

LA INTELIGENCIA MAQUIAVÉLICA DE LOS PRIMATES Y LA EVOLUCIÓN DEL CEREBRO SOCIAL

Ricardo Mondragón-Ceballos*

SUMMARY

The selective pressures and type of selection from which the human brain arose have been a source of curiosity and controversy since the dawn of Darwin's Evolution Theory. Since 1953 Chance and Mead suggested that the need to ensure a sexual partner was the selective pressure favoring neocortex size increase in primates. Later, Jolly in 1966 and Humphrey in 1976 acknowledged the complex social life of primates as the source of neocortex increase and improvement of higher cognitive processes. Yet, it is until 1988, with Whiten and Byrne's *Machiavellian Intelligence* hypothesis when the idea that social living is the main force behind the evolution of the primates' brain is established. The Machiavellian Intelligence hypothesis presumes that throughout evolution, primates have developed a set of social strategies by which individuals search to increase direct or indirect reproductive benefits, resorting to the profitable use of agonistic or cooperative behavior, according to the situation. Various complex social behaviors, such as *reconciliation*, *alliances*, and *sabotage*, are actually known in primates. Among these, the first two are well characterized, their distribution and variability being known among primate species, as well as the consequences of resorting or not to them. On the other hand, the vocalization studies have shown that, besides having a vast diversity of calls, primates are able to distinguish kinship and dominance relationships, relying solely on vocalizations. The aforesaid implies a positive correlation between neocortex size and complex social behavior variety. Although this particular correlation has proven difficult to test, comparative analyses have shown that neocortical size varies as a function of certain socioecological variables. In one of the first works controlling phylogenetic inertia, Dunbar showed that neocortex size changes in relation to average group size of free-ranging primates: the larger the group, the larger neocortical size is. Moreover, it has been found that neocortex size increases along with the mean number of females within the species' typical group size. Yet, there is no covariation between neocortical size and mean number of males. More detailed analyses have shown that along with neocortex size, other brain areas, such as the striatum or the amygdala, respectively, increase along with the number of females per group or group size. Another finding has shown that the number of neurons in the parvocellular lamina increases along with mean group size, and only marginally in relation to the proportion of fruit ingested. As such, it stands that social living exerted a major effect in the increase of the parvocellular lamina, than ecological pressures such as food quality. Similarly,

neurophysiology has also provided data likely related to primates' social living, particularly in regard to the need to deal with the future and to make decisions. The intense social apathy elicited in primates by prefrontal cortex lesions is well known. Recently it has been shown that certain regions of the primate's prefrontal cortex respond to past or future stimuli, rather than to the stimuli being currently perceived. The activation of posterior parietal cortex neurons increases as the profit and the probable occurrence of stimuli associated to such profit increase. Such finding suggests that the posterior parietal cortex performs econometric analyses to maximize decisions. In summary, during the past twelve years, the increasing knowledge of primates' ethology, socioecology, neuroanatomy and neurophysiology allows stating that the human brain has been designed mainly to contend with complex social living. Such knowledge, besides from its inherent interest, might support a Natural History of mental illness.

Key words: Primates, social intelligence, evolution.

RESUMEN

Las presiones y el tipo de selección que dieron origen al cerebro humano han sido motivo de curiosidad y controversia a partir del nacimiento de la Teoría de la Evolución Darwiniana. Desde 1953 Chance y Mead habían ya sugerido que la competencia por conseguir una pareja sexual favoreció el incremento del tamaño de la neocorteza en los primates. Posteriormente, Jolly en 1966 y Humphrey en 1976 atribuyen a la compleja vida social en la cual se desenvuelven los primates la causa del acrecentamiento de la neocorteza y la aparición de facultades cognitivas superiores. Sin embargo, no es sino hasta 1988, con la postulación de la hipótesis de la *inteligencia maquiavélica* de Whiten y Byrne, que cobra fuerza la idea de que la vida social de los primates es la causa mayor de la evolución del cerebro. La hipótesis de la inteligencia maquiavélica asume que a lo largo de su evolución los primates han conseguido desarrollar diversas estrategias sociales por las cuales un individuo busca maximizar su éxito reproductivo directo o indirecto, recurriendo para ello al uso conveniente de comportamientos agonistas o cooperativos, según lo exija la situación. Actualmente se han identificado varios comportamientos complejos, tales como la *reconciliación*, la *alianza* o el *sabotaje*. Las dos primeras conductas están bien estudiadas: se conocen tanto su distribución y variabilidad entre las especies de primates, como las consecuencias de llevarlas o no a cabo. Por otro lado, el estudio de

