observarse que algunos individuos utilizaban ciertos comportamientos de su repertorio natural, pero en un contexto distinto, obteniendo así un beneficio de engañar a los miembros de su grupo. Por ejemplo, la producción por parte de un individuo de llamadas de alarma en un contexto en el que realmente no existía ningún peligro, daba como resultado la huida de sus congéneres y, como consecuencia, el acceso de este individuo a una mayor cantidad de alimento. Estas anécdotas fueron la base que llevó a estos autores a plantear su conocida hipótesis de la “*inteligencia maquiavélica*” (Byrne & Whiten, 1988a). Aunque también contemplaron el contexto cooperativo en sus argumentaciones, estos

autores propusieron la competición como el principal motor de la evolución de la cognición en los primates. Las presiones selectivas derivadas de la competición por los recursos limitados, como la comida, el territorio o las parejas sexuales, habría promovido estrategias manipuladoras y de engaño, así como estrategias para detectar a los “mentirosos”, favoreciendo a los individuos que presentaran la capacidad de atribuir estados mentales a los demás.

Esta hipótesis sobre el origen competitivo de la ToM está apoyada por la investigación empírica en primates. En los primeros años de búsqueda de la ToM en los primates se utilizaron protocolos cooperativos en los que los sujetos interactuaban con un experimentador para recibir comida (véase sección 3.2.3.2., a continuación, en este capítulo). Por lo general, estos estudios no encontraron pruebas concluyentes de que estas especies presentaran capacidades de ToM (Heyes, 1998; Povinelli & Vonk, 2003, 2004; Tomasello & Call, 1997). En aquel momento, Hare (2001) postuló que casi todos los aspectos de la vida de los primates se basan en interacciones competitivas entre congéneres y que, por tanto, sería más adecuado poner a prueba sus habilidades cognitivas en ese contexto. Teniendo esto en cuenta, Hare y colaboradores (2000) diseñaron un influyente paradigma para el estudio de la comprensión de la perspectiva visual del otro en un contexto de competición por comida. Un chimpancé subordinado y otro dominante se situaban uno frente al otro en dos compartimentos. Entre ellos había otro compartimento con dos barreras, una opaca y otra transparente, situadas una al lado de la otra, paralelas a los chimpancés. Cada barrera tenía una pieza de comida situada en el lado del chimpancé subordinado, por lo que el chimpancé dominante podía ver la comida situada tras la barrera transparente pero no la situada tras la barrera opaca. Se observó que, cuando se le permitía elegir en primer lugar, el chimpancé subordinado prefería coger la comida que no podía ver el dominante. Este resultado, alcanzado sin necesidad de ningún entrenamiento previo, se interpretó como una evidencia de que el chimpancé subordinado era capaz de comprender la perspectiva visual de su competidor (Braüer *et al.*, 2007; Hare *et al.*, 2000). Con este procedimiento experimental, Hare y sus colaboradores (2000, 2001) cambiaron la perspectiva de los experimentos

realizados hasta la fecha, dando lugar a una corriente de estudios sobre las distintos tipos de ToM en contextos competitivos que han permitido encontrar evidencias de estas capacidades en diversas especies de primates (Call & Tomasello, 2008; Lyons & Santos, 2006; Rosati *et al.*, 2010; Tomasello *et al.*, 2003). Por ejemplo, se ha encontrado que los macacos de Togian (Canteloup *et al.*, 2016) y los macacos cangrejeros (Overduin-de Vries *et al.*, 2014) son capaces de tomar la perspectiva visual de un congénere competidor, aunque en títis (Burkart & Heschl, 2007) los resultados han sido negativos. También se ha encontrado que los chimpancés prefieren seleccionar una caja con una fotografía de plátanos frente a otra que no tiene ninguna fotografía, o mirar debajo de una tabla que está un poco levantada –por lo que podría esconder algo debajo– frente a otra que no está levantada, son capaces de inferir que otro congénere competidor seleccionará la misma opción que ellos mismos, atribuyéndoles sus propias preferencias (Schmelz *et al.*, 2011, 2013). Además, los chimpancés pueden evitar mostrar una recompensa (Karg, Schmelz, Call, & Tomasello, 2015a) y cambiar su comportamiento de mirada (Karg, Schmelz, Call, & Tomasello, 2015b) para engañar a un competidor. Por último, en varios experimentos en los que se ha evaluado la ToM de chimpancés en versiones competitivas y cooperativas de un mismo estudio se ha visto que los sujetos realizaban mejor la tarea en el contexto competitivo. Por ejemplo, se ha visto que, cuando un experimentador humano establece previamente una situación competitiva o una cooperativa con el sujeto y después realiza una señal hacia uno de entre varios recipientes (en el primer caso, tratando de alcanzarlo y, en el segundo, señalándolo) el sujeto responde mejor a la señal del humano en el contexto competitivo (*e.g.*, Hare & Tomasello, 2004). En otro estudio, se ha encontrado que los chimpancés evitan mostrar una recompensa a un humano competidor, pero que no se la muestran más a un humano cooperador (Karg *et al.*, 2015a). Estos resultados apoyan la idea de que la competición favorece la expresión de las capacidades relacionadas con la ToM en esta especie.

La mayoría de los estudios citados hasta el momento han sido realizados en condiciones de laboratorio, un hecho que ofrece importantes ventajas. Por ejemplo, permite controlar la movilidad de los sujetos, evitando interferencias, y también permite

realizar sesiones suficientemente largas como para incluir numerosos controles. Además, los sujetos también pueden ser entrenados en aspectos concretos de la tarea a realizar. Sin embargo, los experimentos en condiciones de laboratorio también muestran ciertos inconvenientes. En animales muy entrenados puede resultar difícil discernir entre el verdadero uso de las capacidades relacionadas con la ToM y una simple superación de las tareas debido a procesos de aprendizaje asociativo (*e.g.*, Heyes, 1998). Además, se ha visto que los animales sometidos a las condiciones de cautividad pueden mostrar diferencias en su comportamiento en comparación con sus análogos salvajes (*e.g.*, Haslam, 2013; Laidre, 2008), lo que dificulta la generalización de los resultados. Por su parte, el estudio de animales silvestres en su hábitat permite investigar sujetos que viven en las condiciones adecuadas para un desarrollo cognitivo normal para la especie. Además, este tipo de estudios suelen permitir el acceso a muestras amplias y con una gran diversidad de sujetos, permitiendo estudiar la influencia de las características interindividuales (*e.g.*, sexo, edad, rango social, etc.) en el desarrollo y la expresión de sus capacidades cognitivas. El mejor ejemplo de investigación de las capacidades de ToM en los primates de vida libre viene de la mano del equipo de Drayton & Santos (2016), que lleva más de una década estudiando la ToM en una población de macacos *Reshus* introducida artificialmente en la isla de Cayo Santiago (Puerto Rico). Entre sus principales aportaciones, este grupo de investigación ha diseñado un paradigma para investigar si esta especie tiene en cuenta los estados de atención de un competidor humano a la hora de “robarle” comida (Flombaum & Santos, 2005). Para ello, colocaron comida delante de dos experimentadores, uno que miraba hacia la comida y el otro con los ojos cerrados (o cubiertos), con la cabeza girada o con el cuerpo de espaldas a la comida. Los macacos tendieron a elegir la comida situada frente al experimentador que no estaba atento y no la que se encontraba frente al experimentador que miraba hacia ella. Experimentos similares se han realizado con chimpancés en cautividad (Melis, Call, & Tomasello, 2006) y con varias especies de lémures en cautividad (*Lemur catta*: Bray, Krupenye, & Hare, 2014; *Lemur catta*, *Eulemur macaco*, *Eulemur mongoz* y *Varecia variegata*: Sandel, MacLean, & Hare, 2011; *Lemur catta*, *Eulemur macaco*, *Eulemur mongoz*; *Varecia*

variegata, *Eulemur fulvus* y *Propithecus coquereli*: MacLean *et al.*, 2013), obteniéndose en todos los casos resultados similares.

No sólo en los primates se ha encontrado evidencia a favor de la idea de que el contexto competitivo promueve el desarrollo de las capacidades de ToM. Los córvidos también parecen haber desarrollado habilidades relacionadas con la ToM en contextos competitivos (Clayton, 2015; Clayton, Dally, & Emery, 2007; Keefner, 2016). Estas habilidades estarían asociadas principalmente a su actividad de almacenamiento del alimento. Este grupo de aves se caracteriza por su tendencia a esconder el alimento en pequeños agujeros para poder consumirlo posteriormente. Se ha observado que, en este proceso, los cuervos son capaces de tener en cuenta la percepción y el conocimiento de otros individuos a la hora de decidir dónde esconder el alimento o si deben cambiarlo de lugar, llegando a superar muchas de las tareas sobre ToM en paradigmas experimentales similares a los empleados en primates (*e.g.*, Bugnyar, Reber, & Buckner, 2016; Bugnyar, 2011; Bugnyar, Stöwe, & Heinrich, 2004; Schloegl, Kotrschal, & Bugnyar, 2008).

En conjunto, los resultados mencionados apoyan la idea de que las primeras manifestaciones de la capacidad de ToM podrían haberse visto más favorecidas en un contexto de competición que en uno de cooperación. Sin embargo, una reciente revisión apunta a que podría existir un sesgo de los resultados debido principalmente a que los estudios en contextos competitivos y cooperativos realizados hasta la fecha no han sido metodológicamente comparables (Schmelz, & Call, 2016). Además, como veremos en la siguiente sección, existen ciertos aspectos de la ToM, principalmente en la especie humana, que resultan difíciles de explicar sin tener en consideración la importancia de las interacciones cooperativas.

3.2.3.2. Contexto de cooperación

Paralelamente a las ideas de Humphrey sobre la importancia de la competición en el desarrollo evolutivo de la inteligencia, Vygotsky (1978) presentó su teoría sobre la

cultura humana, en la que enfatizaba el origen social de la inteligencia, pero desde el punto de vista de la cooperación. En ella resaltaba la importancia de elementos como la colaboración, la comunicación o la enseñanza en el desarrollo de las capacidades cognitivas humanas. Seyfarth y Cheney (2013) también han destacado que las presiones selectivas derivadas de los contextos cooperativos habrían tenido un gran peso en la evolución de la ToM en los primates. Para estos autores, la empatía y la atención conjunta resultarían adaptativas en las especies sociales. Los individuos que fueran más sensibles al estado emocional y atencional de sus congéneres serían capaces de establecer relaciones sociales más estrechas y estables, lo que se traduciría en un incremento de su éxito reproductivo y una potenciación de dichas capacidades por medio de la selección natural. Por su parte, Burkart, Hrdy y van Schaik (2009) también apoyan el origen cooperativo de las capacidades cognitivas complejas –incluida la ToM–, pero afirman que éstas habrían resultado especialmente útiles en las especies que presentan una crianza cooperativa de la descendencia. La crianza cooperativa generaría un sistema social distinto en el que primarían la tolerancia, la compartición de comida, la defensa conjunta contra los depredadores y la del territorio. Esto haría que la atención al otro y a sus señales, así como la comprensión de sus estados mentales, resultara adaptativa, ya que proporcionaría energía extra a la madre y, por tanto, aumentaría su éxito reproductivo (véase también Hrdy, 1999, 2009; van Schaik & Burkart, 2010).

La investigación de la ToM en primates en contextos cooperativos se ha realizado principalmente mediante dos tipos de paradigmas experimentales. En la tarea de selección de objeto, el experimentador señala al sujeto uno entre varios recipientes que pueden contener comida, mientras que, en la tarea de pedir comida, es el sujeto el que debe señalar al experimentador el recipiente del que quiere recibir el contenido (Johnson & Karin-D'Arcy, 2006). En ambos tipos de paradigmas, el experimentador puede diferir en sus estados mentales. Por ejemplo, el experimentador puede realizar la señal de forma intencional o accidental (*e.g.*, Call & Tomasello, 1998; Call *et al.*, 2004; Povinelli, Perilloux, Reaux, & Bierschwale, 1998; Wood *et al.*, 2007) o puede conocer, ignorar (*e.g.*, Call *et al.*, 2000; Kuroshima *et al.*, 2002, 2003; Povinelli, Nelson, & Boysen, 1990; Povinelli *et al.*, 1991;

Povinelli, Rulf, & Bierschwale, 1994) o tener una falsa creencia sobre la localización de ésta (Call & Tomasello, 1999; O'Connell & Dunbar, 2003; Krachun *et al.*, 2009, 2010). Aunque los protocolos utilizados han sido muy variables y no permiten una generalización de los resultados (Johnson & Karin-D'Arcy, 2006; Mulcahy & Hedge, 2012), en la mayoría de los casos la actuación de los primates ha sido muy pobre en este tipo de tareas (*e.g.*, chimpancés: Barth, Reaux, & Povinelli, 2005; Povinelli, Bierschwale, & Cech, 1999; chimpancés, bonobos y orangutanes: Mulcahy & Call, 2009; macacos Rhesus: Anderson, Montant, & Schmitt, 1996; titís de cabeza blanca: Neiworth, Burman, Basile, & Lickteig, 2002; gorilas: Byrmit, 2009), lo que en un principio llevó a muchos autores a pensar que estas especies no eran capaces de interpretar los estados mentales de otros agentes (*e.g.*, Heyes, 1998; Povinelli & Vonk, 2003, 2004; Tomasello & Call, 1997). Sin embargo, estos resultados podrían deberse a que, para superar estas tareas, los sujetos normalmente deben ser entrenados para interpretar y realizar gestos referenciales –como el señalamiento con la mano–, que están fuera de su repertorio natural (Gómez, 2005; Krause, Udell, Leavens, & Skopos, 2018). De ahí que en especies domésticas como los perros (*e.g.*, Braüer *et al.*, 2006; McKinley & Sambrook, 2000, pero véase Clark *et al.*, 2019), en primates criados en estrecho contacto con humanos (chimpancés: Call *et al.*, 2000; Itakura, Agnetta, Hare, & Tomasello, 1999; chimpancés y bonobos: Lyn, Russell & Hopkins, 2010; orangutanes: Call & Tomasello, 1994), o muy entrenados (capuchinos: Itakura, & Anderson, 1996; Vick, & Anderson, 2000; Essler, Schwartz, Rossettie, & Judge, 2017), se encuentren generalmente mejores resultados. Más recientemente han surgido nuevos procedimientos experimentales basados en comportamientos espontáneos de los sujetos, como el tiempo de mirada hacia el experimentador (*e.g.*, capuchinos: Hattori, Kuroshima & Fujita, 2007), el gesto espontáneo de pedir al experimentador (*e.g.*, babuinos: Bourjade, Meguerditchian, Maille, Gaunet, & Vauclair, 2014; capuchinos: Hattori, Kuroshima & Fujita, 2010; chimpancés: Hostetter, Russell, Freeman, & Hopkins, 2007) o las vocalizaciones (*e.g.*, chimpancés: Hostetter *et al.*, 2007), que están encontrando mejores resultados. Sin

embargo, hace falta mucha investigación, sobre todo en lo que se refiere al uso de las capacidades de ToM de los primates en cooperación con miembros de su misma especie.

