
AFILIACIÓN, EMPATÍA Y LOS ORÍGENES DE LA TEORÍA DE LA MENTE

ROBERT M. SEYFARTH^a
DOROTHY L. CHENEY^b

ABSTRACT. To understand the evolution of a Theory of Mind, we need to understand the selective factors that might have jumpstarted its initial evolution. We argue that a subconscious, reflexive appreciation of others' intentions, emotions, and perspectives is at the roots of even the most complex forms of Theory of Mind and that these abilities may have evolved because natural selection has favored individuals that are motivated to empathize with others and attend to their social interactions. These skills are adaptive because they are essential to forming strong, enduring social bonds, which in turn enhance reproductive success. We first review evidence from both humans and other animals indicating that reflexive and reflective mental state attributions are inextricably linked and play a crucial role in promoting affiliative social bonds. We next describe results from free-ranging female baboons showing that individuals who show high rates of affiliative behavior form stronger social bonds with other females. These bonds, in turn, are linked to fitness. We then provide data from three different types of social challenges (male immigration, changes in grooming behavior after the death of a close relative, and responses during playback experiments), suggesting that females who manifest high rates of affiliative behavior may also be more motivated to anticipate challenges, react adaptively to setbacks, and respond appropriately to social interactions.

KEYWORDS. Personality, primates.

¿Tienen los animales teoría de la mente (TM)? Las respuestas a esta pregunta tienden a enfocarse desde dos perspectivas que podrían caracterizar un proceso cognitivo. En primer lugar, ¿el reconocimiento de los estados mentales de otro individuo por parte de un animal es un reflejo y, por tanto, posiblemente inmediato e inconsciente? ¿O, más bien, es reflexivo y acaso ruminativo (*ruminative*) y consciente? En segundo lugar, ¿a qué tipo de estados mentales atienden los animales? ¿A estados psicológicos rudimentarios, como puede ser la dirección de la mirada de otro individuo o sus intenciones, o a estados mentales más complejos, como el conocimiento o el pensamiento de otro individuo? La distinción de estos elementos no es fácil de trazar, incluso entre humanos, donde la lectura consciente y reflexiva de la mente de los demás en términos de su conocimiento o sus

Departamentos de ^aPsicología y ^bBiología, Universidad de Pensilvania, Filadelfia/seyfarth@psych.upenn.edu / RMS y DLC diseñaron y realizaron la investigación, analizaron los datos y escribieron el artículo. / Este artículo contiene información suplementaria en: www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1301210110/-/DCSupplemental.

creencias están cimentadas y se desarrollan gradualmente a partir del reconocimiento reflejo e inconsciente de, por ejemplo, la dirección de la mirada de otro individuo (Onishi y Baillargeon 2005; Apperly 2012).

Existe evidencia abundante que indica que muchos animales están sintonizados de manera refleja con la dirección de la mirada, las intenciones y las emociones de otros individuos; sin embargo, hay menos claridad respecto del grado de reflexividad con relación al conocimiento o creencias de los demás individuos (Cheney y Seyfarth 2007). Algunos problemas surgen al valorar estas nociones, en parte, porque cuando un animal se comporta de manera que sugiere la comprensión del conocimiento de otro, se puede explicar esa conducta por mecanismos más simples, incluyendo el aprendizaje de ciertas contingencias. Un chimpancé (*Pan troglodytes*) que toma el alimento que un rival no puede ver, lo hace probablemente porque comprende la relación entre observar y saber o quizás porque ha aprendido la regla conductual de que un rival está motivado a defender la comida que está viendo. Aunque los experimentos han intentado distinguir entre estas explicaciones (Kaminski, et al. 2008; Bugnyar 2011; MacLean y Hare 2012; Crockford, et al. 2012), los resultados no han sido fáciles de interpretar. Al menos, sugieren que la comprensión de los estados mentales de otros animales es significativamente diferente que la de los humanos adultos y probablemente esté menos influida por la reflexión consciente. Sea cual sea la explicación, queda claro que tratar de identificar puntos de referencia precisos y definitivos de la atribución mental en cualquier animal ha resultado más elusivo y menos productivo de lo que en un principio se pensó.

Aquí, nosotros tomamos una aproximación ligeramente distinta a la cuestión de la atribución mental en animales y consideramos los factores selectivos que pudieron favorecer la evolución de una TM rudimentaria. Comenzamos con la asunción de que una TM completamente desarrollada evolucionó a partir de formas más reflejas y rudimentarias que, en sí mismas, resultaron ser adaptativas. Como primer paso para entender la evolución de la TM es necesario que comprendamos los factores selectivos que pudieron desencadenar estas formas rudimentarias. Argumentamos que la apreciación refleja y subconsciente de las intenciones, emociones y perspectivas de los demás están en la raíz incluso de aquellas formas más desarrolladas y complejas de TM, y que estas capacidades evolucionaron principalmente porque la selección natural favoreció a aquellos individuos que estaban más motivados a atender las interacciones sociales con otros individuos y empatizar con ellos. Estas habilidades fueron favorecidas por la selección, ya que son esenciales para la formación de vínculos estrechos y duraderos que, a su vez, han mostrado que incrementan el éxito reproductivo. Por ello, proponemos que la evolución de la TM, en el fondo, deriva de la facilidad para formar vínculos sociales.

En primer lugar, revisamos la evidencia en humanos y animales que indica que la atribución de estados mentales, tanto reflejos como reflexivos, están inextricablemente relacionados y juegan un papel crucial en la promoción de vínculos sociales afiliativos. Posteriormente, tomando en cuenta datos de hembras de babuinos en vida libre (*Papio hamadryas ursinus*), sugerimos que la variación individual en la motivación para atender las interacciones sociales y reaccionar a retos sociales está correlacionada positivamente con algunos parámetros que previamente han mostrado estar vinculados con la formación de vínculos sociales y que, en última instancia, potencian el éxito reproductivo.

EMPATÍA REFLEJA Y REFLEXIVA EN ANIMALES Y HUMANOS

Cualquier intento por determinar si un animal puede o no comprender lo que otro individuo sabe o piensa se confunde inevitablemente por el hecho de que los procesos reflexivos asociados con mayores niveles de TM están fuertemente ligados a —y frecuentemente son difíciles de distinguir de— procesos reflejos automáticos subyacentes (Hecht, et al. 2012; de Waal 2012). Aun cuando nosotros somos conscientes de la distinción entre nuestros estados mentales y los de los demás, no somos, al mismo tiempo, conscientes de la gran cantidad de señales en la que ésta conciencia está basada. Por ejemplo, aunque algunas áreas corticales superiores, como la corteza frontal, se activa cuando una persona intenta determinar si otro individuo puede ver algo, las respuestas iniciales de la dirección de la mirada y de la conducta dirigida también activan áreas más primitivas del cerebro, donde se incluyen el surco temporal superior (STS) y la amígdala. Tanto en humanos como en monos rhesus (*Macaca mulatta*), el STS es particularmente sensible a la orientación de los ojos de otro individuo (Jellema, et al. 2000; Klein, et al. 2009).

Lo mismo sucede con el comportamiento intencional. Aunque tenemos acceso consciente a nuestras reflexiones y podemos decidir si las acciones de otra persona son accidentales o intencionales, muchas de las respuestas neuronales que contribuyen a nuestra eventual decisión son más bien subconscientes. Tanto en humanos como en monos, las neuronas espejo del lóbulo parietal inferior se activan cuando un individuo realiza una acción específica, así como cuando ese individuo observa a otro realizar esa misma acción. De manera significativa, muchas neuronas se disparan incluso antes de que el otro individuo comience a realizar la acción, lo que sugiere que estas neuronas no sólo codifican el acto motor específico sino también las intenciones del actor (Fogassi, et al. 2005; Rizzolatti y Maddalena 2009). Por lo tanto, nuestra capacidad para reconocer que la mirada tiene contenido informacional o si consideramos una conducta como

intencional depende crucialmente de la actividad neuronal automática y refleja de la cual no estamos del todo conscientes.