* Correspondencia: Dr. Ricardo Mondragón-Ceballos, Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente, Subdirección de Neurociencias, Departamento de Etología. Calz. México-Xochimilco 101, San Lorenzo Huipulco, Tlalpan, 14370, México, D.F. Correo electrónico: rnc@imp.edu.mx
Recibido: 6 de agosto de 2002. Aceptado: 29 de agosto de 2002.

las vocalizaciones ha demostrado que los primates, aparte de poseer un amplio repertorio de éstas, son capaces de identificar relaciones de parentesco o de dominancia entre terceros a partir de dichas vocalizaciones. Lo anterior implica una correlación positiva entre el tamaño de la neocorteza y la variedad de comportamientos sociales complejos característicos de una especie. Si bien esta correlación en particular ha sido difícil de probar, los análisis comparativos han demostrado que la extensión de la neocorteza varía en función de ciertas variables socioecológicas. En uno de los primeros estudios, controlando el efecto de la inercia filogenética, Dunbar mostró que el tamaño de la neocorteza de las diferentes especies de primates varía en relación al tamaño promedio de los grupos en vida libre: a mayor tamaño de grupo, mayor extensión de la neocorteza. Asimismo, se ha encontrado que el tamaño de la neocorteza incrementa conforme aumenta el número de hembras promedio por grupo típico de las especies de primates, en tanto que no hay covariación entre la extensión de la neocorteza y el número de machos. Análisis más detallados han demostrado que junto con la neocorteza otras áreas cerebrales, tales como el estriado o la amígdala, respectivamente, aumentan de tamaño conforme incrementa el número de hembras por grupo o el tamaño del grupo. Otro hallazgo ha demostrado que el número de neuronas en las láminas parvocelulares del núcleo geniculado lateral aumenta conforme el tamaño del grupo social es mayor y sólo marginalmente en función del porcentaje de fruta incluido naturalmente en la dieta. Dicho descubrimiento demuestra que la vida social ejerció una mayor influencia en el acrecentamiento del número neuronal de las láminas parvocelulares que las presiones ecológicas tales como la calidad del alimento. De igual manera, la neurofisiología ha aportado datos que parecen guardar una estrecha correlación con la vida social de los primates, en particular con la necesidad de anticipar el futuro y tomar decisiones. Es bien conocido que en los primates las lesiones en la corteza prefrontal inducen una intensa apatía social. Recientemente se ha publicado que ciertas regiones de la corteza prefrontal de los primates responden a estímulos pasados o anticipan estímulos, en lugar de responder a los estímulos que están siendo percibidos. La activación de las neuronas de la corteza parietal posterior incrementa conforme aumentan la ganancia y la probabilidad de ocurrencia del estímulo asociado a dicha ganancia, lo cual sugiere que dicha región realiza análisis económicos de ayuda en la maximización de la toma de decisiones. En suma, el conocimiento acumulado en los últimos doce años sobre la etología, socioecología, neuroanatomía y neurofisiología del orden de los primates permite afirmar que el cerebro humano ha sido diseñado principalmente para contender con una vida social compleja. Dicho conocimiento, aparte de su interés inherente, podría servir de sustento a una Historia Natural de las enfermedades mentales.

Palabras clave: Primates, inteligencia social, evolución.

Dos preguntas fundamentales de la biología evolutiva aplicadas al estudio de la función de algún carácter fenotípico característico de un orden, género o especie, son: *¿para qué sirve?* y *¿cómo apareció?* Con la primera pregunta se hace referencia a la manera en que el carácter contribuye a favorecer la supervivencia de los individuos para reproducirse, o a dotarlos de mecanismos adecuados para incrementar su tasa

reproductiva (adecuación genética), o a cómo dicho carácter puede favorecer la supervivencia y reproducción de la progenie (adecuación inclusiva)*. La segunda alude a cuáles fueron las presiones de selección que favorecieron la aparición y desarrollo filogénico de dicho carácter. Es decir, cuáles de los diversos elementos que componen el medio biótico y abiótico que ocupa una especie, favorecen (o desfavorecen) el incremento de un cierto genotipo frente a otros, a lo largo del tiempo evolutivo. Se reconocen tres tipos fundamentales de selección en relación a la interacción del genotipo con el medio: la *selección natural*, la *selección sexual* y la *selección de parentesco* (40)**.