Aunque en general no se ha encontrado cooperación espontánea en tareas implementadas en primates en cautividad, con la suficiente experiencia pueden aprender a tener en cuenta la presencia y las acciones del compañero para actuar de forma coordinada con este (Albiach-Serrano, 2015). Por ejemplo, los chimpancés entrenados para señalar de forma referencial pueden indicar a un congénere la localización de una herramienta necesaria para obtener comida (Melis & Tomasello, 2019). O bajo la petición del congénere, pueden ayudarlo a conseguirla (*e.g.*, Melis & Tomasello, 2013; Melis *et al.*, 2011) o a conseguir comida (*e.g.*, Melis *et al.*, 2011).

Algunos estudios de campo sugieren que, en condiciones de libertad, los chimpancés también podrían mostrar capacidades relacionadas con la ToM en contextos cooperativos. Un ejemplo sería la caza en grupo. Se ha observado que los chimpancés son capaces de adoptar roles complementarios y que comparten la presa después de la cacería, lo cual podría relacionarse con la capacidad de compartir objetivos y repartir tareas con los demás (Boesch, 2005). En cambio, esta postura ha sido criticada ya que este tipo de comportamientos podrían tener explicaciones más sencillas, como que cada animal ocupe el espacio libre durante la cacería sin necesidad de compartir ni entender los estados mentales de los restantes miembros del grupo (Albiach-Serrano, 2015; Seyfarth & Cheney, 2013; Tomasello, Carpenter, Call, Behne, & Moll, 2005). En otro estudio, Crockford, Wittig, Mundry y Zuberbühler (2012) encontraron que chimpancés en libertad tienen en cuenta el estado de atención y de conocimiento de otros miembros de su grupo a la hora de dar señales de alarma ante la presencia de un posible depredador. Sin embargo, a pesar de estos ejemplos, parece que en los primates existen más pruebas a favor de un mejor uso competitivo que cooperativo de la ToM entre congéneres. No obstante, podría ser que el linaje humano en particular hubiera seguido un camino evolutivo distinto.

Basándose en las ideas de Vygotsky, Tomasello (2009) y sus colaboradores han propuesto que, a diferencia de la tendencia competitiva propia del resto de primates, la cooperación habría sido un factor clave en la evolución humana (Moll & Tomasello, 2007; Tomasello *et al.*, 2005; Tomasello, 2014; Tomasello, Melis, Tennie, Wyman, & Herrmann, 2012). Esto podría haber promovido nuestra capacidad de atención compartida y nuestra sensibilidad a los estados mentales de los demás, que, a su vez, probablemente favoreció el desarrollo de nuestras formas únicas de cultura, tecnología, lenguaje simbólico y enseñanza intencionada.

En favor de esta idea, los niños humanos desarrollan muy pronto habilidades relacionadas con la atención compartida. Por ejemplo, con 12 meses los niños señalan objetos de forma referencial (Tomasello, Carpenter, & Liszkowski, 2007) y a partir de los 14 meses ayudan espontáneamente a otros a conseguir sus objetivos (Warneken & Tomasello, 2009). Por otra parte, mientras que cuando los chimpancés pueden elegir, prefieren una tarea individual que una cooperativa (Bullinger, Melis, & Tomasello, 2011), los niños humanos prefieren cooperar con un compañero (Tomasello *et al.* 2005; Warneken, Gräfenhain, & Tomasello, 2012). Además, en tareas cooperativas que comparan la actuación de niños humanos con la de otros grandes simios, suelen encontrarse mejores resultados en los primeros, los cuales muestran una mayor motivación y capacidad para comprender las necesidades del otro (Melis & Warneken, 2016; Silk & House, 2011; Tomasello *et al.*, 2005; Warneken & Tomasello, 2009).

En resumen, la investigación en primates parece indicar que, desde un punto de vista evolutivo, las capacidades relacionadas con la ToM podrían haber resultado más beneficiosas –y seguirían siéndolo– en contextos de competición que en contextos de cooperación. Por su parte, la investigación con humanos parece apuntar en la dirección contraria. Sin embargo, es difícil extraer conclusiones debido a la dificultad de integrar los resultados procedentes de investigaciones que no comparan directamente el uso competitivo y cooperativo de la ToM por medio de protocolos experimentales funcionalmente equivalentes (Jin *et al.*, 2017; Schmelz & Call, 2016). Futuros estudios

deberían no solo permitir comparar el uso *activo* de la ToM para competir o cooperar sino también la comparación entre distintas especies de primates (humanos y no humanos) y entre distintos tipos de estados mentales (*e.g.*, la comprensión de la percepción visual, el conocimiento y la falsa creencia de los demás).

3.2.4. Hipótesis sobre el tipo de relación social: relación igual-igual vs relación paterno-filial

El tipo de relación social establecida entre individuos puede ser determinante para propiciar la correcta atribución de los estados mentales del otro. Por ejemplo, se ha encontrado que tanto los niños como los adultos atribuyen más eficazmente estados mentales a los miembros de su mismo grupo –*e.g.*, pertenecientes a su mismo sexo, a su misma cultura, etc.– que a los de otros grupos (*e.g.*, McClung & Reicher, 2018; McLoughlin & Over, 2017). Del mismo modo, los adultos son más propensos a usar referencias a los estados mentales del otro al describir a su pareja sentimental que al describir a un amigo cercano (Meins, Fernyhough, & Harris-Waller, 2014) y se ha visto que los niños de 4 años muestran mayores tasas de referencias a sus propios estados mentales al hablar con un hermano que al hablar con su mejor amigo (Hughes, Lecce, & Wilson, 2007).

Las hipótesis mencionadas en la sección anterior sobre el origen competitivo o cooperativo de la ToM hacen referencia, en general, a la relación *igual-igual* establecida entre individuos no emparentados dentro del grupo. Sin embargo, es posible que la capacidad de ToM desempeñe un papel especialmente importante en la relación *paterno-filial*. Por un lado, el niño se beneficia directamente de que su progenitor tenga una buena capacidad de ToM, ya que este podrá atender mejor e incluso adelantarse a sus necesidades (Attili, 2015). Además, se ha observado que la capacidad de los padres de ajustarse a los estados mentales de su hijo, así como el hecho de que los padres incluyan referencias a los estados mentales en las conversaciones con sus hijos, influyen positivamente en el desarrollo de la ToM de los niños (Sharp & Fonagy, 2008; Tompkins,

Benigno, Kiger Lee, & Wright, 2018). Por otro lado, como veremos a continuación, los padres también podrían beneficiarse directamente de presentar una buena capacidad de ToM con sus hijos, tanto en un contexto de competición como en uno de cooperación.

3.2.4.1. *Relación de competición entre progenitores-crías*

El conflicto paterno-filial fue descrito por Trivers (1974) como la disparidad de intereses derivados de la diferente carga genética en unos y otros. Un progenitor comparte con cada una de sus crías la mitad de sus genes, por lo que le conviene invertir la misma cantidad de recursos en cada una de las que tendrá a lo largo de su vida, maximizando así la relación coste-beneficio. A la cría, sin embargo, le conviene solicitar todos los recursos posibles de sus padres. Según Trivers (1974), debido a la diferencia de tamaño entre los progenitores y las crías, estas últimas habrían sido seleccionadas para competir mediante el desarrollo de una serie de tácticas que las convertirían en “manipuladoras psicológicas” de sus padres, llevándoles a realizar una inversión parental mayor de la esperada. Para conseguirlo, las crías se comportarían de forma menos madura y, por tanto, como si estuviesen más necesitadas de recursos de lo que correspondería a su edad. Por ejemplo, podrían utilizar el llanto como medio para obtener más atención y alimento. A su vez, la selección natural favorecería las habilidades que permitieran a los padres discriminar entre estas señales “falsas” y las señales “honestas”. Povinelli, Prince y Preuss (2005) se basaron en estas ideas al sugerir que el conflicto paterno-filial supone un contexto idóneo para la evolución de la ToM. La selección natural habría actuado al mismo tiempo en los progenitores y en las crías. Una vez que comenzaran a aparecer en los progenitores las capacidades que les permitían responder a los estados mentales de sus crías, se seleccionarían comportamientos en las crías capaces de manipular a los progenitores en su propio beneficio. Además del comportamiento inmaduro exhibido por las crías, Povinelli *et al.* (2005) proponen que otra estrategia para obtener recursos adicionales sería el uso de comportamientos sociales que generan reacciones positivas y de afecto en los progenitores. Así se establecería un vínculo estrecho con los padres, dificultando que

estos les negaran el acceso a los recursos. Por ejemplo, se ha comprobado el efecto positivo que la sonrisa, el seguimiento de la mirada y la imitación en edades tempranas produce sobre los padres y madres humanos (Meltzoff & Moore, 1997; Wolff, 1963). Esta última estrategia sería más sutil, ya que no implica un conflicto directo con los padres. Es importante destacar que, aunque en un principio estos comportamientos por parte de las crías no tendrían por qué implicar la comprensión de los estados mentales de sus padres, progresivamente se favorecería que la ToM se desarrollara en estadios más tempranos de la ontogenia. Dado que el conflicto paterno-filial es un proceso dinámico y continuo, el comportamiento de las crías actuaría a su vez como una presión selectiva que llevaría a los progenitores a desarrollar capacidades de ToM cada vez más avanzadas que evitaran la excesiva pérdida de recursos, llegando finalmente a la ToM tal y como la conocemos hoy en día.

Aunque esta hipótesis está bien argumentada desde un punto de vista teórico y se sabe que el conflicto paterno-filial resulta importante para explicar muchos aspectos de la biología de los primates (Maestriperi, 2002), hasta donde conocemos, todavía no existen estudios experimentales que permitan relacionar este conflicto con la capacidad de ToM.

3.2.4.2. *Relación de cooperación entre progenitores-crías*

En contraposición a las ideas de Povinelli *et al.* (2005), Attili (2015) defiende que, en la relación progenitor-cría, la utilidad de comprender y adelantarse a las necesidades de la cría proporcionaría ventajas selectivas principalmente en un contexto de cooperación con la misma. Los primates en general, y la especie humana en particular, se caracterizan por la escasez de partos múltiples, por presentar gestaciones prolongadas y largos intervalos entre los sucesivos nacimientos (van Schaik & Burkart, 2010). Además, el desarrollo de las capacidades cognitivas complejas propias de los primates requiere cerebros más grandes de los que se encuentran habitualmente en otros grupos animales (Rilling, & Insel, 1999). Las características anatómicas de la madre limitan el

tamaño de la cabeza de la cría en el momento del nacimiento y dan como resultado individuos altamente inmaduros y dependientes (Hirata, Fuwa, Sugama, Kusunoki, & Takeshita, 2011), un hecho que se ve agravado en el caso humano debido a la posición bípeda de nuestra especie. Durante el periodo juvenil, las crías están indefensas y son muy dependientes de sus progenitores, en especial de la madre. Además, el periodo juvenil se extiende considerablemente, lo que conlleva un retraso en la reproducción (Brüne & Brüne-Cohrs, 2006). Todo esto hace extremadamente importante maximizar la supervivencia de las crías. Attili (2015) ha propuesto que este escenario ha tenido especial importancia en la evolución de la ToM, ya que cualquier nueva habilidad cognitiva que permita a una madre entender los estados mentales y las necesidades de su cría resultaría muy beneficiosa y tendería a conservarse por efecto de la selección natural.

A favor de esta idea irían los algunos casos documentados de uso de capacidades relacionadas con la ToM durante las interacciones de cooperación madre-cría en primates. Por ejemplo, si bien los chimpancés no suelen ofrecer comida a otros de forma activa (Vonk *et al.*, 2008), se han observado algunas excepciones en el caso de la relación madre-cría, aunque siempre bajo petición previa de la cría (Ueno & Matsuzawa, 2004). También se han observado madres ayudando a sus crías inmaduras a moverse, lo que algunos autores han interpretado como una prueba de que las madres podrían estar entendiendo la situación de su cría y adelantándose a sus necesidades, mostrando empatía y comprendiendo su perspectiva (Hirata, 2009). Otros autores han buscado pruebas de enseñanza intencionada en varias especies de primate, ya que este comportamiento estaría relacionado con la comprensión de lo que el otro sabe y la participación de forma activa en la modificación de sus estados de conocimiento (*e.g.*, Olson & Bruner, 1996). En el contexto del aprendizaje del uso de herramientas para el forrajeo (*e.g.*, cazar termitas con un palo, partir nueces con una piedra, etc.), las madres chimpancés muestran una alta tolerancia con sus crías, permitiéndoles el acceso a las herramientas utilizadas y al alimento obtenido (Hirata & Celli, 2003; Lonsdorf, 2006). En otras situaciones, en cambio, estas evitan que las crías se acerquen a las plantas u objetos

que pueden ser peligrosos (Hiraiwa-Hasegawa, 1990). Sin embargo, nunca se ha observado enseñanza activa e intencionada en esta especie (Hirata, 2009).

Hay muy pocos estudios empíricos que hayan tratado de poner a prueba el uso de la ToM por parte de las madres en una situación de cooperación con su cría. Una excepción sería un estudio llevado a cabo por Cheney & Seyfert (1990) con macacos Rhesus y macacos japoneses. En su experimento, situaban a una madre y a su cría en dos compartimentos adyacentes. Después se mostraba a la madre una pieza de comida o una representación de un depredador. La cría podía presenciarse o no (en ocasiones, una barrera impedía la visión a la cría). El número de llamadas realizadas por las madres hacia sus crías no mostró variaciones entre las distintas situaciones. Por otra parte, en un estudio de ayuda instrumental con parejas de iguales y parejas madre-cría de chimpancés, Yamamoto, Humle, y Tanaka (2009) observaron que las parejas madre-cría realizaron más intercambios de herramientas que las parejas de iguales. En un segundo estudio con las mismas parejas madre-cría, estos autores encontraron que tanto las madres como las crías fueron capaces de seleccionar la herramienta que necesitaba el otro de una colección de 7 objetos. Esto solo ocurría cuando los sujetos podían ver la tarea que intentaba realizar el compañero, mientras que cuando se colocaba una barrera que impedía ver la tarea, le entregaban herramientas al azar. Este resultado se interpretó como que los chimpancés en el contexto de cooperación madre-cría eran capaces de entender las intenciones y objetivos de su compañero (Yamamoto, Humle, & Tanaka, 2012).