Resultados similares surgen en los estudios de empatía. La empatía reflexiva explícita involucra la capacidad (de un individuo) para reconocer estados emocionales como el dolor o el miedo en otros individuos sin la necesidad de haber experimentado esas emociones por sí mismo (Hecht, et al. 2012). Sin embargo, la empatía reflexiva evoca actividad no sólo en la corteza sino también en áreas más primitivas del cerebro compartidas con muchos animales, entre las que se encuentran el mesencéfalo, el tallo cerebral y el sistema endocrino asociado con la reactividad, la recompensa y el apego social (Decety 2011; Decety y Jackson 2004). Aunque somos capaces de distinguir entre nuestras emociones y las de los demás, algunas representaciones emocionales, como el disgusto, el dolor y la vergüenza de los demás también activan muchas de las mismas áreas del cerebro que se encienden cuando nosotros experimentamos o imaginamos esas mismas emociones por nosotros mismos (Rizzolatti y Maddalena 2009). Sentir simpatía o ser amable con alguien más ofrece una recompensa emocional en parte porque esto facilita la liberación de dopamina, un neurotransmisor asociado con la recompensa personal (Decety 2011). La confianza, la empatía y la sensibilidad de los estados afectivos de los demás son facilitados por neuropéptidos asociados con el apego, la conducta maternal y el apareamiento en animales, particularmente la oxitocina (Carter, et al. 2008; Snowdon, et al. 2010). Por ello, incluso las formas más reflexivas de empatía en humanos están estrechamente vinculadas y son una derivación de otras formas más rudimentarias.

De manera similar, la imitación reflexiva involucra la capacidad de reconocer las metas e intenciones de otro individuo y comprender que, para conseguir esa meta, uno debe copiar las acciones del otro individuo. La cultura humana depende crucialmente de esta capacidad, la cual ha sido demostrada entre los grandes simios aunque en un menor grado (Buttelmann, et al. 2007). Aun así, incluso los humanos no son conscientes de muchas conductas que realizan otros individuos y que son imitados rutinariamente. Como algunos animales, los humanos tendemos a imitar de manera inconsciente y refleja las posturas, manierismos y la conducta de otros individuos con los que interactuamos.

Como ya se ha hecho notar, en el dominio motriz las mismas neuronas espejo se activan tanto cuando un individuo realiza un movimiento como cuando simplemente observa a otra persona realizar ese movimiento. Asimismo, los primates humanos y no humanos siguen la dirección de la mirada de los demás de manera refleja (Shepherd, et al. 2009), y los recién nacidos humanos y macacos copian las expresiones faciales de otros individuos (Meltzoff y Moore 1997; Ferrari, et al. 2006). El hecho de que esa imitación esté asociada con la empatía es ejemplificada con el fenóme-

no del bostezo. Es bien sabido que observar a alguien bostezando puede provocar el bostezo espontáneo en uno mismo. Incluso esta respuesta aparentemente refleja parece variar de acuerdo con la sensibilidad individual a la conducta reflexiva, que incluye el reconocimiento facial y la comprensión de los estados mentales de otra persona (Platek, et al. 2003). El bostezo espontáneo es raro o está ausente en niños con el trastorno del espectro autista (Helt, et al. 2010; Senju, et al. 2007). Pero ocurre más frecuentemente entre parientes y amigos que con extraños, lo cual sugiere que el bostezo contagioso está vinculado a la afiliación y la promueve (Norscia y Palagi 2011). Estas observaciones no se limitan al caso humano: los chimpancés son más susceptibles de bostezar en respuesta al bostezo de un familiar, en contraste con el de individuos no emparentados (Campbell y de Waal 2011).

Una variedad de observaciones dentro de lo que se conoce como el "efecto camaleón" (Chartrand y Bargh 1999) apoya la visión de que la imitación refleja está vinculada a la formación y mantenimiento de vínculos sociales y ha sido favorecida por la selección, dado que promueve la afiliación (Lakin, et al. 2003). Algunos experimentos sugieren que la gente imita de manera inconsciente cuando intenta ser aceptada en un grupo e incrementa la frecuencia de sus imitaciones cuando son excluidas del mismo (Lakin y Chartrand 2003; Lakin, et al. 2008). Ser imitado incrementa la conducta afiliativa y la amabilidad (Van Baaren, et al. 2004) y activa áreas del cerebro asociadas con el procesamiento de recompensa (Kühn, et al. 2010). En contraste, no ser imitado incrementa los niveles de cortisol (Kouzakova, et al. 2010).

Observaciones similares se han obtenido con primates no humanos. Los monos capuchinos en cautiverio (*Cebus apella*) están más dispuestos a aproximarse y realizar intercambios con un humano que imita sus acciones que con uno que no lo hace (Paukner, et al. 2009). Las vocalizaciones a larga distancia emitidas por los machos chimpancés se vuelven cada vez más similares acústicamente en la medida en que los individuos comparten más tiempo juntos (Mitani, et al. 1999; Crockford, et al. 2004), lo que sugiere que la convergencia de llamadas está asociada con, e incluso podría promover, la afiliación social.

En la práctica, es casi imposible distinguir la empatía reflexiva de formas más reflejas y asociaciones negativas aprendidas (de Waal 2012). Este problema no es sorprendente dada la evidencia neurológica que indica su estrecha vinculación. En un viejo experimento específicamente diseñado para examinar si un mono responde a la angustia de otro individuo, los macacos rhesus fueron entrenados para jalar unas cadenas para obtener una recompensa alimenticia. El aparato estaba diseñado de tal manera que un mono en una jaula adyacente recibiera un choque eléctrico cada vez que una cadena particular fuese jalada. La mayoría de los monos pronto

dejó de jalar la cadena que provocaba el choque eléctrico, aun cuando eso implicaba que no obtuviera una recompensa. Eran especialmente reacios a jalar la cadena si habían recibido choques eléctricos ellos mismos (Masserman, et al. 1964; Wechkin, et al. 1964). Aunque a primera vista pueda interpretarse que la respuesta de los monos es una evidencia de empatía reflexiva, puede ser también que ellos se hayan sentido angustiados cuando vieron al otro mono recibir las descargas, ya que estaría relacionado con una asociación negativa de ellos mismos. Sin embargo, dado que incluso las formas más reflexivas de empatía en los humanos también evocan actividad en sistemas cerebrales más reflejos y primitivos, estas explicaciones alternativas son prácticamente imposibles de discociar.

En un experimento reciente, los macacos tenían la opción de recompensarse a ellos mismos, a otro mono o a ninguno de los dos. Aunque los sujetos prefirieron recompensarse a sí mismos por encima de los demás, a la larga optaron por recompensar a su compañero si la alternativa era que ninguno tuviera recompensa. Esta preferencia se mostró especialmente cuando el compañero era un familiar (Chang, et al. 2011). De manera significativa, las mismas áreas que se activan en los humanos en ese tipo de intercambios también se activaron en los monos (Chang, et al. 2013), y también—como en los humanos (Guastella y MacLeod 2012)—el refuerzo vicario de los monos fue incrementado si anteriormente inhalaban oxitocina (Chang, et al. 2012).

Finalmente, en otro experimento, las ratas fueron puestas en una jaula con una compañera atrapada en un tubo transparente (Ben-Ami Bartal, et al. 2011). Las ratas libres rápidamente aprendieron como abrir el tubo y liberar a sus compañeras, y lo continuaron haciendo incluso cuando les daban la alternativa de abrir otro tubo, que contenía chocolate. (En este último caso, la rata abrió ambos tubos y compartió el chocolate). Es posible que la respuesta de las ratas libres fuera provocada en parte por la propia elevación de sus niveles de estrés al escuchar las llamadas de alarma de su compañera. Sin embargo, dada la evidencia neurológica que indica que la observación de angustia en otro individuo activa muchas de las mismas áreas del cerebro que se activan cuando uno sufre tal angustia, esta distinción es difícil de desambiguar.