Obviamente, el cerebro humano es uno de los órganos cuya evolución siempre ha despertado un gran interés, particularmente por ser el sostén de nuestra inteligencia superior (y para algunos también del alma)*** atributo que nos hace distintivamente humanos. Debido a ello la filogenia y la ontogenia del cerebro de los vertebrados se conocen detalladamente, y se tiene al cerebro humano como el estándar dorado contra el cual se califican la complejidad y el perfeccionamiento de los sistemas nerviosos de otras especies****. Así, en el siglo pasado el conocimiento del cerebro como órgano creció desde la caracterización de su estructura celular que hiciera Santiago Ramón y Cajal, hasta el rol jugado por neuronas individuales en la percepción e integración de la información, y en la identificación de los genes que participan en su desarrollo y funcionamiento. No obstante, pese a lo mucho que se conoce acerca de la neuroanatomía y neurofisiología de una vasta diversidad de cerebros, las preguntas de *para qué y como* evolucionó nuestro cerebro (o cualquier otro cerebro) no se han respondido de manera satisfactoria, principalmente en lo que concierne a la evolución de la neocorteza.

La hipótesis más popular con relación a la expan-

* El término *adecuación* se refiere a la contribución promedio que hace de una generación a otra o en generaciones sucesivas un cierto alelo o genotipo, comparada con la contribución de otros alelos o genotipos. Así, si en una población biológica un individuo *a* poseedor de un genotipo *A* deja una mayor descendencia que otro individuo *a'* con genotipo *A'*, la contribución del primero al genotipo promedio de la siguiente generación favorecerá un incremento en el número de organismos con genotipo *A*. De ahí que la adecuación genética de *a* sea mayor que la de *a'*. Más aún, si el individuo *a* a su vez es capaz de favorecer la supervivencia y reproducción de sus hijos en mayor proporción que la del individuo *a'*, incrementará la presencia del genotipo *A* sobre *A'* en la generación de sus nietos. En otras palabras, la adecuación inclusiva de *a* sería mayor que la de *a'*.

** Otros conceptos, tales como la *selección de grupo* o la *selección de especies* han caído relativamente en desuso, dada la dificultad de formalizar sus acciones en el marco de lo que en la actualidad se conoce sobre los mecanismos de propagación genética.

*** Actualmente, con excepción de los dualistas fervientes, se acepta que el cerebro es el asiento de la mente, sino la misma cosa (70).

sión de la neocorteza asume simplemente que aquellos seres humanos (particularmente hombres) que eran más inteligentes, tenían mejores posibilidades de sobrevivir hasta la edad reproductiva. Esto, debido a que sus capacidades intelectuales les ayudaban a generar tácticas novedosas o a mejorar estrategias instituidas en tareas cooperativas como la caza, lo cual a su vez redundaba en un mejor éxito reproductivo al premiarse sus habilidades con un acceso permitido (por parte de los otros integrantes masculinos del grupo) a un mayor número de mujeres y a posiciones de liderazgo. De esta manera, los seres inteligentes dejaban un número mayor de descendientes que los menos inteligentes y los tontos. La selección natural se encargó de dar cuenta de los extremadamente tontos matándolos antes de alcanzar el estado reproductor, y de dicho proceso, surgimos los humanos modernos: más inteligentes que cualquier otra especie gracias a los importantes estrategias de la cacería (o del uso del fuego, o del descubrimiento de la fabricación de armas). Esta visión, sin embargo, actualmente es rechazada incluso por científicos no simpatizantes con la sociobiología y la socioecología, tales como Tattersall (79), pues se sospecha que los primeros humanos no eran cazadores, sino carroñeros oportunistas; su dieta principal consistía en frutas y presas pequeñas que diariamente recolectaban las mujeres y los niños. Fueron las mujeres quienes descubrieron el uso del fuego; la creación de herramientas a partir de lascas de piedra (no de armas); la utilización de pigmentos naturales, como el ocre para incrementar su atractivo sexual (13,83) y muy posiblemente también la agricultura. Sin embargo, aun cuando poseemos el cerebro más colosal de todos los mamíferos terrestres, también es cierto que procedemos de una línea