En resumen, las hipótesis arriba descritas plantean que, además de en la relación igual-igual dentro del grupo, la relación paterno-filial podría haber supuesto un importante impulso para la evolución de las capacidades de ToM, tanto en un contexto competitivo como en uno cooperativo. Sin embargo, hasta donde conocemos, la hipótesis de que la relación paterno-filial propicia el uso de la ToM en mayor medida, o de manera más acertada, que otro tipo de relaciones, ya sea en una interacción competitiva o en una cooperativa, nunca ha sido comprobada de forma empírica.

3.3. Funciones de la Teoría de la Mente

A pesar de la gran importancia de la ToM en nuestra vida cotidiana, existen pocos estudios acerca de las funciones concretas de esta capacidad, así como sobre si alguna de ellas podría tener más peso que el resto. Por ejemplo, la ToM puede servir tanto para *explicar* un comportamiento observado como para *inferir*, en una situación dada, un comportamiento no observado, ya sea este un comportamiento pasado (inferencia retrospectiva) uno presente o uno futuro (inferencia prospectiva, o predicción). La función explicativa permite interpretar los comportamientos de los demás, incluso aquellos anómalos o novedosos, y aprender de ellos, aportando beneficios a los organismos capaces de entenderlos (Andrews, 2009; Povinelli, Bering, & Giambrone, 2000). Por su parte, la función inferencial, en sus distintas formas, permite adelantarse a las posibles consecuencias del comportamiento inferido, posibilitando así actuar de forma estratégica. Partiendo de la premisa de que una función importante de todo sistema cognitivo es la de predecir el ambiente (*e.g.*, Kolak, Hirstein, Mandik, & Waskan, 2006), la inferencia de comportamientos futuros, o predicción, resulta de especial utilidad, ya que permite la intervención y modificación de los acontecimientos de acuerdo con un plan, posibilitando en ciertos casos *manipular* el comportamiento de los demás.

Muy pocas investigaciones se han centrado en la exploración empírica de las funciones de la ToM citadas anteriormente. Una excepción es el estudio sobre ToM que Kaminski, Call y Tomasello (2008) llevaron a cabo con humanos y chimpancés. En este estudio, los sujetos participaban por parejas y recibían información sobre el estado de conocimiento de su compañero acerca de recompensas escondidas en una serie de recipientes. Basándose en ese estado de conocimiento, los sujetos debían inferir o bien el comportamiento pasado o bien el comportamiento futuro de su compañero y actuar en consecuencia. Los autores encontraron que tanto humanos como chimpancés obtuvieron mejores resultados cuando debían inferir el comportamiento pasado del compañero. De hecho, solo los humanos adultos superaron las versiones retrospectiva y prospectiva de

la tarea, mientras que los niños de 6 años y los chimpancés no consiguieron resolver la versión prospectiva. Otros estudios con chimpancés han encontrado resultados similares (*e.g.*, Schmelz, Call & Tomasello, 2011; 2013), lo cual sugiere que utilizar la ToM para predecir el comportamiento del otro resulta más difícil que su uso para inferir un comportamiento pasado, probablemente debido a la necesidad de planificar, una de las habilidades de la función ejecutiva que más tarda en desarrollarse (*e.g.*, Best, Miller & Jones, 2009). Sin embargo, para poder sacar conclusiones concluyentes haría falta más investigación experimental que comparare las funciones retrospectiva y prospectiva de la ToM.

En los últimos años, algunos autores han sugerido funciones alternativas de la ToM. De acuerdo con Mameli (2001) y Zawidzki (2008), la ToM serviría para “modelar las mentes”: la expectativa de un estado mental en el otro, aunque no fuera exacta, cambiaría nuestro comportamiento hacia él, lo cual tendría un efecto mutuo en las mentes y los comportamientos de ambos. En la misma línea, Bohl (2015) defiende que la función más importante de la ToM sería la de modelar y mantener las relaciones sociales, generando ajustes mutuos tanto en la mente como en el comportamiento (véase también Seyfarth & Cheney, 2013).

De acuerdo con estas ideas, muchos estudios han encontrado relación entre un buen desarrollo de la ToM y unas mejores habilidades sociales, incluida una mayor popularidad entre compañeros, mejores estrategias de comunicación y resolución de conflictos y un juicio moral más sofisticado (*e.g.*, Banerjee, Watling, & Caputi, 2011; Bosacki & Astington, 1999; Dunn, Brown, & Maguire, 1995; Slaughter, Dennis, & Pritchard, 2002; Slomkowski & Dunn, 1996; Takagishi, Kameshima, Schug, Koizumi, & Yamagishi, 2010; Watson, Nixon, Wilson, & Capage, 1999; Wellman 2014). Además, estudios realizados en pacientes con psicopatologías parecen indicar que las disfunciones en la capacidad de ToM podrían conllevar deficiencias en el reconocimiento de las expresiones faciales y las emociones de los demás y, en general,

un ajuste incorrecto del comportamiento social (*e.g.*, Baron-Cohen, 1997; Brüne, 2005; Peterson, Wellman, & Liu, 2005).

Por tanto, podría decirse que la ToM funciona como una herramienta que nos sirve para adaptarnos al ambiente social que nos rodea, al permitirnos explicar, predecir y manipular el comportamiento de los demás, lo que tiene una influencia directa en nuestras relaciones sociales. Para averiguar si alguna de estas funciones puede tener más peso que el resto, serían necesarias más investigaciones que las comparen de forma directa, mediante el uso de procedimientos experimentales equiparables.

4. Objetivos

La ToM es una de las principales capacidades que componen la inteligencia social humana. Nos permite interpretar el comportamiento de los demás en términos de estados mentales, lo cual conlleva importantes ventajas a la hora de desenvolvernó en el mundo social que nos rodea. El *objetivo general* de esta tesis doctoral es contribuir a la comprensión de la ontogenia y la evolución de la ToM, incluyendo la identificación de los factores que pueden modular su uso

Los estudios anteriores indican que en los niños se desarrolla antes la capacidad de entender lo que los demás ven, seguido de lo que conocen y, por último, lo que creen. Sin embargo, a menudo los procedimientos experimentales utilizados no han sido comparables y en pocas ocasiones se han usado adultos como referencia, lo que resulta imprescindible para asegurar que las diferencias observadas realmente tienen que ver con la ontogenia de las capacidades de ToM y no con la dificultad intrínseca de las tareas utilizadas. Por otra parte, recientemente se ha definido la “motivación para leer la mente” como la predisposición de un individuo a atribuir estados mentales a los demás (Carpenter, Green, & Vacharkulksemsuk, 2016). Es muy posible que esta motivación varíe dependiendo del escenario en el que deba usarse la ToM, siendo mayor en aquellas situaciones en las que el uso de la ToM aporte más beneficios. Esto podría dar lugar a un uso variable de la ToM según el contexto social, la relación establecida con el otro o la

función inmediata de la ToM empleada, por ejemplo, a pesar de que la capacidad para usar la ToM sea potencialmente la misma en todas las circunstancias. Además, aunque la función actual de un comportamiento (o de una capacidad cognitiva) no tiene por qué coincidir con la función del mismo comportamiento en el pasado (Gomila, 2010), es probable que los contextos en los que hoy en día se observan determinados comportamientos coincidan con los contextos que originalmente promovieron su evolución, especialmente en el caso de comportamientos relativamente recientes en la historia evolutiva (Gittleman & Decker, 1994). Por lo tanto, estudiar los contextos que promueven el uso de la ToM hoy en día puede ayudar a esclarecer las presiones de selección que moldearon esta capacidad en el pasado.

Teniendo en cuenta lo dicho, en esta tesis se persiguen los *objetivos específicos* que se enumeran a continuación:

- 1- Confirmar la progresión del desarrollo ontogénico de varios tipos de ToM (*i.e.*, percepción visual, conocimiento y falsa creencia) observado en los estudios previos mediante un protocolo experimental que permita evaluar la comprensión de dichos estados mentales de forma equiparable y aplicable tanto a humanos de distintas edades como a otras especies de primate.
- 2- Contrastar las hipótesis sobre el efecto de los contextos de competición y cooperación en el origen de la ToM mediante la implementación de dos versiones equivalentes de una misma tarea en las que se requiera el uso activo de la ToM, por parte de niños y adultos humanos, para competir y para cooperar.
- 3- Comprobar si el tipo de relación social entre individuos (*i.e.*, relación entre individuos iguales o relación entre una madre y su hijo) afecta a la utilización de la ToM en los humanos y si este efecto varía dependiendo del contexto competitivo o cooperativo.
- 4- Comparar el uso de la ToM según el tipo de inferencia realizada (*i.e.*, sobre el comportamiento pasado o futuro del otro), en niños y adultos humanos.

- 5- Evaluar la sensibilidad de los macacos japoneses a la mirada y a la perspectiva visual de un humano en tres contextos distintos que se corresponden con algunas de las hipótesis que se han propuesto para explicar el origen evolutivo de la ToM: el contexto de amenaza, el contexto de cooperación y el contexto de competición.
- 6- Investigar el efecto de distintas variables interindividuales (*i.e.*, sexo, edad, rango de dominancia e índice de timidez) en la respuesta de los macacos japoneses en tareas que requieren la atribución de los estados de atención y percepción a los demás.

Para conseguir estos objetivos, esta tesis engloba dos estudios complementarios. En el estudio presentado en el Capítulo 2 se comparó la actuación de niños de 6 años y mujeres adultas en tres experimentos sobre la ToM en los que, en parejas, los participantes tomaban turnos para encontrar recompensas situadas debajo de tres vasos. En particular, se examinó la comprensión, por parte de los sujetos, de la percepción visual (Experimento 1), el conocimiento (Experimento 2) y la falsa creencia (Experimento 3) de su compañero. Para comprobar si existen situaciones en las que se hace un mejor uso de la ToM, o de alguno de sus tipos, y si este efecto varía durante la ontogenia, se comprobó si los sujetos usaban mejor su ToM en un contexto de competición o en uno de cooperación (*i.e.*, hipótesis de competición vs hipótesis de cooperación) y, en el caso de las mujeres, se investigó su actuación con otro adulto y con su propio hijo como compañero (*i.e.*, hipótesis de igual-igual vs hipótesis de progenitor-cría). Además, se sometió a los sujetos a una situación que requería inferir lo que el otro había hecho y predecir lo que se dispondría a hacer (*i.e.*, hipótesis de retrospección vs hipótesis de predicción).

En el estudio presentado en el Capítulo 3 se evaluó la sensibilidad a la mirada y la capacidad para entender la perspectiva visual de un humano en un grupo de macacos japoneses de vida libre, en la isla de Koshima, Japón. Esto se llevó a cabo por medio de tres experimentos complementarios. En el Experimento 1, se estudió la capacidad de

estos animales para detectar la mirada de un humano como señal de amenaza (*i.e.*, hipótesis de depredación). En el Experimento 2, se estudió la capacidad de los sujetos para adaptarse a los estados de atención de un humano que les entregaba comida con una actitud cooperativa (*i.e.*, hipótesis de cooperación). Por último, en el Experimento 3 se estudió la capacidad de los macacos para tener en cuenta la perspectiva visual de un humano en un contexto de competición por comida (*i.e.*, hipótesis de competición). Además, se evaluó el efecto de las características individuales (*i.e.*, sexo, edad, rango de dominancia, e índice de timidez) en el comportamiento exhibido por los macacos en los distintos experimentos.

CAPÍTULO 5



CONCLUSIONES

1. Conclusiones

- 1- De acuerdo con lo obtenido en estudios previos, hemos encontrado evidencia de una gradación en el desarrollo de la ToM que indica que los niños desarrollan antes la capacidad de entender la percepción visual de los demás que su conocimiento y su falsa creencia. Sin embargo, también encontramos signos de esta gradación en individuos adultos, lo cual sugiere que este fenómeno podría explicarse –al menos en parte– debido a diferencias en la dificultad de las tareas en términos de función ejecutiva, que afectarían a individuos de cualquier edad, además de a diferencias cualitativas en la ToM en los distintos estadios de desarrollo.
- 2- Nuestros resultados indican que la motivación para usar la ToM cambia de más competitiva en la niñez a más cooperativa en la edad adulta, probablemente debido a la progresiva asimilación de las normas sociales relacionadas con la reputación y el sentido de la justicia a lo largo del desarrollo.
- 3- Las mujeres fueron reticentes a usar su ToM en contra de sus hijos, sugiriendo que la cooperación con sus hijos podría haber ejercido –y seguiría ejerciendo– una importante presión selectiva en la evolución de la ToM.
- 4- En contra de lo observado en estudios previos, no hemos encontrado diferencias significativas entre el uso retrospectivo y el uso prospectivo de la ToM en humanos –excepto en el caso de las mujeres en el contexto de competición, que actuaron mejor en la condición retrospectiva los experimentos de percepción visual y conocimiento, presumiblemente por evitar los costes en su reputación y para evitar competir con su hijo, según el caso–.
- 5- Los macacos japoneses responden de forma flexible a la mirada humana en los contextos de amenaza, cooperación y competición, evitándola en el primer caso, buscando situarse frente a ella en el segundo caso, y usándola estratégicamente para tomar decisiones durante el forrajeo en el último

caso. Además, en uno de los experimentos, el de competición, pudo descartarse la posibilidad de que los macacos estuviesen respondiendo basándose en el comportamiento del humano. Por todo ello, podemos concluir que los macacos japoneses son capaces de entender la perspectiva visual de los demás.

- 6- Nuestras observaciones con los macacos indican que, en general, los individuos más vulnerables (*i.e.*, las hembras, los juveniles, los individuos de menor rango y los más tímidos) se muestran más intranquilos ante la mirada humana y optan por estrategias de comportamiento relacionadas con la evitación, como iniciar la huida a mayor distancia, mientras que los individuos menos vulnerables (*i.e.*, los machos, los adultos, los individuos de mayor rango y los menos tímidos) están más dispuestos a enfrentarse a un humano, iniciando la huida a menor distancia y exhibiendo un mayor número de comportamientos defensivos.