En síntesis, la evidencia sugiere que la empatía e imitación reflejas, tanto en humanos como en animales, han evolucionado porque promueven la afiliación y la cohesión social. La atención conjunta y la acción conjunta activan áreas del cerebro asociadas con el procesamiento de recompensa, y son facilitadas por la liberación de oxitocina. Es importante señalar que lo que parece recompensar al animal no es el contacto físico *per se*, sino la identidad específica del compañero social. Entre los tamarinos sociales monógamos (*Saguinus oedipus*), las parejas vinculadas estrechamente exhiben mayores niveles de oxitocina que las parejas menos vinculadas

(Snowdon, et al. 2010). Entre los chimpancés salvajes, las concentraciones de oxitocina en la orina son más altas después del acicalamiento con un compañero fuertemente vinculado (emparentado o no emparentado) que con un compañero menos relacionado socialmente (Crockford, et al. 2013). Es evidente que el acicalamiento con un amigo cercano o con un pariente tiene una mayor recompensa emocional que hacerlo con un compañero menos cercano.

Si la empatía y la afiliación han estado de hecho bajo una fuerte presión selectiva y se encuentran en la raíz de la TM, puede ser posible relacionar estas conductas con la eficacia biológica. En efecto, cada vez hay más evidencia de que dicha relación puede establecerse, porque la empatía y la afiliación ayudan a los individuos a formar y mantener vínculos sociales, y estos vínculos promueven la eficacia biológica.

Los vínculos sociales estrechos y duraderos son una característica distintiva y adaptativa de muchas sociedades animales. Estos vínculos no se limitan a aquellos formados por parejas heterosexuales durante el apareamiento sino que se extienden a relaciones con individuos del mismo sexo, formados tanto con individuos emparentados como no emparentados. Las correlaciones entre parejas del mismo sexo y los parámetros sobre salud o éxito reproductivo se han documentado en roedores, caballos, delfines, chimpancés, babuinos y humanos (Seyfarth y Cheney 2012). Los vínculos estrechos atenúan el estrés y la enfermedad, y quizá como resultado de ello se correlacionan con la longevidad y la sobrevivencia de la descendencia.

Estas observaciones sugieren que la selección natural favoreció la empatía y la imitación, porque son parte de las habilidades cognitivas y emocionales que necesita un individuo para reconocer las relaciones sociales de los demás, entender sus intenciones y motivaciones y mantener, anticipar y reaccionar de manera adaptativa a eventos y retos sociales. Aquí exploramos estas interrogantes con mayor detalle, y para ello nos enfocamos en los datos derivados de un estudio a largo plazo con babuinos salvajes que viven en el delta del Okavango de Botswana.

EMPATÍA, VÍNCULOS SOCIALES Y ÉXITO REPRODUCTIVO EN HEMBRAS DE BABUINOS SALVAJES

Vínculos sociales

Como muchas otras especies de monos del Viejo Mundo, los babuinos viven en grupos sociales grandes (~75 individuos) compuestos de individuos emparentados y no emparentados. Los machos emigran de su grupo natal en la adultez. Las hembras asumen el rango de dominancia similar al de sus madres y la jerarquía en la dominancia femenina permanece típicamente estable por muchos años (Cheney y Seyfarth 2007). Las hem-

bras forman relaciones estrechas de acicalamiento con un subconjunto de hembras, con los vínculos más estrechos presentes en sus propios linajes matrilineales (Silk, et al. 2012).

Independientemente del hecho de que las hembras dominantes tienen prioridad en el acceso a ciertos recursos como alimento y parejas, el éxito reproductivo en las hembras de babuinos —así como el éxito reproductivo en las hembras de los humanos y de otros animales— está menos influenciado por el rango de dominancia de la hembra que por la fuerza y estabilidad de sus vínculos con otras hembras. Evaluamos la fuerza de los vínculos entre hembras con la utilización de dos índices de la socialidad. El primer índice, el índice de socialidad compuesta (ISC), midió la fuerza del vínculo en una díada basado en la tasa de aproximaciones, presentaciones para acicalar, iniciaciones de acicalamiento y duración de los acicalamientos con otras hembras. El segundo índice, el índice de estabilidad del compañero (IEC), midió el mantenimiento de las tres compañeras principales de una hembra particular a través del tiempo. Pasado un periodo de diecisiete años, la sobrevivencia de la descendencia se correlacionó positivamente y de manera significativa con el ISC (Silk, et al. 2009), mientras que la longevidad se correlacionó significativamente con una combinación de la fuerza y estabilidad de las relaciones de las hembras con sus compañeras más cercanas (Silk, et al. 2012). Las hembras también mostraron una reducción del estrés (medido por los metabolitos glucocorticoides fecales) cuando su red de acicalamiento era más concentrada (Crockford, et al. 2008). Así, la fuerza y estabilidad de las compañeras sociales entre hembras se correlacionaron con diferentes parámetros de eficacia biológica. Sin embargo, es interesante que la variación en la fuerza de los vínculos sociales no se explicó completamente por atributos demográficos obvios, como el rango de dominancia o el parentesco. Aun cuando las hembras establecieron los vínculos más estrechos con individuos emparentados, el parentesco varió en la fuerza de esos vínculos, y algunas hembras que no tenían individuos emparentados establecieron vínculos estrechos con otros miembros.

Estas observaciones sugieren que algunos individuos son más hábiles o están más motivados que otros en el establecimiento y mantenimiento de vínculos sociales y esa variación en los patrones de afiliación que están correlacionados con la eficacia biológica pueden deberse en gran medida a la variación en los estilos de personalidad. Así pues, intentamos determinar si diferentes patrones de comportamiento se asocian más o menos con la intensidad de los vínculos sociales.

Los estilos de personalidad y la intensidad de los vínculos sociales

Aplicamos el análisis del componente exploratorio principal a la conducta de 45 hembras de babuino durante un periodo de 7 años (Seyfarth, et al.

2012). Para construir los componentes que se utilizaron en la identificación de dimensiones de personalidad, calculamos las tasas anuales de diversas conductas que no se habían considerado en análisis previos de la socialidad. Estas conductas incluyeron la frecuencia en que las hembras estaban solas, la proporción en la que fueron amigables con otras hembras, la tasa en la que fueron agresivas con otras hembras (ajustada para el rango de dominancia) y la frecuencia con la que gruñeron cuando se aproximaba una hembra dominante o subordinada. Entre los babuinos, los gruñidos sirven como señales de buenas intenciones y facilitan las interacciones amistosas (Cheney, et al. 2012). Cuando las hembras les gruñen a individuos de alto rango tienen menos posibilidades de recibir una agresión. De manera contraria, cuando las hembras les gruñen a otras hembras subordinadas, éstas son menos susceptibles de mostrar una conducta sumisa. Estábamos especialmente interesados en la frecuencia con la que las hembras le gruñían a individuos de menor rango, dado que esas vocalizaciones de ninguna manera benefician al emisor. Al contrario, parecen tener una función principal en reducir la ansiedad del receptor.

Nuestros análisis identificaron tres dimensiones de personalidad relativamente estables, cada una caracterizada por una serie de conductas diversas que no pueden ser explicadas por el rango ni por el parentesco. Las hembras que obtuvieron altos valores en la dimensión *agradable (Nice)* fueron amigables con todas las hembras y frecuentemente emitieron gruñidos a las hembras de menor rango, aparentemente con el afán de indicar una buena intención. Las hembras *hurañas (Aloof)* fueron agresivas, menos amigables y le gruñeron principalmente a las hembras de alto rango. Las hembras *solitarias (Loner)* frecuentemente estaban solas, fueron relativamente poco amigables y también gruñeron con mayor frecuencia a las hembras de alto rango (Seyfarth, et al. 2012). Los propios babuinos eran capaces de reconocer estas diferencias aparentemente, ya que el número de aproximaciones a las hembras que mostraron altos niveles como agradables fue alto y las aproximaciones a aquellas hembras con personalidad huraña o solitaria fueron mucho menores (Tabla 1, Seyfarth, et al. 2012). El estilo de personalidad designado permaneció relativamente estable a través del tiempo.