**** Es un error interpretar la eficiencia adaptativa de un carácter en una especie por comparación directa con el mismo carácter en otra especie supuestamente más “sofisticada”. Es dicho argumento lo que lleva a la clasificación equivocada de las especies en “superiores” e “inferiores” cuando en la realidad: 1) cada especie actual es la punta de lanza de su propia evolución y 2) en tanto las especies sean capaces de reproducirse y crecer favorablemente en su medio, están óptimamente adaptadas, pese a que sus caracteres parezcan o sean más primitivos en comparación con otras especies. Es debido a lo dicho al inicio de la nota que mucha gente, entre ellas algunos científicos, creen que de haber tenido la oportunidad y el tiempo suficiente los dinosaurios (o los chimpancés) hubieran desarrollado una inteligencia comparable a la humana, o bien que los delfines son seres superiores. Si bien es cierto que los procesos de selección tienden a favorecer la aparición del mismo carácter independientemente en diferentes linajes filogenéticos (p. ej., el ojo), este no es el caso del cerebro humano en su totalidad, ya que algunos atributos mentales (la creatividad, la sensibilidad estética, etc.) parecen ser producto de fuerzas de selección únicas —y probablemente irrepetibles— a las que estuvo sometida nuestra especie. No obstante, el panorama no es tan desconsolador para considerar que el estudio comparativo de nuestro cerebro resulte fútil, pues la evidencia muestra que los órganos mentales-cerebrales que nos caracterizan evolucionaron a partir de estructuras ya existentes (preadaptaciones o exaptaciones) en los ancestros comunes que compartimos con las diversas ramas del orden Primate.

filogenética, los primates, una de cuyas características es el gran esfuerzo que ha hecho este orden en desarrollar cerebros grandes.

Desde 1953, se ha sugerido repetidamente que la compleja vida social que llevan los primates ha constituido la presión selectiva para que estos desarrollaran una “gran inteligencia”, asociada a una extensa neocorteza cerebral (14, 34, 38, 46, 48, 84). Sin embargo, pese a lo reiterativo de la propuesta, esta teoría no arraigó sino hasta finales de los años ochenta, con la publicación de dos libros, *Primate Societies*, editado por Barbara Smuts, Dorothy Cheney, Robert Seyfarth, Richard Wrangham y Thomas Struhsaker (1987), y *Machiavellian Intelligence*, editado por Andrew Whiten y Richard Byrne (1988). *Primate Societies* reúne la primera recopilación extensa de lo que se conocía hasta entonces sobre las sociedades de los primates, e incluye desde biodiversidad, demografía y socioecología, hasta etología cognoscitiva. El segundo libro antes mencionado muestra toda la evidencia acumulada sobre la complejidad de la subsistencia al interior de los grupos de primates, y enfatiza que las capacidades cognoscitivas superiores evolucionaron como adaptaciones para lidiar con las exigencias de la vida social.

La hipótesis de la inteligencia maquiavélica no debe confundirse con el “maquiavelismo” de la psicología social. Dicho maquiavelismo es un rasgo de la personalidad definido como una “estrategia de comportamiento social que implica manipular a otros en beneficio propio, frecuentemente en contra del interés del otro”, que se contrapone a las actitudes altruistas o cooperativas (86). A decir de Byrne y Whiten (10), la inteligencia maquiavélica se refiere a las estrategias sociales complejas por las cuales un individuo busca maximizar su éxito reproductivo directo o indirecto, recurriendo para ello al uso convenenciero de comportamientos agonistas o cooperativos, según lo exija la situación. Pese a que desde 1967 Kummer (51) había descrito la manifestación de comportamientos complejos en babuinos, y para 1988 había un buen catálogo de ellos (16, 24-27, 29, 31, 33, 36, 60, 71, 72) los trabajos ciertamente no proveían medida alguna del éxito reproductivo conferido por estas conductas. El éxito reproductivo es algo muy difícil de medir en un orden caracterizado por su longevidad, pocas crías (en la gran mayoría de las especies una por parto), e intervalos entre partos relativamente largos. Además, en el que un número grande de generaciones coincide en el tiempo y vive en sociedades estructuradas. A la fecha son pocos los grupos de investigación que han podido documentar el éxito reproductivo individual en los grupos de primates que estudian (2, 41, 45); y los que lo consiguieron,