2. Conclusions

- 1- According to previous studies, we have found evidence of a gradation in the development of ToM that indicates children develop the ability to understand the visual perception of others before their knowledge and false belief. However, we also find signs of this gradation in adults, suggesting that this phenomenon could be explained –at least in part– due to differences in the difficulty of tasks in terms of executive function, which would affect individuals of any age, in addition to qualitative differences in ToM in the different stages of development.
- 2- Our results show that the motivation to use ToM changes from more competitive in childhood to more cooperative in adulthood, probably due to progressive assimilation of social norms related to reputation and the sense of justice throughout development.
- 3- Women were reluctant to use their ToM against their children, suggesting that cooperation with their children could have been –and would continue to be– a key selective pressure on the evolution of ToM.
- 4- Contrary to what was observed in previous studies, we have not found significant differences between retrospective and prospective use of ToM in humans –except in the case of women in competition context, who acted better in the retrospective condition in the experiments of visual perception and knowledge, presumably to avoid the costs in their reputation or to avoid competing with their child–.
- 5- Japanese macaques respond flexibly to the human gaze in the contexts of threat, cooperation and competition, avoiding it in the first case, seeking to face it in the second case, and using it strategically to make decisions during foraging in the last case. In addition, in the competition experiment, we ruled out the possibility that macaques were responding based on human

behavior. Therefore, we can conclude that Japanese macaques are able to understand the visual perspective of others.

- 6- Our observations with the macaques indicate that, in general, the most vulnerable individuals (*i.e.*, females, juveniles, individuals of lower rank and the most shy) respond more nervous towards the human gaze and chose behavioral strategies related to avoidance, such as initiating flight at a greater distance, while less vulnerable individuals (*i.e.*, males, adults, individuals of greater rank and less shy) are more willing to face a human, initiating flight at a smaller distance and exhibiting a greater number of defensive behaviors.

REFERENCIAS

- Aguilar-Pardo, D., Martínez-Arias, R., & Colmenares, F. (2013). The role of inhibition in young children's altruistic behaviour. *Cognitive Processing*, 14(3), 301-307.
- Albiach-Serrano, A. (2015). Cooperation in primates: A critical, methodological review. *Interaction Studies*, 16(3), 361-382.
- Albiach-Serrano, A., Bräuer, J., Cacchione, T., Zickert, N., & Amici, F. (2012). The effect of domestication and ontogeny in swine cognition (*Sus scrofa scrofa* and *S. s. domestica*). *Applied Animal Behaviour Science*, 141(1), 25-35.
- Albiach-Serrano, A., Call, J., & Barth, J. (2010). Great apes track hidden objects after changes in the objects' position and in subject's orientation. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 72(4), 349-359.
- Amici, F., Aureli, F., Visalberghi, E., & Call, J. (2009). Spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*) follow gaze around barriers: evidence for perspective taking? *Journal of Comparative Psychology*, 123(4), 368.
- Anderson, J. R., Montant, M., & Schmitt, D. (1996). Rhesus monkeys fail to use gaze direction as an experimenter-given cue in an object-choice task. *Behavioural Processes*, 37(1), 47-55.
- Andrews, K. (2009). Understanding norms without a theory of mind. *Inquiry*, 52(5), 433-448.
- Andrews, K. (2017). Apes track false beliefs but might not understand them. *Learning & Behavior*, 1-2.
- Apperly, I. A., Warren, F., Andrews, B. J., Grant, J., & Todd, S. (2011). Developmental continuity in theory of mind: Speed and accuracy of belief-desire reasoning in children and adults. *Child Development*, 82(5), 1691-1703.

REFERENCIAS

- Attili, G. (2015). Evolution of Theory of Mind. *Rivista Internazionale di Filosofia e Psicologia*, 6(2), 222-237.
- Banerjee, R., Watling, D., & Caputi, M. (2011). Peer relations and the understanding of faux pas: Longitudinal evidence for bidirectional associations. *Child development*, 82(6), 1887-1905.
- Baron-Cohen, S. (1997). *Mindblindness: An essay on autism and theory of mind*. Candbrige: MIT press.
- Baron-Cohen, S., Leslie, A. M., & Frith, U. (1985). Does the autistic child have a "theory of mind"? *Cognition*, 21(1), 37-46.
- Barrett, H. C. (2015). Adaptations to predators and prey. In D. M. Buss (Ed.), *The Handbook of Evolutionary Psychology* (pp. 200-223), Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons.
- Barth, J., Reaux, J. E., & Povinelli, D. J. (2005). Chimpanzees' (*Pan troglodytes*) use of gaze cues in object-choice tasks: different methods yield different results. *Animal Cognition*, 8(2), 84-92.
- Bateman, P. W., & Fleming, P. A. (2011). Who are you looking at? Hadedda ibises use direction of gaze, head orientation and approach speed in their risk assessment of a potential predator. *Journal of Zoology*, 285(4), 316-323.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Bayern, A. M., & Emery, N. J. (2009). Jackdaws respond to human attentional states and communicative cues in different contexts. *Current Biology*, 19(7), 602-606.
- Beausoleil, N. J., Stafford, K. J., & Mellor, D. J. (2006). Does direct human eye contact function as a warning cue for domestic sheep (*Ovis aries*)? *Journal of Comparative Psychology*, 120(3), 269.

- Behne, T., Carpenter, M., Call, J., & Tomasello, M. (2005). Unwilling versus unable: infants' understanding of intentional action. *Developmental Psychology, 41*(2), 328.
- Benenson, J. F., Pascoe, J., & Radmore, N. (2007) Children's altruistic behavior in the dictator game. *Evolution and Human Behavior, 28*(3), 168–175.
- Best, J. R., Miller, P. H., & Jones, L. L. (2009). Executive functions after age 5: Changes and correlates. *Developmental Review, 29*(3), 180-200.
- Bloom, P., & German, T. P. (2000). Two reasons to abandon the false belief task as a test of theory of mind. *Cognition, 77*(1), B25-B31.
- Boesch, C. (2005). Joint cooperative hunting among wild chimpanzees: Taking natural observations seriously. *Behavioral and Brain Sciences, 28*(5), 692-693.
- Boesch, C. (2007). What makes us human (*Homo sapiens*)? The challenge of cognitive cross-species comparison. *Journal of Comparative Psychology, 121*(3), 227.
- Bohl, V. (2015). We read minds to shape relationships. *Philosophical Psychology, 28*(5), 674-694.
- Bosacki, S., & Wilde Astington, J. (1999). Theory of mind in preadolescence: Relations between social understanding and social competence. *Social Development, 8*(2), 237-255.
- Bourjade, M., Meguerditchian, A., Maille, A., Gaunet, F., & Vauclair, J. (2014). Olive baboons, *Papio anubis*, adjust their visual and auditory intentional gestures to the visual attention of others. *Animal Behaviour, 87*, 121-128.
- Bradford, E. E. F., Jentsch, I., & Gómez, J. C. (2015). From self to social cognition: theory of mind mechanisms and their relation to executive functioning. *Cognition, 138*, 21-34.

- Bradford, E. E., Jentsch, I., Gómez, J. C., Chen, Y., Zhang, D., & Su, Y. (2018). Cross-cultural differences in adult theory of mind abilities: a comparison of native-English speakers and native-Chinese speakers on the self/other differentiation task. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *71*(12), 2665-2676.
- Brandone, A. C., & Wellman, H. M. (2009). You can't always get what you want: Infants understand failed goal-directed actions. *Psychological Science*, *20*(1), 85-91.
- Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2004). Visual perspective taking in dogs (*Canis familiaris*) in the presence of barriers. *Applied Animal Behaviour Science*, *88*(3-4), 299-317.
- Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2005). All great ape species follow gaze to distant locations and around barriers. *Journal of Comparative Psychology*, *119*(2), 145.
- Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2007). Chimpanzees really know what others can see in a competitive situation. *Animal Cognition*, *10*(4), 439-448.
- Bräuer, J., Kaminski, J., Riedel, J., Call, J., & Tomasello, M. (2006). Making inferences about the location of hidden food: social dog, causal ape. *Journal of Comparative Psychology*, *120*(1), 38.
- Bray, J., Krupenye, C., & Hare, B. (2014). Ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) exploit information about what others can see but not what they can hear. *Animal Cognition*, *17*(3), 735-744.
- Brooks, R., & Meltzoff, A. N. (2002). The importance of eyes: How infants interpret adult looking behavior. *Developmental Psychology*, *38*, 958-966.
- Brooks, R., & Meltzoff, A. N. (2005). The development of gaze following and its relation to language. *Developmental Science*, *8*, 535-543.
- Brüne, M. (2005). Emotion recognition, "theory of mind," and social behavior in schizophrenia. *Psychiatry Research*, *133*(2), 135-147.

- Brüne, M., & Brüne-Cohrs, U. (2006). Theory of mind—evolution, ontogeny, brain mechanisms and psychopathology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30(4), 437-455.
- Bugnyar, T. (2011). Knower-guesser differentiation in ravens: others' viewpoints matter. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1705), 634-640.
- Bugnyar, T., Reber, S. A., & Buckner, C. (2016). Ravens attribute visual access to unseen competitors. *Nature Communications*, 7, 10506.
- Bugnyar, T., Stöwe, M., & Heinrich, B. (2004). Ravens, *Corvus corax*, follow gaze direction of humans around obstacles. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1546), 1331-1336.
- Bullinger, A. F., Melis, A. P., & Tomasello, M. (2011). Chimpanzees, *Pan troglodytes*, prefer individual over collaborative strategies towards goals. *Animal Behaviour*, 82(5), 1135-1141.
- Burger, J., & Gochfeld, M. (1993). Tourism and short-term behavioural responses of nesting masked, red-footed, and blue-footed, boobies in the Galapagos. *Environmental Conservation*, 20(3), 255-259.
- Burghardt, G. M., & Greene, H. W. (1988). Predator simulation and duration of death feigning in neonate hognose snakes. *Animal Behaviour*, 36(6), 1842-1844.
- Burkart, J. M., & Heschl, A. (2007). Understanding visual access in common marmosets, *Callithrix jacchus*: perspective taking or behaviour reading? *Animal Behaviour*, 73(3), 457-469.
- Burkart, J. M., Hrdy, S. B., & van Schaik, C. P. (2009). Cooperative breeding and human cognitive evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 18(5), 175-186.

REFERENCIAS

- Burkart, J., & Heschl, A. (2006). Geometrical gaze following in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Journal of Comparative Psychology*, 120(2), 120.
- Butler, S.C., Caron, A.J., & Brooks, R. (2000). Infant understanding of the referential nature of looking. *Journal of Cognition and Development*, 1, 359–377.
- Buttelmann, D., Buttelmann, F., Carpenter, M., Call, J., & Tomasello, M. (2017). Great apes distinguish true from false beliefs in an interactive helping task. *PLOS ONE*, 12(4), e0173793.
- Byrne, R. (1995). *The thinking ape: Evolutionary origins of intelligence*. Oxford: Oxford University Press.
- Byrnit, J. T. (2009). Gorillas' (*Gorilla gorilla*) use of experimenter-given manual and facial cues in an object-choice task. *Animal Cognition*, 12(2), 401-404.
- Call, J. (2005). La evolución de la inteligencia ecológica en los primates: el problema de encontrar y procesar alimento. In F. Guillén-Salazar (Ed.), *Existo, luego pienso. Los primates y la evolución de la inteligencia humana* (pp. 75-128). Madrid: Ateles Editores.
- Call, J., & Tomasello, M. (1994). Production and comprehension of referential pointing by orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 108(4), 307.
- Call, J., & Tomasello, M. (1998). Distinguishing intentional from accidental actions in orangutans (*Pongo pygmaeus*), chimpanzees (*Pan troglodytes*), and human children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 112, 192-206.
- Call, J., & Tomasello, M. (1999). A nonverbal false belief task: the performance of children and great apes. *Child Development*, 70, 381-395.
- Call, J., & Tomasello, M. (2003). Social cognition. In D. Maestriperry (Ed.), *Primate psychology* (pp.234-253). Cambridge: Harvard University Press.

- Call, J., & Tomasello, M. (2008). Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(5), 187-192.
- Call, J., Agnetta, B., & Tomasello, M. (2000). Cues that chimpanzees do and do not use to find hidden objects. *Animal Cognition*, 3(1), 23-34.
- Call, J., Hare, B., Carpenter, M., & Tomasello, M. (2004). "Unwilling" versus "unable": chimpanzees' understanding of human intentional action. *Developmental Science*, 7, 488-498.
- Canteloup, C., Bovet, D., & Meunier, H. (2015a). Do Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) tailor their gestural and visual signals to fit the attentional states of a human partner? *Animal Cognition*, 18(2), 451-461.
- Canteloup, C., Bovet, D., & Meunier, H. (2015b). Intentional gestural communication and discrimination of human attentional states in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Animal Cognition*, 18(4), 875-883.
- Canteloup, C., Piraux, E., Poulin, N., & Meunier, H. (2016). Do Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) perceive what conspecifics do and do not see? *PeerJ*, 4, e1693.
- Carlo, G., Knight, G. P., McGinley, M., Goodvin, R., & Roesch, S. C. (2010). The developmental relations between perspective taking and prosocial behaviors: A meta-analytic examination of the task-specificity hypothesis. In B. W. Sokol, U. Müller, J. I. M. Carpendale, A. R. Young, & G. Iarocci (Eds.), *Self and social regulation: Social interaction and the development of social understanding and executive functions* (pp. 234-269). New York, USA: Oxford University Press.
- Carlson, S. M., Moses, L. J., & Breton, C. (2002). How specific is the relation between executive function and theory of mind? Contributions of inhibitory control and working memory. *Infant and Child Development*, 11(2), 73-92.

REFERENCIAS

- Caron, A.J., Kiel, E.J., Dayton, M., & Butler, S.C. (2002). Comprehension of the referential intent of looking and pointing between 12 and 15 months. *Journal of Cognition and Development, 3*, 445–464.
- Carpendale, J. I., & Lewis, C. (2004). Constructing an understanding of mind: The development of children's social understanding within social interaction. *Behavioral and Brain Sciences, 27*(1), 79-96.
- Carpenter, J. M., Green, M. C., & Vacharkulksemsuk, T. (2016). Beyond perspective-taking: Mind-reading motivation. *Motivation and Emotion, 40*(3), 358-374.
- Carpenter, M., Akhtar, N., & Tomasello, M. (1998). Fourteen-through 18-month-old infants differentially imitate intentional and accidental actions. *Infant Behavior and Development, 21*(2), 315-330.
- Carter, J., Lyons, N. J., Cole, H. L., & Goldsmith, A. R. (2008). Subtle cues of predation risk: starlings respond to a predator's direction of eye-gaze. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 275*(1644), 1709-1715.
- Cassidy, K. W., Fineberg, D. S., Brown, K., & Perkins, A. (2005). Theory of mind may be contagious, but you don't catch it from your twin. *Child Development, 76*(1), 97-106.
- Catala, A., Mang, B., Wallis, L., & Huber, L. (2017). Dogs demonstrate perspective taking based on geometrical gaze following in a Guesser–Knower task. *Animal Cognition, 20*(4), 581-589.
- Chance, M.R.A. (1967). Attention structure as the basis of primate rank orders. *Man, 2*, 503–518.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. (1990). Attending to behaviour versus attending to knowledge: examining monkeys' attribution of mental states. *Animal Behaviour, 40*, 742-753.