Es importante señalar que los diferentes atributos de personalidad se asociaron de distintas maneras a los parámetros de eficacia biológica. Las hembras que tuvieron altos valores como agradables tenían vínculos sociales más estrechos (altos niveles de ISC) y preferencias estables con sus compañeras más cercanas. Aquellas hembras que tuvieron altos valores como hurañas mostraron, por su parte, bajos valores en el ISC en general pero preferencias muy estables con sus compañeras preferidas. En contraste, las hembras solitarias tuvieron valores más bajos en el ISC, menor

estabilidad en la preferencia de sus compañeras y mayores niveles de glucocorticoides (GC) de manera significativa (Tabla 2: Seyfarth, et al. 2012).

Estos resultados sugieren que existen costos y beneficios asociados con características particulares de la personalidad. Por ejemplo, parece que la selección actúa en contra de las hembras con altos niveles en la dimensión Solitaria, dado que estos individuos estuvieron sometidos a mayor estrés que otros y formaron vínculos más débiles que produjeron bajos niveles en el ISC y menor estabilidad entre compañeras. Esta observación nos lleva a la pregunta obvia de por qué una hembra adoptaría la estrategia solitaria. Las solitarias no se aislaron y fueron poco amigables solamente por su estatus subordinado o falta de parentesco; aunque estos factores demográficos contribuyeron a sus valores en este componente, su conducta los exacerbó. Es más, algunos solitarios, de hecho, tenían parientes cercanos, mientras otras hembras que no tenían individuos emparentados mostraron altos niveles como agradables. Si las solitarias frecuentemente fuesen víctimas de las circunstancias, ¿qué habilidades o motivaciones permitieron a algunos individuos sobreponerse a estas circunstancias y a otros no?

En síntesis, la fuerza y estabilidad de los vínculos establecidos por las hembras no fueron los únicos elementos que variaron sino también los rasgos de personalidad asociados a estos vínculos —particularmente la capacidad o motivación para interactuar con otros individuos.

Para evaluar si la variabilidad en los rasgos de personalidad se asoció también con la variación en la capacidad y/o motivación de las hembras para mantener, anticipar y reaccionar de manera adaptativa a los eventos sociales, examinamos las respuestas de las hembras a tres tipos diferentes de retos sociales. No estábamos interesados en la respuesta de las hembras a la adversidad en sí misma —ya que esperábamos encontrar poca variabilidad individual en la respuesta a amenazas reales— sino en su capacidad para anticipar la adversidad, responder de manera adaptativa a ésta después de que ocurriera y estar al pendiente de aquellas interacciones sociales que tendrían el potencial de influir en sus propias relaciones. Dado que investigaciones previas han mostrado que, de manera grupal, la mayoría de las hembras respondieron positivamente a estos retos, esperábamos que cualquier diferencia que se presentara fuera menor.

Estilos de personalidad y respuestas a retos sociales

Inmigración de machos. En el delta del Okavango, los machos que migran y obtienen el estatus de macho dominante frecuentemente cometen infanticidios (Cheney y Seyfarth 2007). Probablemente como resultado de esto, tanto la inmigración como la inestabilidad de la posición del macho dominante causa un aumento significativo de los niveles de GC en las hembras. Las hembras en periodo de lactancia suelen experimentar niveles elevados de GC, aunque en algunos eventos de migración, inde-

pendientemente de la fase reproductiva, las hembras también muestran incrementos significativos (Beehner, et al. 2005; Engh, et al. 2006; Wittig, et al. 2008). Estas respuestas se asocian con la disminución en la socialidad entre hembras (Wittig, et al. 2008), lo cual podría reflejar su elevada vigilancia y reactividad.

Examinamos el aumento de los niveles de GC en las hembras dos semanas antes y dos semanas después de cuatro diferentes eventos migratorios entre 2002, 2003, 2004 y 2005. Todos los eventos involucraron el relevo de la posición del macho dominante. Evaluamos si los cambios de magnitud en los niveles de GC de las hembras estaban relacionados con sus estilos de personalidad. De manera importante, el hecho de enfocarnos en los niveles de GC en las dos semanas inmediatas al evento migratorio, nos permitió medir la anticipación de las hembras ante la amenaza de infanticidio en vez de su respuesta ante la acción real.

Hay consistencia con estudios previos, en los que la mayoría de los individuos (75 por ciento) mostraron un incremento en los niveles de GC después de la inmigración. Sin embargo, parte de la variación en los niveles de GC en las hembras también parecen relacionarse con los valores asociados con su estilo de personalidad. La correlación entre el cambio proporcional en los niveles de GC y los valores de la personalidad huraña fue apenas negativa ($\beta = -10.15$, $SE = 10.5$, $t = -0.962$, $P > 0.10$), como también fue la correlación para los valores de los solitarios ($\beta = -11.24$, $SE = 11.62$, $t = -0.968$, $P > 0.10$) (Fig. 1). En contraste, la correlación entre el cambio en los niveles de GC y la personalidad agradable fue positiva, aunque no de manera significativa ($\beta = 5.278$, $SE = 10.00$, $t = 0.527$, $P > 0.10$) (Fig. 1). No hubo efectos positivos del estado reproductivo.

Por lo tanto, los individuos con altos valores como agradable tendieron a mostrar incrementos en los niveles de GC en respuesta a la inmigración por parte de los machos, mientras aquellos que tuvieron altos valores como huraña o solitario mostraron una menor respuesta en ese sentido.

Cambios en el acicalamiento después de la muerte de un individuo emparentado. Las hembras también experimentan altos niveles de GC después de la muerte de una hembra adulta emparentada en parte, probablemente, porque la muerte implica la pérdida de un compañero habitual de acicalamiento. Análisis previos han mostrado que, en los tres meses subsiguientes a la pérdida, las hembras afligidas incrementan la tasa de acicalamiento y el número de compañeras para acicalar (Engh, et al. 2006). Estas respuestas pueden facilitar la reparación de las redes sociales de las hembras por medio del establecimiento de nuevos vínculos.

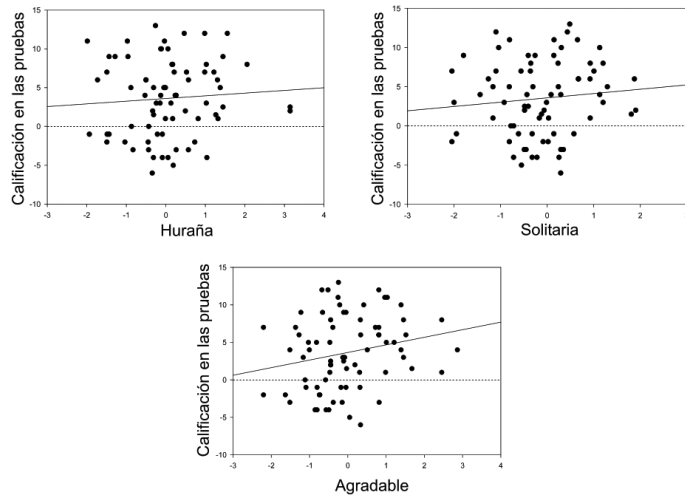


FIGURA 1. Cambios porcentuales en los niveles de GC de dos semanas antes a dos semanas después de la inmigración de un macho infanticida potencial. Solamente los eventos de inmigración donde el macho alcanzó la dominancia fueron incluidos en el análisis. N=33 hembras presentes para los eventos 1-3 para un total de 64 eventos femeninos. Las líneas punteadas indican que no hubo cambio; las líneas continuas indican las regresiones cuadradas (los valores estadísticos y probabilísticos están indicadas en el texto). El eje x muestra los valores de las hembras en cada uno de los tres componentes principales (huraño, solitario y agradable) durante el año de la inmigración. Cada punto representa un año para las hembras.