fue sólo después de largos años consecutivos, de trabajar con ellos. Silk (74) advierte esta dificultad, proponiendo, alternativamente, que si un comportamiento particular —por ejemplo el aseo social— se concentra entre parientes cercanos, es adecuado suponer que la selección de parentesco haya sido la principal presión de selección para esta conducta. De esta manera, a falta de datos sobre la relación entre comportamiento y éxito reproductivo, dicha correspondencia puede inferirse a partir de la distribución diferencial de un comportamiento particular entre los miembros del grupo. Esto, a su vez, permite atribuir a los diferentes mecanismos de selección (natural, de parentesco, sexual, etc.) el origen evolutivo de la conducta.

Si la hipótesis de que la expansión de la neocorteza y las capacidades cognitivas de los primates se debían a lo complejo de su vida social no cristalizó sino hasta el comienzo de la década de los años noventa, pese a parecer hoy tan verosímil, fue debido en primer lugar a la preponderancia de la teoría conductista iniciada por Watson y Skinner, que solamente daba cabida a explicaciones mecanicistas del comportamiento, y a la reacia oposición de las ciencias sociales en aceptar que el comportamiento social humano aparece como respuesta a una predisposición innata característica de una *dimensión* filogenética (78). Por otro lado, entre los biólogos y antropólogos físicos, la hipótesis preponderante sobre la evolución de la neocorteza en los primates, pese a no ser excluyente, era que la inteligencia se debía primordialmente a la presión selectiva de maximizar el forrajeo en hábitats complejos (54, 57). Esta hipótesis descansa en los hallazgos de los ecólogos conductuales en el sentido de que el aprendizaje y la memoria eran requisitos indispensables para forrajear óptimamente (49, 77). Finalmente, tras varias décadas de investigaciones relativamente independientes, a finales de los años ochenta se da la conjunción formal entre las principales disciplinas que conforman la médula de las ciencias cognitivas: psicología, computación, lingüística, neurofisiología y filosofía (65). Es en las ciencias cognitivas donde encajan una buena cantidad de hallazgos de la ecología conductual y, en particular, de la primatología (66).

La hipótesis del cerebro social tiene sus orígenes en el trabajo de Chance y Mead (14), quienes fueron los primeros en aventurar que la expansión de la neocorteza cerebral en primates se debía a la competencia intrasexual para conseguir pareja. A partir de entonces, toda hipótesis relacionada con la inteligencia social o no social de los primates se sustentó en el gran tamaño de sus cerebros. La hipótesis cobra fuerza a partir de los trabajos de Dunbar y colaboradores

(1, 5, 34, 35, 37, 38, 47), quienes la concibieron como una hipótesis complementaria (no alternativa) a la de la inteligencia maquiavélica. La conjetura inicial de Dunbar tenía un inconveniente, él y sus colaboradores iniciales fundamentaron sus análisis en el tamaño total de la neocorteza (corregida con relación al tamaño total del cerebro) cuando en las neurociencias era para entonces bien conocido que a diversas partes de la neocorteza se les asocia con diferentes funciones cognitivas y psicomotrices (85). Posteriormente los análisis filogenéticos relacionados con la evolución del comportamiento social, incluidos los del mismo Dunbar (47), han sido más cuidadosos al diferenciar las estructuras nerviosas y sus conexiones.