- Cheney, D.L., & Wrangham, R.W. (1987). *Predation*. In: B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham, & T.T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 227–239). Chicago: University of Chicago Press.
- Chichinadze, K., Chichinadze, N., Gachechiladze, L., Lazarashvili, A., & Nikolaishvili, M. (2014). Physical predictors, behavioural/emotional attributes and neurochemical determinants of dominant behaviour. *Biological Reviews*, 89(4), 1005–1020.
- Clark, H., Elsherif, M. M., & Leavens, D. A. (2019). Ontogeny vs. phylogeny in primate/canid comparisons: a meta-analysis of the object choice task. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 105, 178-189.
- Clayton, N. S. (2015). Ways of thinking: from crows to children and back again. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 68(2), 209-241.
- Clayton, N. S., Dally, J. M., & Emery, N. J. (2007). Social cognition by food-caching corvids. The western scrub-jay as a natural psychologist. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 507-522.
- Clucas, B., Marzluff, J. M., Mackovjak, D., & Palmquist, I. (2013). Do American Crows Pay Attention to Human Gaze and Facial Expressions? *Ethology*, 119(4), 296-302.
- Colmenares, F. (2005). De laberintos sociales y de cómo salir de ellos: inteligencia social. In F. Guillén-Salazar (Ed.), *Existo, luego pienso. Los primates y la evolución de la inteligencia humana* (pp. 75-128). Madrid: Ateles Editores.
- Cowell, J. M., Samek, A., List, J., & Decety, J. (2015). The curious relation between theory of mind and sharing in preschool age children. *PLOS ONE*, 10(2), e0117947.
- Cowlshaw, G. & Dunbar, R. (2000). *Primate conservation biology*. Chicago: The University of Chicago Press.

REFERENCIAS

- Crockford, C., Wittig, R. M., Mundry, R., & Zuberbühler, K. (2012). Wild chimpanzees inform ignorant group members of danger. *Current Biology*, 22(2), 142-146.
- Csibra, G., & Volein, A. (2008). Infants can infer the presence of hidden objects from referential gaze information. *British Journal of Developmental Psychology*, 26, 1-11.
- Damerius, L. A., Forss, S. I., Kosonen, Z. K., Willems, E. P., Burkart, J. M., Call, J., Galdikas, B. M. F., Liebal, K., Haun, D. B. M., & van Schaik, C. P. (2017). Orientation toward humans predicts cognitive performance in orang-utans. *Scientific Reports*, 7, 40052.
- Davidson, G. L., Butler, S., Fernández-Juricic, E., Thornton, A., & Clayton, N. S. (2014). Gaze sensitivity: function and mechanisms from sensory and cognitive perspectives. *Animal Behaviour*, 87, 3-15.
- de Waal, F. B. (2016). Apes know what others believe. *Science*, 354(6308), 39-40.
- DeAngelo, G., & McCannon, B. C. (2017). Theory of Mind predicts cooperative behavior. *Economics Letters*, 155, 1-4.
- Dennett, D. (1987). *The Intentional Stance*. Cambridge, Mass: MIT Press/Bradford Books.
- D'Entremont, B., Hains, S. M. J., & Muir, D. W. (1997). A demonstration of gaze following in 3- to 6-month-olds. *Infant Behavior & Development*, 20(4), 569-572.
- Devine, R. T., & Hughes, C. (2014). Relations between false belief understanding and executive function in early childhood: A meta-analysis. *Child Development*, 85(5), 1777-1794.
- Doenya, C., Yavuz, H. M., & Selcuk, B. (2018). Not just a sum of its parts: How tasks of the theory of mind scale relate to executive function across time. *Journal of Experimental Child Psychology*, 166, 485-501.

- Drayton, L. A., & Santos, L. R. (2016). A decade of theory of mind research on Cayo Santiago: insights into rhesus macaque social cognition. *American Journal of Primatology, 78*(1), 106-116.
- Drayton, L. A., & Santos, L. R. (2017). Do rhesus macaques, *Macaca mulatta*, understand what others know when gaze following? *Animal Behaviour, 134*, 193-199.
- Drayton, L. A., & Santos, L. R. (2018). What do monkeys know about others' knowledge? *Cognition, 170*, 201-208.
- Dumontheil, I., Apperly, I. A., & Blakemore, S. J. (2010). Online usage of theory of mind continues to develop in late adolescence. *Developmental Science, 13*(2), 331-338.
- Dunbar, R. I. (1998). The social brain hypothesis. *Brain, 9*(10), 178-190.
- Dunn, J., Brown, J. R., & Maguire, M. (1995). The development of children's moral sensibility: Individual differences and emotion understanding. *Developmental Psychology, 31*(4), 649.
- Dunphy-Lelii, S., & Wellman, H.M. (2004). Infants' understanding of occlusion of others' line-of-sight: Implications for an emerging theory of mind. *European Journal of Developmental Psychology, 1*, 49-66.
- Emery, N. J. (2000). The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 24*(6), 581-604.
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2009). Comparative social cognition. *Annual Review of Psychology, 60*, 87-113.
- Essler, J. L., Schwartz, L. P., Rossettie, M. S., & Judge, P. G. (2017). Capuchin monkeys' use of human and conspecific cues to solve a hidden object-choice task. *Animal Cognition, 20*(5), 985-998.

- Fagnani, J., Bentosela, M., & Barrera, G. (2017). Detección del estado atencional humano en zorros en cautiverio: influencia de los niveles de sociabilidad. *Revista de Psicología*, 26(1), 1-12.
- Fehr, E., & Rockenbach, B. (2004). Human altruism: Economic, neural, and evolutionary perspectives. *Current Opinion in Neurology*, 14, 784-790.
- Ferrari, P. F., Coudé, G., Gallese, V., & Fogassi, L. (2008). Having access to others' mind through gaze: the role of ontogenetic and learning processes in gaze-following behavior of macaques. *Social Neuroscience*, 3(3-4), 239-249.
- Ferrari, P. F., Kohler, E., Fogassi, L., & Gallese, V. (2000). The ability to follow eye gaze and its emergence during development in macaque monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(25), 13997-14002.
- Flombaum, J. I., & Santos, L. R. (2005). Rhesus monkeys attribute perceptions to others. *Current Biology*, 15(5), 447-452.
- Fonagy, P., Redfern, S., & Charman, T. (1997). The relationship between belief-desire reasoning and a projective measure of attachment security (SAT). *British Journal of Developmental Psychology*, 15(1), 51-61.
- Frith, C., & Frith, U. (2005). Theory of mind. *Current Biology*, 15(17), R644-R645.
- Gácsi, M., Gyoöri, B., Virányi, Z., Kubinyi, E., Range, F., Belényi, B., & Miklósi, Á. (2009). Explaining dog wolf differences in utilizing human pointing gestures: selection for synergistic shifts in the development of some social skills. *PLoS ONE*, 4(8), e6584.
- Gallup Jr, G. G., Cummings, W. H., & Nash, R. F. (1972). The experimenter as an independent variable in studies of animal hypnosis in chickens (*Gallus gallus*). *Animal Behaviour*, 20(1), 166-169.
- Garfield, J. L., Peterson, C. C., & Perry, T. (2001). Social cognition, language acquisition and the development of the theory of mind. *Mind & Language*, 16(5), 494-541.

- Gittleman, J. L. & Decker, D. M. (1994). The phylogeny of behaviour. In P. J. B. Slater & T. R. Halliday (Eds.), *Behaviour and Evolution* (pp. 80-105). Cambridge: Cambridge University Press.
- Gómez, J. C. (1996). Ostensive behavior in great apes: The role of eye contact. In A.E. Russon, K.A. Bard & S.T. Parker (Eds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes* (pp. 131-151). Cambridge: Cambridge University Press.
- Gómez, J. C. (2005). Requesting gestures in captive monkeys and apes: Conditioned responses or referential behaviours? *Gesture*, 5(1), 91-105.
- Gómez, J. C. (2008). The evolution of pretence: From intentional availability to intentional non-existence. *Mind & Language*, 23(5), 586-606.
- Gómez, J. C., & Núñez, M. (1998). La mente social y la mente física: desarrollo y dominios de conocimiento. *Infancia y Aprendizaje*, 21(84), 5-32.
- Gómez, J. C., Kersken, V., Ball, D., & Seed, A. (2017). Knowing without knowing: implicit cognition and the minds of infants and animals/Saber sin saber: la cognición implícita y las mentes de niños pequeños y animales. *Estudios de Psicología*, 38(1), 37-62.
- Gomila, A. (2010). Evolutionary psychology and the proper relationship between ontogeny and phylogeny. In L. A. Pérez Miranda & A. Izagirre Madariaga (Eds.), *Advances in Cognitive Science: Learning, Evolution and Social Action* (pp. 233 – 252). Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco.
- Goossens, B. M., van den Berg, L. M., Reader, S. M., & Sterck, E. H. (2012). An analysis of gaze following to a hidden location in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Behaviour*, 149(13-14), 1319-1337.
- Gopnik, A., & Slaughter, V. (1991). Young children's understanding of changes in their mental states. *Child Development*, 62(1), 98-110.

- Green, S. (1975). Variation of vocal pattern with social situation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*): A field study. In L. A. Rosenblum (Ed.), *Primate Behavior*, (pp. 1-102). New York: Academic Press.
- Greenfield, P. M., Keller, H., Fuligni, A., & Maynard, A. (2003). Cultural pathways through universal development. *Annual Review of Psychology*, 54(1), 461-490.
- Hall, K., Oram, M. W., Campbell, M. W., Eppley, T. M., Byrne, R. W., & De Waal, F. B. (2014). Using cross correlations to investigate how chimpanzees (*Pan troglodytes*) use conspecific gaze cues to extract and exploit information in a foraging competition. *American Journal of Primatology*, 76(10), 932-941.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 17-52.
- Hampton, R. R. (1994). Sensitivity to information specifying the line of gaze of humans in sparrows (*Passer domesticus*). *Behaviour*, 130(1), 41-51.
- Happé, F., Cook, J. L., & Bird, G. (2017). The structure of social cognition: In(ter)dependence of sociocognitive processes. *Annual Review of Psychology*, 68, 243-267.
- Hare, B. (2001). Can competitive paradigms increase the validity of experiments on primate social cognition? *Animal Cognition*, 4(3), 269-280.
- Hare, B., & Tomasello, M. (2004). Chimpanzees are more skillful in competitive than in cooperative cognitive tasks. *Animal Behaviour*, 68(3), 571-581.
- Hare, B., Addessi, E., Call, J., Tomasello, M., & Visalberghi, E. (2003). Do capuchin monkeys, *Cebus apella*, know what conspecifics do and do not see? *Animal Behaviour*, 65(1), 131-142.
- Hare, B., Brown, M., Williamson, C., & Tomasello, M. (2002). The domestication of social cognition in dogs. *Science*, 298(5598), 1634-1636.

- Hare, B., Call, J., & Tomasello, M. (2001). Do chimpanzees know what conspecifics know? *Animal Behaviour*, 61(1), 139-151.
- Hare, B., Call, J., Agnetta, B., & Tomasello, M. (2000). Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour*, 59(4), 771-785.
- Hare, B., Rosati, A., Kaminski, J., Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2010). The domestication hypothesis for dogs' skills with human communication: a response to Udell *et al.* (2008) and Wynne *et al.* (2008). *Animal Behaviour*, 79, e1–e6.
- Haslam, M. (2013). "Captivity bias" in animal tool use and its implications for the evolution of hominin technology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368(1630), 20120421.
- Hasni, A. A., Adamson, L. B., Williamson, R. A., & Robins, D. L. (2017). Adding sound to theory of mind: Comparing children's development of mental-state understanding in the auditory and visual realms. *Journal of Experimental Child Psychology*, 164, 239-249.
- Hattori, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2007). I know you are not looking at me: capuchin monkeys' (*Cebus apella*) sensitivity to human attentional states. *Animal Cognition*, 10(2), 141.
- Hattori, Y., Kuroshima, H., & Fujita, K. (2010). Tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) show understanding of human attentional states when requesting food held by a human. *Animal Cognition*, 13(1), 87.
- Hauge, K. E. (2016). Generosity and guilt: The role of beliefs and moral standards of others. *Journal of Economic Psychology*, 54, 35-43.
- Helbling, J., Barrera, G., & Bentosela, M. (2014) ¿Pueden los perros domésticos (*Canis familiaris*) reconocer expresiones emocionales humanas? Una revisión crítica de las evidencias. *Revista de Etología*, 13 (1), 47-59.

REFERENCIAS

- Hennig, C. W. (1977). Effects of simulated predation on tonic immobility in *Anolis carolinensis*: The role of eye contact. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 9(4), 239-242.
- Hernádi, A., Kis, A., Turcsán, B., & Topál, J. (2012). Man's underground best friend: domestic ferrets, unlike the wild forms, show evidence of dog-like social-cognitive skills. *PLoS ONE*, 7(8), e43267.
- Herrmann, E., Melis, A. P., & Tomasello, M. (2006). Apes' use of iconic cues in the object-choice task. *Animal Cognition*, 9: 118-130.
- Heyes, C. (2012). Simple minds: a qualified defence of associative learning. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 367(1603), 2695-2703.
- Heyes, C. (2015). Animal mindreading: what's the problem? *Psychonomic Bulletin & Review*, 22(2), 313-327.
- Heyes, C. (2017). Apes submentalise. *Trends in cognitive sciences*, 21(1), 1-2.
- Heyes, C. M. (1998). Theory of mind in nonhuman primates. *Behavioral and Brain Sciences*, 21(1), 101-114.
- Hiraiwa-Hasegawa, M. (1990). Maternal investment before weaning. In T. Nishida (Ed.), *The Chimpanzees of Mahale Mountains: Sexual and Life History Strategies* (pp. 257-266). Tokyo: University of Tokyo Press.
- Hirata, S. (2009). Chimpanzee social intelligence: selfishness, altruism, and the mother-infant bond. *Primates*, 50(1), 3-11.
- Hirata, S., & Celli, M. L. (2003). Role of mothers in the acquisition of tool-use behaviours by captive infant chimpanzees. *Animal Cognition*, 6(4), 235-244.
- Hirata, S., Fuwa, K., Sugama, K., Kusunoki, K., & Takeshita, H. (2011). Mechanism of birth in chimpanzees: humans are not unique among primates. *Biology Letters*, rsbl20110214.