Con la intención de examinar diferencias individuales en respuesta a este reto, comparamos el número de compañeras diferentes de acicalamiento que tiene una hembra en duelo durante los tres siguientes meses a la pérdida de una hembra emparentada con la media del número de compañeras de acicalamiento para una hembra no afectada por la pérdida en el mismo grupo durante el mismo periodo de tiempo (con control del estado reproductivo). (Este método fue elegido para controlar la variación de las muestras a través del tiempo). Si las hembras tienen un número elevado o reducido de compañeras comparado con las de hembras no afectadas parece relacionarse con los valores de su personalidad. Las hembras con valores altos en la dimensión solitaria tuvieron menos compañeras de acicalamiento que las hembras no afectadas ($\beta = -1.138$, $SE = 0.866$, $t = -1.314$, $P = 0.203$). En contraste, las correlaciones entre el número relativo de compañeras de acicalamiento fue positivo pero no de manera significativa, tanto para las hurañas ($\beta = 0.366$, $SE = 0.624$, $t = 0.586$, $P = 0.564$) como para las agradables ($\beta = 0.799$, $SE = 0.509$, $t = 1.569$, $P = 0.132$) (Fig. 2).

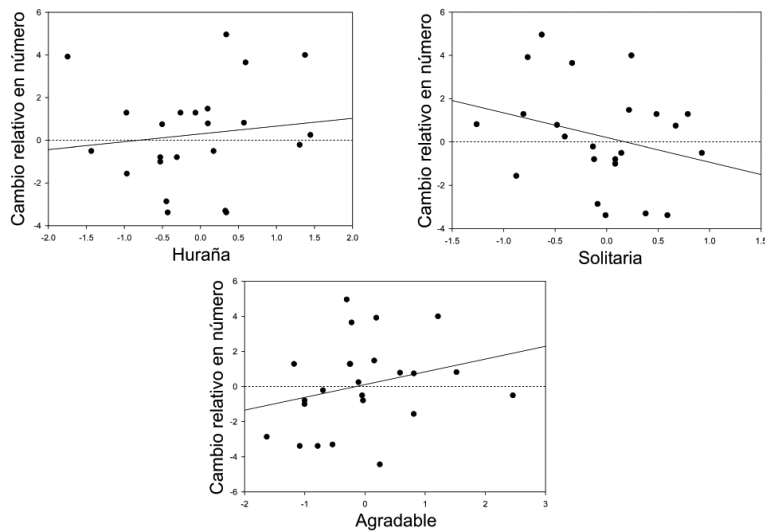


FIGURA 2. El número relativo de compañeros diferentes para una hembra en los 3 meses siguientes a la muerte de un familiar cercano (madre, hija adulta o hermana) comparado con la media del número de compañeras de acicalamiento para el resto de las hembras en esos meses (con control para el estado reproductivo). N=18 hembras que perdieron de uno a tres familiares cercanos para una muestra de 24 hembras por año. Un valor dispersado no se consideró. Los ejes son los mismos que para la figura 1.

En consecuencia, las hembras que mostraron altos valores en la dimensión solitaria tuvieron menos compañeras de acicalamiento en comparación con las hembras no afectadas en los siguientes tres meses, lo cual sugiere que no tuvieron éxito en el restablecimiento de sus redes sociales. Esta disminución ocurrió a pesar del hecho de que las hembras con altos valores para la dimensión solitaria mostraron una tendencia a incrementar en gran medida sus niveles de GC en comparación con otras hembras en las dos semanas siguientes a la muerte de un individuo emparentado, particularmente cuando se trataba de la madre o una hija adulta ($r_s = 0.771$, $N = 6$, $P > 0.10$). En contraste, las hembras con altos valores para la dimensión Agradable y Huraña respondieron a la muerte de un individuo cercano con el acicalamiento de más hembras en comparación con las hembras no afectadas.

Variación en la intensidad de la respuesta durante experimentos con grabaciones. Los experimentos con grabaciones están diseñados para evaluar el conocimiento de un sujeto sobre el rango de dominancia y parentesco de otros individuos, así como de la memoria de interacciones sociales recientes y sus participantes. Consideremos la reconciliación, por ejemplo. Los babuinos frecuentemente le gruñen a sus oponentes después de una agresión, y estos gruñidos sirven para reestablecer los niveles de tolerancia (Cheney y Seyfarth 1997). En un experimento diseñado para determinar si la

reconciliación a través de individuos emparentados podría servir como un valor representativo para la reconciliación directa, los sujetos escucharon una grabación con un gruñido de un pariente cercano de un oponente reciente. Los sujetos estaban más dispuestos a acercarse a su oponente después de escuchar el gruñido de un individuo emparentado con ese mismo rival (condición experimental) que después de escuchar un gruñido de una hembra de otra matrilinea (condición experimental) (Wittig, et al. 2007). Al hacerlo, los sujetos mostraron que eran capaces de recordar no sólo la naturaleza específica de una interacción reciente y la identidad de los participantes, sino también las relaciones de parentesco (o cercanamente relacionados) de otras hembras del grupo. En consecuencia, una mayor respuesta durante las condiciones experimentales mostró que los individuos no sólo reaccionaban sino que reaccionaban correctamente, ya que respondieron adecuadamente sólo a los estímulos relevantes.

Para este análisis, consideramos la variación en la respuesta de las hembras a las grabaciones en cinco experimentos previos realizados con babuinos que evaluaban la memoria de las interacciones sociales recientes y el conocimiento de las relaciones sociales de otros individuos (Tabla S1) (Wittig, et al. 2007; Bergman, et al. 2003; Engh, et al. 2006; Wittig, et al. 2007; Cheney, et al. 2010). Utilizamos la duración de la mirada hacia el altavoz en condiciones experimentales comparadas con las condiciones controladas como nuestra medida independiente, ya que esta respuesta fue utilizada en todos los experimentos. Dado que la intensidad de la respuesta de los individuos variaba a lo largo de los experimentos, clasificamos la duración de la respuesta de cada sujeto con respecto a la duración de la respuesta de otros sujetos en cada experimento. Por lo tanto, un individuo que respondió con mayor intensidad en la condición experimental frente a la condición controlada recibió una calificación altamente positiva, mientras que los individuos que respondieron mejor a la condición controlada recibieron una calificación negativa.

Las correlaciones entre la intensidad de la respuesta y los valores de huraño, solitario y agradable fueron positivos, pero solamente los valores del componente agradable alcanzaron significancia estadística (huraño: $\beta = 0.381$, $SE = 0.580$, $t = 0.657$, $P > 0.10$; solitario: $\beta = 0.625$, $SE = 0.634$, $t = 0.986$, $P > 0.10$; agradable: $\beta = 1.250$, $SE = 0.566$, $t = 2.246$, $P = 0.027$) (Fig. 3). Así, aunque la mayoría de las hembras respondieron de mejor manera durante la condición experimental que en la controlada, las hembras con altos valores en la dimensión agradable fueron las que respondieron con mayor intensidad.