Ya en 1987 Armstrong y col. (3) habían informado que los cerebros de los primates antropoides diferían en cuanto al número de neuronas que constituyen los núcleos talámicos anteriores; en los que los animales cuyo sistema de apareamiento* es de un solo macho adulto residente (p.ej., marmosetas, “pichicos” y micos de noche) tienen mayor densidad neuronal que aquéllos cuyo sistema es multi-macho (p.ej., monos araña, papiones de sabana, macacos, gorilas o chimpancés). No obstante, los autores no aventuraron ninguna explicación funcional con respecto a estas diferencias, limitándose a señalar el paralelismo entre la morfología de los núcleos talámicos anteriores de los sistemas uni-macho y de harem con la del ser humano. Preuss (66) muestra que la corteza temporal de los primates contiene un mayor número de conexiones con la corteza prefrontal que la que se da en otros mamíferos, lo cual sugiere una habilidad acrecentada para retener la información que se procesa (memoria de trabajo) y manipular la in-

* El *sistema de apareamiento* se refiere al modo como los individuos obtienen compañeros sexuales, al número de compañeros sexuales por individuo, las características del vínculo que une a los compañeros sexuales y las pautas de cuidados materno y paterno (22). Cuando menos en el caso de los vertebrados, el tipo de sistema de apareamiento surge a partir del comportamiento de individuos en competencia para maximizar su éxito reproductivo conjuntamente con la maximización de su esfuerzo somático (supervivencia). Así, dependiendo de la disponibilidad de recursos necesarios para la supervivencia del individuo y sus crías, de la presión de depredación, la tasa sexual operativa y los patrones de deserción de uno u otro sexo, dos grandes factores influyen en la emergencia de los sistemas de apareamiento: la dispersión y el cuidado parental. La *dispersión* se refiere a la distribución diferencial de los animales, pero particularmente de las hembras, en el espacio y el tiempo. El *cuidado parental* se define como la inversión de machos y hembras, en tiempo y calidad de cuidados a las crías. Con base en estos dos factores, los sistemas de apareamiento en la gran mayoría de los animales comprenden desde la poliandria, en que una hembra se aparea simultáneamente con varios machos, hasta la poliginia, en la que un macho se aparea exclusivamente con varias hembras, pasando por la monogamia, el *lek* y la poliginia-poliandria (22). El orden de los primates presenta todos los tipos de sistemas de apareamiento conocidos (67,87), con excepción del lek, y una sola especie de este orden, el *Homo sapiens*, es capaz de abarcarlos todos (39).

formación visual sobre objetos y conespecíficos. Keverne y colaboradores (50) han publicado que en grupos de primates que naturalmente albergan más de 10 individuos en sistemas poliándricos-poligínicos, el tamaño de la neocorteza y el cuerpo estriado son mayores que en primates que viven en grupos menores o en sistemas que contienen una sola hembra adulta (p.ej., titiés o gibones). Este crecimiento es a expensas del tamaño del hipotálamo y el septum, al parecer guiado durante el desarrollo embrionario por los genes maternos, que inhiben a los genes paternos (59). Keverne y colaboradores atribuyen a la necesidad de mantener o incrementar la extensión de la matrilinea durante varias generaciones, la presión de selección que favorece el aumento de dichas estructuras. Sawaguchi (69), a su vez, encuentra que el tamaño relativo de la neocorteza es más grande en especies donde el dimorfismo sexual y la tasa sexual socionómica (número de hembras adultas/número de machos adultos que constituyen el grupo) son mayores. Sawaguchi, al igual que Chance y Mead, atribuye a la competencia intrasexual por aparearse la evolución hacia mayores tamaños relativos de la neocorteza. Además de confirmar que el tamaño de la neocorteza incrementa a la par que el tamaño del grupo social en otros órdenes de mamíferos sociales terrestres, Barton y Dunbar (5), también indican que los tamaños relativos de la amígdala y la neocorteza aumentan conforme mayor es el tamaño del grupo social de primates. En particular hallan una fuerte correlación positiva entre las conexiones del grupo cortico-lateral de los núcleos amigdalinos con la neocorteza y el tamaño del grupo social. Estas correlaciones sugieren la importancia de la modulación emocional en el manejo de la vida social. Barton (4) ha manifestado hallar diferencias en áreas del cerebro con relación a la dieta: los primates frugívoros de vida diurna tienen una corteza visual primaria mayor que los primates folívoros, en tanto que en las especies nocturnas los frugívoros tienen bulbos olfatorios y cortezas piriformes relativamente grandes. Asimismo, Barton encontró que el número de neuronas en las láminas parvocelulares del núcleo geniculado lateral aumenta en primera instancia conforme el tamaño del grupo social es mayor y sólo marginalmente en función del porcentaje de fruta incluido naturalmente en la dieta. Dado que el sistema parvocelular interviene en una vasta gama de procesos visuales de la neocorteza, en particular en aquéllos que involucran la percepción de detalles finos, Barton asocia su variabilidad con la capacidad de reconocimiento facial, así como con la percepción de la dirección de la mirada y la expresión facial de otros, pistas visuales que son funda-

mentales para la coordinación de la conducta social (12, 42, 80).