- Hogrefe, G. J., Wimmer, H., & Perner, J. (1986). Ignorance versus false belief: A developmental lag in attribution of epistemic states. *Child Development*, 57(3), 567-582.
- Hostetter, A. B., Russell, J. L., Freeman, H., & Hopkins, W. D. (2007). Now you see me, now you don't: evidence that chimpanzees understand the role of the eyes in attention. *Animal Cognition*, 10(1), 55.
- Hothorn, T., & Hornik, K. (2017). exactRankTests: Exact Distributions for Rank and Permutation Tests. *R package version 0.8-29*. <https://CRAN.R-project.org/package=exactRankTests>.
- Hrdy, S. B. (1999). *Mother nature: A history of mothers, infants, and natural selection*. New York: Pantheon.
- Hrdy, S. B. (2009). *Mothers and others: The evolutionary origins of mutual understanding*. Cambridge: Harvard University Press.
- Huber, L. (2016). How dogs perceive and understand us. *Current Directions in Psychological Science*, 25(5), 339-344.
- Hughes, C., Lecce, S., & Wilson, C. (2007). "Do you know what I want?" Preschoolers' talk about desires, thoughts and feelings in their conversations with sibs and friends. *Cognition and Emotion*, 21(2), 330-350.
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. In P. P. G. Bateson & R. A. Hinde (Eds.), *Growing points in ethology* (pp. 303-317). Oxford, England: Cambridge U Press.
- Imuta, K., Henry, J. D., Slaughter, V., Selcuk, B., & Ruffman, T. (2016). Theory of mind and prosocial behavior in childhood: A meta-analytic review. *Developmental Psychology*, 52(8), 1192.

REFERENCIAS

- Isbell, L. A. (1994). Predation on primates: ecological patterns and evolutionary consequences. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 3(2), 61-71.
- Isbell, L. A., & Bidner, L. R. (2016). Vervet monkey (*Chlorocebus pygerythrus*) alarm calls to leopards (*Panthera pardus*) function as a predator deterrent. *Behaviour*, 153(5), 591-606.
- Itakura, S. (2004). Gaze-following and joint visual attention in nonhuman animals. *Japanese Psychological Research*, 46(3), 216-226.
- Itakura, S., & Anderson, J. R. (1996). Learning to use experimenter-given cues during an object-choice task by a capuchin monkey. *Cahiers de Psychologie Cognitive/Current Psychology of Cognition*, 15(1), 103-112.
- Itakura, S., Agnetta, B., Hare, B., & Tomasello, M. (1999). Chimpanzee use of human and conspecific social cues to locate hidden food. *Developmental Science*, 2(4), 448-456.
- Itani, J. (1963). Vocal communication of the wild Japanese monkey. *Primates*, 4, 11-66.
- Jin, X., Li, P., He, J., & Shen, M. (2017). Cooperation, but not competition, improves 4-year-old children's reasoning about others' diverse desires. *Journal of Experimental Child Psychology*, 157, 81-94.
- Johnson, C. M., & Karin-D'Arcy, M. R. (2006). Social attention in nonhuman primates: a behavioral review. *Aquatic Mammals*, 32(4), 423.
- Johnson, S. C., Ok, S. J., & Luo, Y. (2007). The attribution of attention: 9-month-olds' interpretation of gaze as goal-directed action. *Developmental Science*, 10(5), 530-537.
- Kaminski, J. (2017) Mind reading in animals? In J. Call, G. Burghardt, I. Pepperberg, C. Snowdon, & T. Zentall (Eds.), *APA Handbook of Comparative Psychology: Perception, Learning and Cognition* (pp. 723-744). Washington, USA: American Psychological Association.

- Kaminski, J., Bräuer, J., Call, J., & Tomasello, M. (2009). Domestic dogs are sensitive to a human's perspective. *Behaviour*, 146(7), 979-998.
- Kaminski, J., Call, J., & Tomasello, M. (2008). Chimpanzees know what others know, but not what they believe. *Cognition*, 109(2), 224-234.
- Kaminski, J., Pitsch, A., & Tomasello, M. (2013). Dogs steal in the dark. *Animal Cognition*, 16(3), 385-394.
- Karg, K., Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2015a). Chimpanzees strategically manipulate what others can see. *Animal Cognition*, 18(5), 1069-1076.
- Karg, K., Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2015b). The goggles experiment: can chimpanzees use self-experience to infer what a competitor can see? *Animal Behaviour*, 105, 211-221.
- Keefner, A. (2016). Corvids infer the mental states of conspecifics. *Biology & Philosophy*, 31(2), 267-281.
- Kirchhofer, K. C., Zimmermann, F., Kaminski, J., & Tomasello, M. (2012). Dogs (*Canis familiaris*), but not chimpanzees (*Pan troglodytes*), understand imperative pointing. *PloS ONE*, 7(2), e30913.
- Kline, M. A. (2015). How to learn about teaching: An evolutionary framework for the study of teaching behavior in humans and other animals. *Behavioral and Brain Sciences*, 38, 1-70.
- Kogut, T. (2012). Knowing what I should, doing what I want: From selfishness to inequity aversion in young children's sharing behavior. *Journal of Economic Psychology*, 33(1), 226-236.
- Kolak, D., Hirstein, W., Mandik, P., & Waskan, J. (2006). *Cognitive science: An introduction to mind and brain*. London: Routledge.

REFERENCIAS

- Krach, S., Paulus, F. M., Bodden, M., & Kircher, T. (2010). The rewarding nature of social interactions. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 4(22) 1-3.
- Krachun, C., Carpenter, M., Call, J., & Tomasello, M. (2009). A competitive nonverbal false belief task for children and apes. *Developmental Science*, 12, 521-535.
- Krachun, C., Carpenter, M., Call, J., & Tomasello, M. (2010). A new change-of-contents false belief test: children and chimpanzees compared. *International Journal of Comparative Psychology*, 23, 145-165.
- Krause, M. A., Udell, M. A., Leavens, D. A., & Skopos, L. (2018). Animal pointing: Changing trends and findings from 30 years of research. *Journal of Comparative Psychology*, 132(3), 326.
- Kristen, S., Thoermer, C., Hofer, T., Aschersleben, G., & Sodian, B. (2006). Skalierung von "Theory of Mind"-Aufgaben. *Zeitschrift für Entwicklungspsychologie und Pädagogische Psychologie*, 38(4), 186-195.
- Krupenye, C., Kano, F., Hirata, S., Call, J., & Tomasello, M. (2016). Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs. *Science*, 354(6308), 110-114.
- Kuroshima, H., Fujita, K., Adachi, I., Iwata, K., & Fuyuki, A. (2003). A capuchin monkey (*Cebus apella*) recognizes when people do and do not know the location of food. *Animal Cognition*, 6(4), 283-291.
- Kuroshima, H., Fujita, K., Fuyuki, A., & Masuda, T. (2002). Understanding of the relationship between seeing and knowing by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 5(1), 41-48.
- Laidre, M. E. (2008). Do captive mandrills invent new gestures? *Animal Cognition*, 11(2), 179.

- Legerstee, M. (1992). A review of the animate – inanimate distinction in infancy: Implications for models of social and cognitive knowing. *Early Development and Parenting, 1*, 59 – 67.
- Leipold, K., Vetter, N. C., Dittrich, M., Lehmann-Waffenschmidt, M., & Kliegel, M. (2013). Individual and developmental differences in the relationship between preferences and theory of mind. *Journal of Neuroscience, Psychology, and Economics, 6*(4), 236.
- Leutenegger, W., & Kelly, J. T. (1977). Relationship of sexual dimorphism in canine size and body size to social, behavioral, and ecological correlates in anthropoid primates. *Primates, 18*(1), 117-136.
- Lewis, C., Freeman, N. H., Kyriakidou, C., Maridaki-Kassotaki, K., & Berridge, D. M. (1996). Social influences on false belief access: Specific sibling influences or general apprenticeship? *Child Development, 67*(6), 2930-2947.
- Liebal, K., Call, J., Tomasello, M., & Pika, S. (2004). To move or not to move: how apes adjust to the attentional state of others. *Interaction Studies, 5*(2), 199-219.
- Lin, S., Keysar, B., & Epley, N. (2010). Reflexively mindblind: Using theory of mind to interpret behavior requires effortful attention. *Journal of Experimental Social Psychology, 46*(3), 551-556.
- Lonsdorf, E. V. (2006). What is the role of mothers in the acquisition of termite-fishing behaviors in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*)? *Animal Cognition, 9*(1), 36-46.
- Luo, Y., & Johnson, S. C. (2009). Recognizing the role of perception in action at 6 months. *Developmental Science, 12*(1), 142-149.
- Lurz, R. W. (2011). *Mindreading animals: the debate over what animals know about other minds*. Cambridge: MIT press.

REFERENCIAS

- Lyn, H., Russell, J. L., & Hopkins, W. D. (2010). The impact of environment on the comprehension of declarative communication in apes. *Psychological Science*, 21(3), 360-365.
- Lyons, D. E., & Santos, L. R. (2006). Ecology, domain specificity, and the origins of theory of mind: is competition the catalyst? *Philosophy Compass*, 1(5), 481-492.
- MacLean, E. L., & Hare, B. (2012). Bonobos and chimpanzees infer the target of another's attention. *Animal Behaviour*, 83(2), 345-353.
- MacLean, E. L., Sandel, A. A., Bray, J., Oldenkamp, R. E., Reddy, R. B., & Hare, B. A. (2013). Group size predicts social but not nonsocial cognition in lemurs. *PLOS ONE*, 8(6), e66359.
- Maestripieri, D. (2002). Parent-offspring conflict in primates. *International Journal of Primatology*, 23, 923-951.
- Maestripieri, D. (2005). Gestural communication in three species of macaques (*Macaca mulatta*, *M. nemestrina*, *M. arctoides*): use of signals in relation to dominance and social context. *Gesture*, 5(1), 57-73.
- Maestripieri, D., Schino, G., Aureli, F., & Troisi, A. (1992). A modest proposal: displacement activities as an indicator of emotions in primates. *Animal Behaviour*, 44(5), 967-979.
- Maginnity, M. E., & Grace, R. C. (2014). Visual perspective taking by dogs (*Canis familiaris*) in a Guesser-Knower task: evidence for a canine theory of mind? *Animal Cognition*, 17(6), 1375-1392.
- Mameli, M. (2001). Mindreading, mindshaping, and evolution. *Biology and Philosophy*, 16(5), 597-628.

- Mandalaywala, T. M., Parker, K. J., & Maestriperi, D. (2014). Early experience affects the strength of vigilance for threat in rhesus monkey infants. *Psychological Science, 25*(10), 1893-1902.
- Martcorena, D. C., Ruiz, A. M., Mukerji, C., Goddu, A., & Santos, L. R. (2011). Monkeys represent others' knowledge but not their beliefs. *Developmental Science, 14*(6), 1406-1416.
- Martin, A., & Santos, L. R. (2014). The origins of belief representation: Monkeys fail to automatically represent others' beliefs. *Cognition, 130*(3), 300-308.
- McAuliffe, K., Blake, P. R., & Warneken, F. (2014). Children reject inequity out of spite. *Biology letters, 10*(12), 20140743.
- McClung, J. S., & Reicher, S. D. (2018). Representing other minds: Mental state reference is moderated by group membership. *Journal of Experimental Social Psychology, 76*, 385-392.
- McLoughlin, N., & Over, H. (2017). Young children are more likely to spontaneously attribute mental states to members of their own group. *Psychological Science, 28*(10), 1503-1509.
- Meins, E., Fernyhough, C., & Harris-Waller, J. (2014). Is mind-mindedness trait-like or a quality of close relationships? Evidence from descriptions of significant others, famous people, and works of art. *Cognition, 130*(3), 417-427.
- Melis, A. P. & Tomasello, M. (2019). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) coordinate by communicating in a collaborative problem-solving task. *Proceedings of the Royal Society B, 286*(1901), 20190408.
- Melis, A. P. (2018). The evolutionary roots of prosociality: the case of instrumental helping. *Current Opinion in Psychology, 20*, 82-86.

REFERENCIAS

- Melis, A. P., Call, J., & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) conceal visual and auditory information from others. *Journal of Comparative Psychology*, 120(2), 154.
- Melis, A.P. & Tomasello, M. (2013). Chimpanzees' strategic helping in a collaborative task. *Biology Letters*, 9(2), 1744-957X.
- Melis, A.P., Warneken, F. (2016). The psychology of cooperation: Insights from chimpanzees and children. *Evolutionary Anthropology*, 25, 297-305.
- Melis, A.P., Warneken, F., Jensen, K., Schneider, A., Call, J. & Tomasello, M. (2011) Chimpanzees help conspecifics to obtain food and non-food items. *Proceedings of the Royal Society B*, 278, 1405-1413.
- Meltzoff, A. N. & Moore, M. K. (1997). Explaining facial imitation: A theoretical model. *Early Development and Parenting*, 6, 179-192.
- Meltzoff, A. N. (1995). Understanding the intentions of others: re-enactment of intended acts by 18-month-old children. *Developmental Psychology*, 31(5), 838.
- Meltzoff, A. N., & Brooks, R. (2008). Self-experience as a mechanism for learning about others: a training study in social cognition. *Developmental Psychology*, 44(5), 1257.
- Meltzoff, A. N., & Decety, J. (2003). What imitation tells us about social cognition: a rapprochement between developmental psychology and cognitive neuroscience. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 358(1431), 491-500.
- Menzel Jr., E.W., 1974. A group of young chimpanzees in a one-acre field. In A. Schrier & F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of Non-human Primates: Modern Research Trends* (pp. 83-153). New York: Academic Press.
- Met, A., Miklósi, Á., & Lakatos, G. (2014). Gaze-following behind barriers in domestic dogs. *Animal Cognition*, 17(6), 1401-1405.