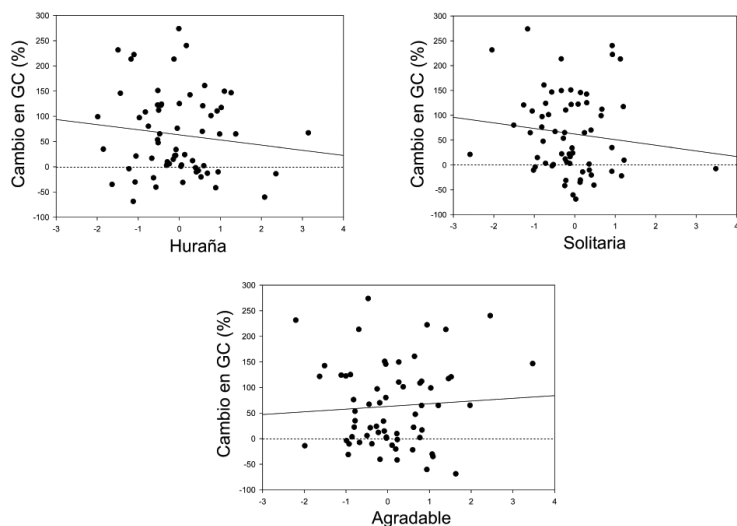


FIGURA 3. Variación en las respuestas a los estímulos de las grabaciones por parte de las hembras en cinco experimentos distintos (Tabla S1). Los sujetos se clasificaron de acuerdo con la intensidad de su respuesta en las condiciones experimentales menos las condiciones controladas. N=33 hembras en los cinco experimentos para un total de 73 sujetos. Un valor disparado no se consideró. Los ejes son los mismos que para la Fig. 1.

Discusión: retos sociales

Algunos análisis previos (Seyfarth, et al. 2012) muestran que las hembras con altos valores en la dimensión agradable tienen vínculos sociales más estrechos con otras hembras. Los datos presentados en este artículo sugieren que, con tres medidas independientes, estos individuos pueden mostrar una mejor respuesta a retos sociales y están más motivados a prestar atención a las interacciones sociales al interior de su grupo (Tabla 1).

TABLA 1. Signos del coeficiente β (curvas de regresión) de la relación entre el componente de personalidad (agradable, huraño y solitario) y los tres retos sociales (detalles en el texto)

	Agradable	Huraño	Solitario
Inmigración de machos	+	-	-
Cambio en el número de compañeros de acicalamiento después de la muerte de un familiar	+	+	-
Experimentos con grabaciones	+*	+	+

*P menor que 0.05

En primer lugar, las hembras que mostraron altos valores en la dimensión agradable pueden anticipar de mejor manera una amenaza que está por suceder. Estas hembras mostraron un incremento importante en sus niveles de GC tras la llegada de un inmigrante infanticida potencial, lo cual sugiere que son capaces de reconocer la amenaza que representa un macho de estas características, incluso antes de que haya atacado a los infantes. En segundo término, las hembras con altos niveles en la dimensión agradable pueden responder mejor en términos adaptativos ante situaciones inesperadas/contratiempos. Las hembras con altos valores en los componentes huraño y agradable tuvieron más compañeras de acicalamiento que las hembras no afectadas por la muerte de un individuo emparentado, lo cual sugiere que intentaban identificarse con nuevos compañeros sociales. En contraste, las hembras con altos valores en la dimensión solitaria tuvieron menos compañeras que otras hembras, lo que sugiere que no se esforzaron por incrementar el número de compañeras de acicalamiento. Finalmente, hay ciertos indicios de que las hembras con altos valores en la dimensión agradable reaccionaron más apropiadamente durante los experimentos con grabaciones comparado con otras hembras, probablemente porque en términos generales estaban más atentas a las interacciones y eventos sociales al interior de su grupo.

Es importante enfatizar que todas las diferencias observadas fueron menores. De manera grupal, las hembras respondieron positivamente a cada uno de los tres retos, por lo que no es sorprendente que la variación individual en la intensidad de la respuesta estuviera sujeta a un efecto límite. Los atributos asociados con las hembras que obtuvieron altos valores en la dimensión agradable no fueron exclusivos para estos individuos; por el contrario, dichas hembras parecían mostrar más uniformemente fuertes respuestas anticipatorias y reactivas ante estos retos. No obstante, es claro que esta hipótesis debe ser comprobada con futuras investigaciones.

Diversos estudios recientes con aves han investigado la relación entre la capacidad de resolver problemas y la eficacia biológica. Los resultados sugieren que la variación en la resolución de problemas no es resultado solamente de diferencias en la motivación o reactividad sino que pueden reflejar diferencias genuinas en las capacidades cognitivas (Keagy, et al. 2011; Cole, et al. 2012; Cauchard, et al. 2013). Por el contrario, no contamos con evidencia de que las hembras de babuino muestren variaciones en sus capacidades cognitivas —por ejemplo, que las hembras agradables son, en alguna medida, más hábiles en la resolución de problemas. En cambio, los datos sugieren que las diferencias en estilos de personalidad pueden asociarse con una mayor respuesta a retos sociales y mayor motivación para atender, recordar y anticipar interacciones sociales. En otro estudio un tanto similar con monos *rhesus* en cautiverio, los machos que mostraban

altos valores en un indicador social (definido como la motivación para buscar a otros individuos) experimentaron mejores indicadores de salud. Estos machos se enfrentaron de mejor manera, tanto en términos fisiológicos como conductuales, a condiciones sociales inestables y parecían más motivados que otros machos para manejar con mayor eficiencia condiciones sociales impredecibles (Capitaino 2011). En comparación con los machos que obtuvieron bajos valores en el indicador de la socialidad, éstos encontraron las interacciones sociales de manera compensatoria y no aversiva. Se observaron diferencias similares entre los valores de agradable y solitario en las hembras de babuino.

CONCLUSIONES

La conducta humana durante las interacciones cooperativas suele contrastarse con la de los chimpancés, que en cautiverio muestran poca evidencia de conducta prosocial. En efecto, los experimentos diseñados explícitamente para comparar la conducta de niños con la de chimpancés sugieren que no sólo es exclusiva la motivación para participar en actividades que involucran metas compartidas y acción conjunta en los humanos, sino que también están interesados en el bienestar de los demás (Tomasello, et al. 2005; Warneken y Tomasello 2009; Silk y House 2011). La mayoría de las variedades que aparentan conducta prosocial y empatía en animales pueden explicarse funcionalmente en términos de la conducta parental, el nepotismo o el beneficio directo. Hay poca evidencia en animales—incluso entre los simios— del tipo de empatía reflexiva que le permite a un individuo disociar sus propias emociones de las necesidades de los demás o ser sensible del bienestar de otro individuo, independientemente del de uno mismo (Cheney 2011).

Sea como sea, aunque la cooperación entre humanos es claramente diferente a la cooperación entre animales en muchas maneras no triviales, estudios de corte naturalista sugieren que el contraste no es tan marcado como se propuso en un inicio. Por ejemplo, los chimpancés salvajes suelen comprometerse en una diversidad de interacciones cooperativas con compañeros sociales a largo plazo, que a menudo pueden resultar arriesgadas, donde se incluyen el acicalamiento, compartir alimento y realizar patrullajes en los límites territoriales (Mitani 2006). Estas interacciones parecen tener un componente de recompensa emocional. Como ya se ha dicho antes, en chimpancés tanto hembras como machos las concentraciones de oxitocina en la orina aumentan después de acicalar a un compañero cercano (Crockford, et al. 2013), y los machos que comparten la carne con otros individuos reducen sus niveles de testosterona (Sobolewski, et al. 2012). Así, los chimpancés en vida libre regularmente se comprometen en acciones conjuntas y cooperativas, y pareciera que de ello se deriva placer

y una reducción de la tensión, a partir de lo que podría considerarse actividades prosociales.

Hemos sugerido que la TM completamente desarrollada evolucionó a partir de una forma más rudimentaria que refleja las atenciones y sensaciones de las emociones e intenciones de los demás. Esta forma rudimentaria de atención compartida se extiende a muchas especies animales; está presente en los humanos y es difícil de desambiguar —conductual y neurológicamente— de la TM humana derivada o reflexiva. Se puede explicar la evolución de una TM rudimentaria si se hace notar que ésta facilita la atención de los estados emocionales de los demás y, de este modo, promueve la formación de vínculos sociales estrechos, que a su vez se relacionan con la eficacia biológica. La atención compartida y la sensibilidad a las emociones de los demás pueden promover la formación de vínculos sociales, porque involucran una tendencia subconsciente a imitar a los individuos con los que se interactúa.