En resumen, los cada vez más minuciosos análisis de las relaciones entre los sistemas de apareamiento u otras características sociobiológicas de los primates y la alometría de sus cerebros, apoyan fuertemente la idea de que ha sido la creciente complejidad filogenética en la vida social del orden lo que propició el desarrollo de cerebros de gran tamaño relativo y la aparición de nuevas o mayores estructuras neurales. A su vez, estos hallazgos se correlacionan bien con la hipótesis de la inteligencia maquiavélica, en el sentido de que los cerebros de gran tamaño (particularmente las neocortezas) son necesarios para el procesamiento de información compleja, pasada y presente, que requiere de una salida conductual igualmente compleja.

QUÉ ES UN COMPORTAMIENTO COMPLEJO Y CUÁNTO SABEN LOS PRIMATES DE LAS RELACIONES SOCIALES

La evidencia neuroanatómica es poderosa: los primates y otros mamíferos sociales (p.ej., los carnívoros) han desarrollado tamaños relativos de neocorteza mucho mayores que los mamíferos no sociales (p.ej., insectívoros). Más allá de la neocorteza, se ha propuesto que la evolución del cerebro en mamíferos ha sido en mosaico, es decir algunas estructuras cerebrales evolucionaron a diferentes tiempos, otras coevolucionaron posiblemente en respuesta a las mismas presiones selectivas y la evolución de las estructuras cerebrales se hace a expensas de reducir el tamaño de otras ya presentes (6). No obstante, aparte de los hallazgos neuroanatómicos, para sustentar ambas hipótesis, la de la inteligencia maquiavélica y la del cerebro social, es ineludible contar también con evidencias neurofisiológicas y etológicas.

En primer lugar es necesario definir una conducta compleja. Kummer (51), inicialmente, asumió que los comportamientos complejos eran aquéllos que involucraban a más de dos animales actuando simultáneamente. Actualmente se sabe que un comportamiento complejo puede incluir un par de animales o más de dos, procediendo simultánea o secuencialmente. Ejemplos de esto son la *reconciliación* y el *consuelo* (31), el *apoyo* (28, 81) o el *sabotaje social* (58). En la *reconciliación*, tras un encuentro agresivo, alguno de los contendientes emite un acto de afiliación al otro. En el *consuelo*, tras un encuentro agresivo, un tercer animal que no participó en la pelea, emite un acto de afiliación a uno de los contendientes. El *apoyo* se observa cuando dos animales se

enzarzan en una pelea y un tercer animal se une a la contienda respaldando a uno de los contendientes en contra del otro. El apoyo se basa a su vez en las alianzas, las cuales se forman a partir de interacciones de afiliación frecuentes. Finalmente, el *sabotaje social* consiste en deshacer las interacciones de afiliación de terceros por medio de actos que van de agresiones directas a comportamientos aparentemente casuales.