- Meunier, H. (2017). Do monkeys have a theory of mind? How to answer the question? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 82, 110-123.
- Miklósi, Á., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z., & Csányi, V. (2003). A simple reason for a big difference: wolves do not look back at humans, but dogs do. *Current Biology*, 13(9), 763-766.
- Mikula, P., Šaffa, G., Nelson, E., & Tryjanowski, P. (2018). Risk perception of vervet monkeys *Chlorocebus pygerythrus* to humans in urban and rural environments. *Behavioural Processes*, 147, 21-27.
- Miller, S. A. (2009). Children's understanding of second-order mental states. *Psychological Bulletin*, 135(5), 749-773.
- Milligan, K., Astington, J. W., & Dack, L. A. (2007). Language and theory of mind: meta-analysis of the relation between language ability and false-belief understanding. *Child Development*, 78(2), 622-646.
- Mitani, J. C., Call, J., Kappeler, P. M., Palombit, R. A., & Silk, J. B. (Eds.). (2012). *The evolution of primate societies*. Chicago: University of Chicago Press.
- Moll, H., & Tomasello, M. (2004). 12-and18-month-old infants follow gaze to spaces behind barriers. *Developmental Science*, 7, 1-9.
- Moll, H., & Tomasello, M. (2007). Cooperation and human cognition: The Vygotskian intelligence hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362, 639-648.
- Moll, H., Carpenter, M., & Tomasello, M. (2007). Fourteen-month-olds know what others experience only in joint engagement. *Developmental Science*, 10(6), 826-835.
- Moll, H., Richter, N., Carpenter, M., & Tomasello, M. (2008). Fourteen-month-olds know what "we" have shared in a special way. *Infancy*, 13(1), 90-101.

- Moore, C., & Corkum, V. (1994). Social understanding at the end of the first year of life. *Developmental Review, 14*(4), 349-372.
- Morton, J., Frith, U., & Leslie, A. (1991). The cognitive basis of a biological disorder: autism. *Trends in Neurosciences, 14*, 434-438.
- Mulcahy, N. J., & Call, J. (2009). The performance of bonobos (*Pan paniscus*), chimpanzees (*Pan troglodytes*), and orangutans (*Pongo pygmaeus*) in two versions of an object-choice task. *Journal of Comparative Psychology, 123*(3), 304.
- Mulcahy, N. J., & Hedge, V. (2012). Are great apes tested with an object-choice task? *Animal Behaviour, 83*(2), 313-321.
- Murphy, D., Lea, S. E., & Zuberbühler, K. (2013). Male blue monkey alarm calls encode predator type and distance. *Animal Behaviour, 85*(1), 119-125.
- Nakagawa, N., Nakamichi, M., & Sugiura, H. (Eds.). (2010). *The Japanese macaques*. Japan: Springer Science & Business Media.
- Neiwirth, J. J., Burman, M. A., Basile, B. M., & Lickteig, M. T. (2002). Use of experimenter-given cues in visual co-orienting and in an object-choice task by a new world monkey species, cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Journal of Comparative Psychology, 116*(1), 3.
- Neumann, C., Duboscq, J., Dubuc, C., Ginting, A., Irwan, A. M., Agil, M., Widdig, A., & Engelhardt, A. (2011). Assessing dominance hierarchies: validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating. *Animal Behaviour, 82*(4), 911-921.
- O'Connell, S., & Dunbar, R. I. M. (2003). A test for comprehension of false belief in chimpanzees. *Evolution and Cognition, 9*(2), 131-140.
- Okamoto-Barth, S., Call, J., & Tomasello, M. (2007). Great apes' understanding of other individuals' line of sight. *Psychological Science, 18* (5), 462-468.

- Okamoto-Barth, S., Tomonaga, M., Tanaka, M., & Matsuzawa, T. (2008). Development of using experimenter-given cues in infant chimpanzees: longitudinal changes in behavior and cognitive development. *Developmental Science, 11*(1), 98-108.
- Olineck, K. M., & Poulin-Dubois, D. (2005). Infants' ability to distinguish between intentional and accidental actions and its relation to internal state language. *Infancy, 8*(1), 91-100.
- Olson, D. R., & Bruner, J. S. (1996). Folk psychology and folk pedagogy. In D. R. Olson & N. Torrance (Eds.), *The handbook of education and human development: New models of learning, teaching and schooling* (pp. 9-27). Malden: Blackwell Publishing.
- Onishi, K. H., & Baillargeon, R. (2005). Do 15-month-old infants understand false beliefs? *Science, 308*(5719), 255-258.
- Ontai, L. L., & Thompson, R. A. (2002). Patterns of attachment and maternal discourse effects on children's emotion understanding from 3 to 5 years of age. *Social Development, 11*(4), 433-450.
- Opfer, J. E., & Gelman, S. A. (2011). Development of the animate-inanimate distinction. *The Wiley-Blackwell handbook of childhood cognitive development, 2*, 213-238.
- Ostner, J., Heistermann, M., & Schülke, O. (2008). Dominance, aggression and physiological stress in wild male Assamese macaques (*Macaca assamensis*). *Hormones and Behavior, 54*(5), 613-619.
- Overduin-de Vries, A. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. M. (2014). Long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) understand what conspecifics can see in a competitive situation. *Animal Cognition, 17*(1), 77-84.

REFERENCIAS

- Paal, T., & Bereczkei, T. (2007). Adult theory of mind, cooperation, Machiavellianism: The effect of mindreading on social relations. *Personality and Individual Differences, 43*(3), 541-551.
- Penn, D. C., & Povinelli, D. J. (2007). On the lack of evidence that non-human animals possess anything remotely resembling a 'theory of mind'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 362*(1480), 731-744.
- Perner, J., & Wimmer, H. (1985). "John thinks that Mary thinks that . . ." Attribution of second-order beliefs by 5- to 10-year-old children. *Journal of Experimental Child Psychology, 39*, 437- 471.
- Peterson, C. C. (2000). Kindred spirits: Influences of siblings' perspectives on theory of mind. *Cognitive Development, 15*(4), 435-455.
- Peterson, C. C., & Wellman, H. M. (2009). From fancy to reason: Scaling deaf and hearing children's understanding of theory of mind and pretence. *British Journal of Developmental Psychology, 27*(2), 297-310.
- Peterson, C. C., Wellman, H. M., & Liu, D. (2005). Steps in theory-of-mind development for children with deafness or autism. *Child Development, 76*(2), 502-517.
- Phillips, W., Barnes, J. L., Mahajan, N., Yamaguchi, M., & Santos, L. R. (2009). "Unwilling" versus "unable": capuchin monkeys' (*Cebus apella*) understanding of human intentional action. *Developmental Science, 12*(6), 938-945.
- Piaget, J. I., & Inhelder, B. (1967). *The Child's Conception of Space*. New York: WW Norton.
- Poulin-Dubois, D., Brooker, I., & Chow, V. (2009). The developmental origins of naïve psychology in infancy. *Advances in child development and behavior, 37*, 55-104.
- Povinelli, D. J., & Vonk, J. (2003). Chimpanzee minds: suspiciously human? *Trends in cognitive sciences, 7*(4), 157-160.

- Povinelli, D. J., & Vonk, J. (2004). We don't need a microscope to explore the chimpanzee's mind. *Mind & Language*, 19(1), 1-28.
- Povinelli, D. J., Bering, J. M., & Giambrone, S. (2000). Toward a science of other minds: Escaping the argument by analogy. *Cognitive Science*, 24(3), 509-541.
- Povinelli, D. J., Bierschwale, D. T., & Cech, C. G. (1999). Comprehension of seeing as a referential act in young children, but not juvenile chimpanzees. *British Journal of Developmental Psychology*, 17(1), 37-60.
- Povinelli, D. J., Nelson, K. E., & Boysen, S. T. (1990). Inferences about guessing and knowing by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 104(3), 203.
- Povinelli, D. J., Prince, C. G., & Preuss, T. M. (2005). Parent-Offspring Conflict and the Development of Social Understanding. In P. Carruthers, S. Laurence & S. Stich (Eds.), *The innate mind: Structure and contents* (pp. 239-269). Oxford: Oxford University Press.
- Povinelli, D.J., Parks, K.A., & Novak, M.A. (1991). Do rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) attribute knowledge and ignorance to others? *Journal of Comparative Psychology*, 105, 318-325.
- Povinelli, D.J., Perilloux, H.K., Reaux, J.E., & Bierschwale, D.T. (1998). Young and juvenile chimpanzees' (*Pan troglodytes*) reactions to intentional versus accidental and inadvertent actions. *Behavioural Processes*, 42, 205-218.
- Povinelli, D.J., Rulf, A.B., & Bierschwale, D.T. (1994). Absence of knowledge attribution and self-recognition in young chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 108, 74-80.
- Premack, D. (1988). "Does the chimpanzee have a theory of mind?" revisited. In R. Byrne & A. Whiten (Eds.), *Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of*

REFERENCIAS

- intellect in monkeys, apes, and humans* (pp. 160-179). Oxford: Oxford University Press.
- Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and brain sciences*, 1(4), 515-526.
- Priewasser, B., Roessler, J., & Perner, J. (2013). Competition as rational action: Why young children cannot appreciate competitive games. *Journal of Experimental Child Psychology*, 116(2), 545-559.
- Rakison, D. H., & Poulin-Dubois, D. (2001). Developmental origin of the animate-inanimate distinction. *Psychological Bulletin*, 127(2), 209.
- Rilling, J. K., & Insel, T. R. (1999). The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution*, 37(2), 191-223.
- Rosati, A. G., Santos, L. R., & Hare, B. (2010). Primate social cognition: Thirty years after Premack and Woodruff. *Primate Neuroethology*, 1(9), 117-144.
- Sandel, A. A., MacLean, E. L., & Hare, B. (2011). Evidence from four lemur species that ringtailed lemur social cognition converges with that of haplorhine primates. *Animal Behaviour*, 81(5), 925-931.
- Savage-Rumbaugh, E. S., Rumbaugh, D. M., & Boysen, S. (1978). Sarah's problems of comprehension. *Behavioral and Brain Sciences*, 1(4), 555-557.
- Saxe, R. (2006). Uniquely human social cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 16, 235-9.
- Saylor, M. M., Baldwin, D. A., Baird, J. A., & LaBounty, J. (2007). Infants' on-line segmentation of dynamic human action. *Journal of Cognition and Development*, 8(1), 113-128.

- Scerif, G., Gómez, J. C., & Byrne, R. W. (2004). What do Diana monkeys know about the focus of attention of a conspecific? *Animal Behaviour*, 68(6), 1239-1247.
- Schel, A. M., Townsend, S. W., Machanda, Z., Zuberbühler, K., & Slocombe, K. E. (2013). Chimpanzee alarm call production meets key criteria for intentionality. *PLOS ONE*, 8(10), e76674.
- Schloegl, C., Kotrschal, K., & Bugnyar, T. (2008). Do common ravens (*Corvus corax*) rely on human or conspecific gaze cues to detect hidden food? *Animal Cognition*, 11(2), 231-241.
- Schlösser, T., Berger, S., & Fetchenhauer, D. (2018). Justice Sensitivity and Cooperation Dynamics in Repeated Public Good Games. *Social Justice Research*, 31(1), 1-22.
- Schmelz, M., & Call, J. (2016). The psychology of primate cooperation and competition: a call for realigning research agendas. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 371(1686), 20150067.
- Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2011). Chimpanzees know that others make inferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(7), 3077-3079.
- Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2013). Chimpanzees predict that a competitor's preference will match their own. *Biology Letters*, 9(1), 20120829.
- Schmitt, V., Pankau, B., & Fischer, J. (2012). Old world monkeys compare to apes in the primate cognition test battery. *PloS ONE*, 7(4), e32024.
- Schwier, C., Van Maanen, C., Carpenter, M., & Tomasello, M. (2006). Rational imitation in 12-month-old infants. *Infancy*, 10(3), 303-311.
- Scott, R. M., & Baillargeon, R. (2017). Early false-belief understanding. *Trends in Cognitive Sciences*, 21(4), 237-249.

REFERENCIAS

- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2013). Affiliation, empathy, and the origins of theory of mind. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(2), 10349-10356.
- Shahaeian, A., Peterson, C. C., Slaughter, V., & Wellman, H. M. (2011). Culture and the sequence of steps in theory of mind development. *Developmental Psychology*, *47*(5), 1239.
- Sharp, C., & Fonagy, P. (2008). The parent's capacity to treat the child as a psychological agent: Constructs, measures and implications for developmental psychopathology. *Social Development*, *17*(3), 737-754.
- Silk, J. B., & House, B. R. (2011). Evolutionary foundations of human prosocial sentiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(2), 10910-10917.
- Singh, M., D'Souza, L., & Singh, M. (1992). Hierarchy, kinship and social interaction among Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Journal of Biosciences*, *17*(1), 15-27.
- Slaughter, V., Dennis, M. J., & Pritchard, M. (2002). Theory of mind and peer acceptance in preschool children. *British journal of developmental psychology*, *20*(4), 545-564.
- Slomkowski, C., & Dunn, J. (1996). Young children's understanding of other people's beliefs and feelings and their connected communication with friends. *Developmental psychology*, *32*(3), 442.
- Smith, C. E., Blake, P. R., & Harris, P. L. (2013). I should but I won't: Why young children endorse norms of fair sharing but do not follow them. *PLOS ONE*, *8*(3), e59510.
- Southgate, V., Senju, A., & Csibra, G. (2007). Action anticipation through attribution of false belief by 2-year-olds. *Psychological Science*, *18*(7), 587-592.
- Stankowich, T., & Blumstein, D. T. (2005). Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *272*(1581), 2627-2634.

- Stankowich, T., & Coss, R. G. (2005). Effects of predator behavior and proximity on risk assessment by Columbian black-tailed deer. *Behavioral Ecology*, 17(2), 246-254.
- Steele, H., Steele, M., Croft, C., & Fonagy, P. (1999). Infant-mother attachment at one year predicts children's understanding of mixed emotions at six years. *Social Development*, 8(2), 161-178.
- Sutton, J., Smith, P. K., & Swettenham, J. (1999). Social cognition and bullying: Social inadequacy or skilled manipulation? *British Journal of Developmental Psychology*, 17(3), 435-450.
- Symons, D. K., & Clark, S. E. (2000). A longitudinal study of mother-child relationships and theory of mind in the preschool period. *Social Development*, 9(1), 3-23.
- Takagishi, H., Kameshima, S., Schug, J., Koizumi, M., & Yamagishi, T. (2010). Theory of mind enhances preference for fairness. *Journal of Experimental Child Psychology*, 105(1-2), 130-137.
- Taylor, M., & Carlson, S. M. (1997). The relation between individual differences in fantasy and theory of mind. *Child Development*, 68(3), 436-455.
- Teufel, C., Gutmann, A., Pirow, R., & Fischer, J. (2010). Facial expressions modulate the ontogenetic trajectory of gaze-following among monkeys. *Developmental Science*, 13(6), 913-922.
- Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaque species. In F. Aureli & F. B. M. de Waal (Eds.), *Natural conflict resolution* (pp. 106-128). Berkeley, CA: University of California Press.
- Tomasello, M. (2009). *Why we cooperate*. London: MIT press.
- Tomasello, M. (2014). The ultra-social animal. *European journal of social psychology*, 44(3), 187-194.