Cuando dos individuos interactúan, la imitación hace que la conducta de cada miembro sea más predecible para el otro, y la predictibilidad y el control son moduladores importantes del estrés (Sapolsky 2004). Por esa razón es que los individuos que nos imitan nos resultan atractivos, en parte por lo que podemos predecir de ellos.

En síntesis, la TM rudimentaria pudo evolucionar porque, entre los animales sociales, la empatía refleja y la atención conjunta son ambas emocionalmente adaptativas y tienen un componente asociado con la recompensa. Los individuos motivados a atender los estados de conducta, de atención y emocionales de los demás son más susceptibles de interactuar positivamente con otros y establecer vínculos sociales estrechos. Esos vínculos sociales estrechos, por otro lado, contribuyen al éxito reproductivo. La variación individual en la cohesión de esos vínculos sociales, de los niveles de estrés y de la respuesta a retos sociales, puede provenir de la motivación para atender y participar en las interacciones sociales más que de la variación en la capacidad cognitiva.

MÉTODOS

Los datos se derivaron de un estudio a largo plazo con babuinos chacma salvajes (*P. Hamadryas ursinus*) en la reserva Moremi Game, Botswana. El grupo ha estado bajo observación desde 1978. El parentesco materno es conocido para todos los individuos. Las principales causas de mortalidad fueron el infanticidio y la depredación (detalles en ref. 1: Onishi y Baillargeon 2005).

Los análisis estadísticos fueron realizados con la utilización del programa estadístico R (versión 2.15; R Foundation for Statistical Computing). Para el análisis del componente principal exploratorio se utilizó la función principal del paquete psych con la rotación varimax por defecto. Para evaluar la relación entre los valores del componente principal y las variables dependientes, se utilizaron los modelos lineales mixtos (lmer in R), con la introducción de la identificación femenina y el año como factores al azar.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la oficina del Presidente de la República de Botswana y al Departamento de Vida Silvestre y Parques Naturales por el permiso para trabajar en la Reserva Moremi. Agradecemos a J. Beehner, T. Bergman, C. Crockford, A. Engh, M. Heesen, L. Moscovice, R. Wittig, K. Seyfarth, C. Shaw, M. Mokopi, y a A. Mokopi por su asistencia con la recolección de datos y a J. Silk y dos revisores anónimos por sus comentarios. La investigación fue apoyada por la Fundación Nacional de Ciencia, los Institutos Nacionales de Salud, la Fundación Leakey, la National Geographic Society y la Universidad de Pensilvania. La investigación fue aprobada por el Comité de Cuidado y Uso Animal de la Universidad de Pensilvania (Protocolo no. 19001). Traducción de Bernardo Yáñez.

BIBLIOGRAFÍA

- Apperly, I.A. (2012), "What is "theory of mind"? Concepts, cognitive processes and individual differences," *Quarterly Journal of Experimental Psychology* (Hove) 65(5): 825–839.
- Beehner, J., Bergman, T., Cheney, D., Seyfarth, R. y Whitten, P. (2005), "The effect of new alpha males on female stress in free-ranging baboons," *Animal Behaviour* 69(5): 1211–1221.
- Ben-Ami Bartal, I., Decety, J. y Mason, P. (2011), "Empathy and pro-social behavior in rats," *Science* 334(6061): 1427–1430.
- Bergman, T.J., Beehner, J.C., Cheney, D.L. y Seyfarth, R.M. (2003), "Hierarchical classification by rank and kinship in baboons," *Science* 302(5648): 1234–1236.
- Bugnyar, T. (2011), "Knower-guesser differentiation in ravens: Others' viewpoints matter," *Proceedings of Biological Sciences* 278(1705):634–640.
- Buttelmann, D., Carpenter, M., Call, J. y Tomasello, M. (2007), "Enculturated chimpanzees imitate rationally," *Developmental Science* 10(4): F31–F38.
- Campbell, M.W. y de Waal, F.B. (2011), "Ingroup-outgroup bias in contagious yawning by chimpanzees supports link to empathy," *PLoS One* 6(4): e18283.
- Capitanio, J.P. (2011), "Individual differences in emotionality: Social temperament and health," *American Journal of Primatology* 73(6): 507–515.
- Carter, C.S., Grippo, A.J., Pournajafi-Nazarloo, H., Ruscio, M.G. y Porges, S.W. (2008), "Oxytocin, vasopressin and sociality," *Progress in Brain Research* 170: 331–336.
- Cauchard, L., Boogert, N., Lefebvre, L., Dubois, F. y Doligez, B. (2013), "Problem-solving performance correlates with reproductive success in a wild bird population," *Animal Behaviour* 85(1): 19–26.
- Chang, S.W., Winecoff, A.A. y Platt, M.L. (2011), "Vicarious reinforcement in rhesus macaques (*Macaca mulatta*)," *Frontiers in Neuroscience* 5: 27.
- Chang, S.W., Gariépy, J.F. y Platt, M.L. (2013), "Neuronal reference frames for social decisions in primate frontal cortex," *Nature Neuroscience* 16(2): 243–250.
- Chang, S.W., Barter, J.W., Ebitz, R.B., Watson, K.K. y Platt, M.L. (2012), "Inhaled oxytocin amplifies both vicarious reinforcement and self reinforcement in rhesus macaques (*Macaca mulatta*)," *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109(3): 959–964.
- Chartrand, T.L. y Bargh, J.A. (1999), "The chameleon effect: The perception-behavior link and social interaction," *Journal of Personality and Social Psychology* 76(6): 893–910.
- Cheney, D.L. (2011), "Extent and limits of cooperation in animals," *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108(Suppl 2): 10902–10909.
- Cheney, D.L., Moscovice, L.R., Heesen, M., Mundry, R. y Seyfarth, R.M. (2010), "Contingent cooperation between wild female baboons," *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107(21): 9562–9566.
- Cheney, Dorothy y Seyfarth, Robert (2007), *Baboon Metaphysics: The Evolution of a Social Mind*. Chicago: University of Chicago Press.
- Cheney, D.L. y Seyfarth, R.M. (1997), "Reconciliatory grunts by dominant female baboons influence victims' behaviour," *Animal Behaviour* 54(2): 409–418.
- Cheney, D., Seyfarth, R. y Silk, J. (1995), "The role of grunts in reconciling opponents and facilitating interactions among adult female baboons," *Animal Behaviour* 50(1): 249–257.