REFERENCIAS

- Tomasello, M., & Call, J. (1997). *Primate cognition*. New York: Oxford University Press.
- Tomasello, M., & Haberl, K. (2003). Understanding attention: 12- and 18-month-olds know what's new for other persons. *Developmental Psychology, 39*, 906–912.
- Tomasello, M., & Rakoczy, H. (2003). What makes human cognition unique? From individual to shared to collective intentionality. *Mind & Language, 18*(2), 121-147.
- Tomasello, M., Call, J., & Hare, B. (2003). Chimpanzees understand psychological states—the question is which ones and to what extent. *Trends in Cognitive Sciences, 7*(4), 153-156.
- Tomasello, M., Carpenter, M., & Liszkowski, U. (2007). A new look at infant pointing. *Child development, 78*(3), 705-722.
- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T., & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition. *Behavioral and Brain Sciences, 28*, 675–691.
- Tomasello, M., Hare, B., & Agnetta, B. (1999). Chimpanzees, *Pan troglodytes*, follow gaze direction geometrically. *Animal Behaviour, 58*(4), 769-777.
- Tomasello, M., Hare, B., & Fogleman, T. (2001). The ontogeny of gaze following in chimpanzees, *Pan troglodytes*, and rhesus macaques, *Macaca mulatta*. *Animal Behaviour, 61*(2), 335-343.
- Tomasello, M., Melis, A.P. Tennie, C., Wyman, E. & Herrmann, E. (2012). Two key steps in the evolution of human cooperation: the mutualism hypothesis. *Current Anthropology, 53*(6), 673-692.
- Tompkins, V., Benigno, J. P., Kiger Lee, B., & Wright, B. M. (2018). The relation between parents' mental state talk and children's social understanding: A meta-analysis. *Social Development, 27*(2), 223-246.

- Trivers, R. L. (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, 14, 249-264.
- Udell, M. A. R., Dorey, N. R., & Wynne, C. D. L. (2008). Wolves outperform dogs in following human social cues. *Animal Behaviour*, 76(6), 1767-1773.
- Udell, M. A. R., Dorey, N. R., & Wynne, C. D. L. (2010). What did domestication do to dogs? A new account of dogs' sensitivity to human actions. *Biological Reviews*, 85(2), 327-345.
- Udell, M. A. R., Dorey, N. R., & Wynne, C. D. L. (2011). Can your dog read your mind? Understanding the causes of canine perspective taking. *Learning & Behavior*, 39(4), 289-302.
- Udell, M. A. R., Spencer, J. M., Dorey, N. R., & Wynne, C. D. L. (2012). Human-socialized wolves follow diverse human gestures...And they may not be alone. *International Journal of Comparative Psychology*, 25, 97-117.
- Ueno, A., & Matsuzawa, T. (2004). Food transfer between chimpanzee mothers and their infants. *Primates*, 45(4), 231-239.
- van Hooff, J. A. R. A. M. (1967). The Facial Displays of the Catarrhine Monkeys and Apes. In D. Morris (Ed.), *Primate ethology* (pp. 7-68). New Brunswick, USA: Aldine Transaction.
- van Schaik, C. P., & Burkart, J. M. (2010). Mind the gap: Cooperative breeding and the evolution of our unique features. In P. M. Kappeler & J. B. Silk (Eds.) *Mind the Gap. Tracing the Origins of Human Universals* (pp. 477-496). Berlin: Springer Berlin Heidelberg.
- van Schaik, C. P., & Hörstermann, M. (1994). Predation risk and the number of adult males in a primate group: a comparative test. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35(4), 261-272.

- van Schaik, C. P., & van Noordwijk, M. A. (1989). The special role of male Cebus monkeys in predation avoidance and its effect on group composition. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(5), 265-276.
- Vick, S.-J., & Anderson, J. R. (2000). Learning and limits of use of eye gaze by capuchin monkeys (*Cebus apella*) in an object-choice task. *Journal of Comparative Psychology*, 114(2), 200-207.
- Virányi, Z., Gácsi, M., Kubinyi, E., Topál, J., Belényi, B., Ujfalussy, D., & Miklósi, Á. (2008). Comprehension of human pointing gestures in young human-reared wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition*, 11(3), 373.
- Virányi, Z., Topál, J., Miklósi, Á., & Csányi, V. (2006). A nonverbal test of knowledge attribution: a comparative study on dogs and children. *Animal Cognition*, 9(1), 13-26.
- Vonk, J., Brosnan, S. F., Silk, J. B., Henrich, J., Richardson, A. S., Lambeth, S. P., ... & Povinelli, D. J. (2008). Chimpanzees do not take advantage of very low cost opportunities to deliver food to unrelated group members. *Animal Behaviour*, 75(5), 1757-1770.
- Vygotsky, L. S. (1978). *Mind in society: The development of higher mental process*. Cambridge: Harvard University Press.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2006). Altruistic helping in human infants and young chimpanzees. *Science*, 311(5765), 1301-1303.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2007). Helping and cooperation at 14 months of age. *Infancy*, 11(3), 271-294.
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2009). Varieties of altruism in children and chimpanzees. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(9), 397-402.

- Warneken, F., Gräfenhain, M., & Tomasello, M. (2012). Collaborative partner or social tool? New evidence for young children's understanding of joint intentions in collaborative activities. *Developmental Science*, 15(1), 54-61.
- Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. (2007). Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS Biology*, 5(7), e184.
- Warnes G. R., Bolker, B., & Lumley, T. (2018). gtools: Various R Programming Tools. *R package version 3.8.1*. <https://CRAN.R-project.org/package=gtools>.
- Watson, A. C., Nixon, C. L., Wilson, A., & Capage, L. (1999). Social interaction skills and theory of mind in young children. *Developmental Psychology*, 35(2), 386.
- Wellman, H. (1990). *Children's theories of mind*. Bradford: MIT Press.
- Wellman, H. M. (2014). *Making minds: How theory of mind develops*. Oxford: Oxford University Press.
- Wellman, H. M., & Liu, D. (2004). Scaling of theory-of-mind tasks. *Child Development*, 75(2), 523-541.
- Wellman, H. M., Cross, D., & Watson, J. (2001). Meta-analysis of theory-of-mind development: the truth about false belief. *Child Development*, 72(3), 655-684.
- Wellman, H. M., Fang, F., Liu, D., Zhu, L., & Liu, G. (2006). Scaling of theory-of-mind understandings in Chinese children. *Psychological Science*, 17(12), 1075-1081.
- Werhahn, G., Virányi, Z., Barrera, G., Sommese, A., & Range, F. (2016). Wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*) differ in following human gaze into distant space but respond similar to their packmates' gaze. *Journal of Comparative Psychology*, 130(3), 288.
- Westra, E., & Carruthers, P. (2017). Pragmatic development explains the Theory-of-Mind Scale. *Cognition*, 158, 165-176.

- Whiten, A. (1991). *Natural theories of mind*. Oxford: Basil Blackwell.
- Whiten, A. (2013). Humans are not alone in computing how others see the world. *Animal Behaviour*, 86(2), 213-221.
- Whiten, A., & Byrne, R. W. (1988a). The Machiavellian intelligence hypotheses: Editorial. In R. W. Byrne & A. Whiten (Eds.), *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans* (pp. 1-9). New York, USA: Clarendon Press/Oxford University Press.
- Whiten, A., & Byrne, R. W. (1988b). Tactical deception in primates. *Behavioral and Brain Sciences*, 11(2), 233-244.
- Wimmer, H., & Perner, J. (1983). Beliefs about beliefs: Representation and constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition*, 13(1), 103-128.
- Wolff, P. H. (1963). Observations on the early development of smiling. In B. M. Foss (Ed.), *Determinants of Infant Behavior II* (pp. 113-138). London: Methuen & Co. Ltd.
- Wood, J. N., Glynn, D. D., Phillips, B. C., & Hauser, M. D. (2007). The perception of rational, goal-directed action in nonhuman primates. *Science*, 317(5843), 1402-1405.
- Woodward, A. L. (1998). Infants selectively encode the goal object of an actor's reach. *Cognition*, 69(1), 1-34.
- Wu, J., Balliet, D., & Van Lange, P. A. (2016). Reputation, gossip, and human cooperation. *Social and Personality Psychology Compass*, 10(6), 350-364.
- Wynne, C. D. L. (2016). What is special about dog cognition? *Current Directions in Psychological Science*, 25(5), 345-350.
- Wynne, C. D. L., Udell, M. A. R., & Lord, K. A. (2008). Ontogeny's impacts on human-dog communication. *Age (weeks)*, 6(8), 16.

- Yamaguchi, C., & Izumi, A. (2006). Effect of others' attentional states on vocalizations in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Behavioural Processes*, 73(3), 285-289.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2009). Chimpanzees help each other upon request. *PLoS ONE*, 4, e7416.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2012). Chimpanzees' flexible targeted helping based on an understanding of conspecifics' goals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(9), 3588-3592.
- Zawidzki, T. (2008). The function of folk psychology: Mind reading or mind shaping? *Philosophical Explorations*, 11(3), 193-210.
- Zuberbühler, K., Jenny, D., & Bshary, R. (1999). The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology*, 105(6), 477-490.

APÉNDICE

Explicaciones verbales aportadas a los sujetos humanos durante el estudio (Capítulo 2)

1. Explicación del procedimiento general

1.1. Niños de 6 años

Los niños recibieron una explicación del funcionamiento de la tarea en la sesión pre-experimental. Se citan a continuación las indicaciones exactas aportadas:

“Yo voy a esconder pegatinas debajo de estos vasos –señalando los vasos sobre la bandeja deslizante– y cuando os acerque la bandeja, por estos agujeros metéis un dedo así –introduciendo un dedo por uno de los orificios de la barrera transparente, a modo de ejemplo– y así me decís cuál queréis. Cuando ganéis una pegatina, os la meteré por este tubo y tenéis que abrir la tapa así –señalando el tubo que cada niño tiene en su parte del aparato, y girando la tapa de madera para mostrar a los niños el modo de abrirla– para cogerla. Las pegatinas la meteremos en esta caja –señalando la caja que cada niño tiene en lado izquierdo– y después os las llevaréis a casa, pero hasta que acabemos no se puede jugar con ellas. Hasta que no os acerque la bandeja, debéis tener las manos fuera de la mesa. También os vais a poner estas gafas especiales. No se puede hablar durante el juego ni hacerle ninguna señal al compañero sobre dónde están las pegatinas.”

Antes de comenzar la Fase I de la sesión pre-experimental, se les dijo:

“Primero vais a hacerlo cada uno solo.”

Antes de comenzar la Fase II de la sesión pre-experimental, se les dijo:

“Ahora vamos a hacerlo los dos juntos, eligiendo cada vez uno”

Antes de comenzar la primera sesión experimental, se les decía:

“A partir de ahora, en vez de daros las pegatinas que ganéis por el tubo os las voy a dar por esta rendija –señalando la rendija de la parte inferior de cada barrera–. Acordaros de que no se puede hablar ni dar ninguna pista al compañero”

1.2. Adultos

Ya que los adultos no realizaron la sesión pre-experimental, se les informaba del funcionamiento de la tarea antes de comenzar la primera sesión experimental. Las indicaciones que se les dieron fueron las siguientes:

“Voy a esconder monedas de plástico debajo de estos vasos –señalando los vasos sobre la bandeja deslizante– y cuando os acerque la bandeja, por estos agujeros metéis un dedo así –introduciendo un dedo por uno de los orificios de la barrera transparente, a modo de ejemplo– para indicarme cuál queréis. Cuando encontréis una moneda, os la daré por esta rendija –señalando la rendija de la parte inferior de cada barrera– y las podéis ir guardando en estas cajas –señalando la caja que cada participante tiene en su lado izquierdo–. Al terminar, contaré las monedas que tenéis cada uno/a, anotándome el resultado y, al final de los tres días de experimento, podréis recibir un regalo que será mejor o peor dependiendo de cuantas monedas hayáis acumulado. Hay que llegar a un mínimo de monedas para llevarse el regalo. Hasta que no os acerque la bandeja, debéis tener las manos fuera de la mesa. También debéis llevar estas gafas de sol. No se puede hablar ni hacerle ninguna señal al compañero en ningún momento.”

2. Explicación para los niños y los adultos sobre el modo de reparto de las recompensas dependiendo del contexto

Como cada pareja participante tan solo realizó los experimentos en un contexto, recibieron una explicación distinta sobre el modo de reparto de las recompensas dependiendo de si iban a realizar la tarea en el contexto de competición o de cooperación. Los niños recibieron esta explicación en la Fase III de la sesión pre-experimental, mientras que los adultos la recibieron en la primera sesión experimental.

2.1. Competición

“Voy a esconder una pegatina/moneda en dos vasos distintos. Si encontráis una pegatina/moneda, os la daré. Pero si no la encontráis, se la daré al otro.”

2.2. Cooperación

“Voy a esconder dos pegatinas/monedas en un vaso y otras dos en otro vaso. Si uno de vosotros encuentra pegatinas/monedas, serán una para cada uno. Y si no las encuentra, os quedaréis los dos sin pegatina/moneda.”

3. Explicación dada a los niños y los adultos de las propiedades del vaso transparente usado en el Experimento 1

Para asegurar que los sujetos entendían las propiedades físicas del vaso transparente (véase sección 2.2. y Figura 2 del Capítulo 2), antes de comenzar el Experimento 1 se realizó una sencilla demostración acompañada de las siguientes indicaciones:

“Hoy vamos a usar dos vasos distintos, a veces serán todos blancos, como éste –señalando un vaso opaco–, y a veces serán como éste –en el caso de los niños, se le dejaba un vaso transparente a cada miembro de la pareja; en el caso de los adultos, tan solo se les mostraban–. Por un lado son transparentes y por el otro blancos. Entonces, mirad lo que pasa si meto una pegatina/moneda dentro –introduciendo una pegatina/moneda y girando el vaso sobre sí mismo a modo de demostración”.