- Cole, E.F., Morand-Ferron, J., Hinks, A.E. y Quinn, J.L. (2012), "Cognitive ability influences reproductive life history variation in the wild", *Current Biology* 22(19): 1808–1812.
- Crockford, C., Herbinger, I., Vigilant, L. y Boesch, C. (2004), "Wild chimpanzees produce group-specific calls: A case for vocal learning?", *Ethology* 110: 221–243.
- Crockford, C., Wittig, R.M., Whitten, P.L., Seyfarth, R.M. y Cheney, D.L. (2008), "Social stressors and coping mechanisms in wild female baboons (*Papio hamadryas ursinus*)", *Hormones and Behavior* 53(1): 254–265.
- Crockford, C., Wittig, R.M., Mundry, R. y Zuberbuhler, K. (2012), "Wild chimpanzees inform ignorant group members of danger", *Current Biology* 22(2): 142–146.
- Crockford, C., et al. (2013), "Urinary oxytocin and social bonding in related and unrelated wild chimpanzees", *Proceedings of Biological Sciences* 280(1755): 20122765.
- de Waal, F.B. (2012), "The antiquity of empathy", *Science* 336(6083): 874–876.
- Decety, J. (2011), "The neuroevolution of empathy", *Annals of the New York Academy of Sciences* 1231: 35–45.
- Decety, J. y Jackson, P.L. (2004), "The functional architecture of human empathy", *Behavioral Cognitive Neuroscience Reviews* 3(2): 71–100.
- Ferrari, P.F., et al. (2006), "Neonatal imitation in rhesus macaques", *PLoS Biology* 4(9): e302.
- Engh, A., Hoffmeier, R., Cheney, D. y Seyfarth, R. (2006), "Who me? Can baboons infer the target of vocalisations?", *Animal Behaviour* 71(2): 381–387.
- Engh, A.L., et al. (2006), "Behavioural and hormonal responses to predation in female chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*)", *Proceedings of Biological Sciences* 273(1587): 707–712.
- Engh, A., et al. (2006), "Female hierarchy instability, male immigration, and infanticide increase glucocorticoid levels in female chacma baboons", *Animal Behaviour* 71(5): 1227–1237.
- Fogassi, L., et al. (2005), "Parietal lobe: From action organization to intention understanding", *Science* 308(5722): 662–667.
- Guastella, A.J. y MacLeod, C. (2012), "A critical review of the influence of oxytocin nasal spray on social cognition in humans: Evidence and future directions", *Hormones and Behavior* 61(3): 410–418.
- Hecht, E.E., Patterson, R., Barbey, A.K. (2012), "What can other animals tell us about human social cognition? An evolutionary perspective on reflective and reflexive processing", *Frontiers in Human Neuroscience* 6: 224.
- Helt, M.S., Eigsti, I.M., Snyder, P.J. y Fein, D.A. (2010), "Contagious yawning in autistic and typical development", *Child Development* 81(5): 1620–1631.
- Jellema, T., Baker, C.I., Wicker, B. y Perrett, D.I. (2000), "Neural representation for the perception of the intentionality of actions", *Brain and Cognition* 44(2): 280–302.
- Kaminski, J., Call, J. y Tomasello, M. (2008), "Chimpanzees know what others know, but not what they believe", *Cognition* 109(2): 224–234.
- Kappeler y C.P. van Schaik (eds.), *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. Springer, Berlin, pp 101–113.
- Keagy, J., Savard, J.F. y Borgia, G. (2011), "Complex relationship between multiple measures of cognitive ability and male mating success in satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*", *Animal Behaviour* 81(4): 1063–1070.

- Klein, J.T., Shepherd, S.V. y Platt, M.L. (2009), "Social attention and the brain," *Current Biology* 19(20): R958–R962.
- Kouzakova, M., van Baaren, R. y van Knippenberg, A. (2010), "Lack of behavioral imitation in human interactions enhances salivary cortisol levels". *Hormones and Behavior* 57(4–5): 421–426.
- Kuhn, S., et al. (2010), "Why do I like you when you behave like me? Neural mechanisms mediating positive consequences of observing someone being imitated," *Social Neuroscience* 5(4): 384–392.
- Lakin, J., Jefferis, V., Cheng, C. y Chartrand, T. (2003), "The chameleon effect as social glue: Evidence for the evolutionary significance of nonconscious mimicry," *Journal of Nonverbal Behavior* 27(2): 145–162.
- Lakin, J.L. y Chartrand, T.L. (2003), "Using nonconscious behavioral mimicry to create affiliation and rapport," *Psychological Science* 14(4): 334–339.
- Lakin, J.L., Chartrand, T.L. y Arkin, R.M. (2008), "I am too just like you: Non-conscious mimicry as an automatic behavioral response to social exclusion," *Psychological Science* 19(8): 816–822.
- MacLean E. y Hare B. (2012), "Bonobos and chimpanzees infer the target of another's attention," *Animal Behaviour* 83(2): 345–353.
- Masserman, J.H., Wechkin, S. y Terris, W. (1964), "Altruistic," behavior in rhesus monkeys," *American Journal of Psychiatry* 121: 584–585.
- Meltzoff, A.N., Moore, M.K. (1977), "Imitation of facial and manual gestures by human neonates," *Science* 198(4312): 75–78.
- Mitani, J. (2006), "Reciprocal exchange in chimpanzees and other primates," in P.M. Mitani, J.C., Hunley, K.L. y Murdoch, M.E. (1999), "Geographic variation in the calls of wild chimpanzees: A reassessment," *American Journal of Primatology* 47(2): 133–151.
- Norscia, I. y Palagi, E. (2011), "Yawn contagion and empathy in *Homo sapiens*," *PLoS One* 6(12): e28472.
- Onishi, K.H y Baillargeon R. (2005), "Do 15-month-old infants understand false beliefs?," *Science* 308(5719): 255–258.
- Paukner, A., Suomi, S.J., Visalberghi, E. y Ferrari, P.F. (2009), "Capuchin monkeys display affiliation toward humans who imitate them," *Science* 325(5942): 880–883.
- Platek, S.M., Critton, S.R., Myers, T.E. y Gallup, G.G. (2003), "Contagious yawning: The role of self-awareness and mental state attribution," *Brain Research Cognitive Brain Research* 17(2): 223–227.
- Rizzolatti, G., Maddalena, F.D. (2009), *Handbook of Neuroscience for the Behavioral Sciences*, Vol. 1, pp 337–357. New York: Wiley.
- Sapolsky, Robert (2004), *Why Zebras Don't Get Ulcers*. New York: Holt.
- Senju, A., et al. (2007), "Absence of contagious yawning in children with autism spectrum disorder". *Biology Letters* 3(6): 706–708.
- Seyfarth, R.M. y Cheney, D.L. (2012), "The evolutionary origins of friendship," *Annual Review of Psychology* 63: 153–177.
- Seyfarth, R.M., Silk, J.B. y Cheney, D.L. (2012), "Variation in personality and fitness in wild female baboons," *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109(42): 16980–16985.
- Shepherd, S.V., Klein, J.T., Deaner, R.O. y Platt, M.L. (2009), "Mirroring of attention by neurons in macaque parietal cortex," *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106(23): 9489–9494.
- Silk, J., Alberts, S., Altmann, J., Cheney, D. y Seyfarth, R. (2012), "Stability of partner choice among female baboons," *Animal Behaviour* 83(6): 1511–1518.

- Silk, J.B. y House, B.R. (2011), "Evolutionary foundations of human prosocial sentiments," *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108(Suppl 2): 10910–10917.
- Silk, J.B., et al. (2010), "Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons," *Current Biology* 20(15): 1359–1361.
- Silk, J.B., et al. (2009), "The benefits of social capital: Close social bonds among female baboons enhance offspring survival," *Proceedings of Biological Sciences* 276(1670): 3099–3104.
- Snowdon, C.T., et al. (2010), "Variation in oxytocin is related to variation in affiliative behavior in monogamous, pairbonded tamarins," *Hormones and Behavior* 58(4): 614–618.
- Sobolewski, M. Brown, J. Mitani, J. (2012), "Territoriality, tolerance and testosterone in wild chimpanzees," *Animal Behaviour* 84(6): 1469–1474.
- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. y Moll, H. (2005), "Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition," *Behavioral and Brain Sciences* 28(5): 675–691.
- Van Baaren, R., Holland, R., Kawakami, K. y van Knippenberg, A. (2004), "Mimicry and prosocial Behavior," *Psychological Science* 15(1): 71–74.
- Warneken, F. y Tomasello, M. (2009), "Varieties of altruism in children and chimpanzees," *Trends in Cognitive Sciences* 13(9):397–402.
- Wechkin, S., Masserman, J. y Terris, T. (1964), "Shock to a conspecific as an aversive stimulus," *Psychonomic Science* 1(1): 47–48.
- Wittig, R.M., et al. (2008), "Focused grooming networks and stress alleviation in wild female baboons," *Hormones and Behavior* 54(1): 170–177.
- Wittig, R.M., Crockford, C., Wikberg, E., Seyfarth, R.M. y Cheney, D.L. (2007), "Kin-mediated reconciliation substitutes for direct reconciliation in female baboons," *Proceedings of Biological Sciences* 274(1613): 1109–1115.
- Wittig, R. Crockford, C., Seyfarth, R. y Cheney, D. (2007), "Vocal alliances in chacma baboons, *Papio hamadryas ursinus*," *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(6): 899–909.