Aún así descritos, hay algo más involucrado aparte de lo meramente observado en una interacción compleja. Por ejemplo, Cords (18,19) mostró experimentalmente que si no ocurre la reconciliación en macacos de cola larga, el animal de mayor rango no tolera la cercanía del subordinado durante el acceso a un recurso vital (agua) y, además, el subordinado evita acercarse al dominante cuando este bebe, prefiriendo incluso, perder su oportunidad de beber. Entre babuinos hembra (*Papio cynocephalus ursinus*), el animal que reconcilia anuncia su intención conciliatoria emitiendo un gruñido al acercarse al oponente, previo a la interacción de afiliación (17). En macacos cola de muñón la reconciliación está fuertemente sesgada por el parentesco (62), pero también por la amistad (11). En cuanto a las alianzas, los chimpancés machos de alto rango las establecen con machos de bajo rango como una estrategia para conservar su dominancia, el beneficiado resulta ser el aliado que, a su vez, asciende en la jerarquía social (25). En contraste, los macacos de bonete macho (*Macaca radiata*) participan activamente en coaliciones contra terceros, y estos apoyos son enteramente oportunistas, ya que los animales de bajo rango ayudan a animales de alto rango en contra de otros machos de bajo rango. Estos apoyos no mejoran el rango del macho que apoya, pero sirven para recibir el apoyo de los animales de rango alto en conflictos futuros, pues los machos que no apoyan tienen pocas esperanzas de ser apoyados subsecuentemente (75). Más aún, los macacos de bonete reclutan aliados entre machos que tienen mayor rango que ellos y sus oponentes, y maximizan así, las posibilidades de salir victoriosos en el conflicto, demostrando que al reclutar un partidario lo hacen con conocimiento de las relaciones de dominancia-subordinación que mantienen entre sí el oponente con el partidario, el partidario con el reclutador y el reclutador con el oponente (76). En el sabotaje social la interrupción forzada (por un tercer animal) de una afiliación, inhibe la reanudación a corto plazo de interacciones de afiliación por parte de los animales interferidos. Ya que el tiempo dedicado a la socialización está limitado por el presupuesto temporal diario (particularmente en animales en vida libre) asignado a todas las demás actividades cotidianas de supervivencia (forrajear y

trasladarse de un sitio a otro, confort y descanso), un menoscabo en el tiempo dedicado a afiliar puede traducirse, a la larga, en la finalización o fracaso de las amistades y alianzas que los animales buscan mantener o establecer.

La forma como los monos reconocen las relaciones de otros a partir de escuchar vocalizaciones es no menos compleja. Tras varios años de investigación Dorothy Cheney y Robert Seyfarth han demostrado que dos especies, los monos verdes (*Cercopithecus aethiops*) y los babuinos de sabana (*P. c. ursinus*) son capaces de entender las relaciones que vinculan a terceros a partir de escuchar vocalizaciones reproducidas desde sitios ocultos en la maleza de sus hábitats naturales. Los experimentos de Cheney y Seyfarth han demostrado que las monas son capaces de reconocer vocalizaciones reproducidas en audio de sus parientes y de sus no parientes, pero, más sorpresivamente aún: las monas que escucharon junto con las primeras la vocalización, son igualmente capaces de reconocer el parentesco guardado entre la primera mona y el emisor de la vocalización (15). Una mona que ha sido previamente aseada por otra atiende y acude con presteza al sitio del cual proviene un grito angustioso emitido por la emisora del aseo; en cambio no presta atención al mismo tipo de grito si es emitido por una hembra con la cual no tuvo una interacción de afiliación previa (71). Ocurre igual cuando a dos monas que están sentadas cerca se les hace escuchar vocalizaciones de un conflicto aparente entre dos parientes suyos. Aparte de atender hacia la fuente de sonidos y voltearse a ver una a la otra, su comportamiento posterior hacia los parientes de la otra se torna más agresivo y menos amistoso (16). De manera similar, los monos rhesus pueden reconocer a los miembros de su tropa y categorizar a los vocalizadores de acuerdo a su pertenencia a las diversas matrilineas del grupo (68).

Los trabajos mencionados arriba son algunos ejemplos, de la evidencia actual de que los primates conocen sus propias relaciones sociales, así como las de terceros y hacen uso de ese conocimiento para orientar su comportamiento social. Para poder adquirir y hacer uso de dicho conocimiento se requiere de capacidades cognoscitivas que incluyen las siguientes:

1. La memoria, cuando menos a corto y mediano plazo, de las interacciones que ocurren entre los animales de su propio grupo, incluyendo las suyas, e incluso aquéllas que observan en tropas o comunidades vecinas.
2. La capacidad de clasificar las diversas relaciones cuando menos como asociaciones de distinto grado e índole entre pares de individuos, aprendidas por medio de la frecuencia y forma de interacción entre

distintos animales, lo cual no requiere de conceptos abstractos semejantes a los usados por los observadores para su estudio (dominante-subordinado, amigo-enemigo, pariente-no pariente), sino simplemente la facultad de correlacionar “intuitivamente” uno o más eventos.

3. La capacidad de inferir relaciones transitivas del tipo $a > b > c$, aunque no lo hagan por medio de representaciones abstractas como la aquí expuesta.
4. Reconocer que el intercambio de actos de cierto tipo (p.ej., A pone cara de amenaza a B, B hace una presentación pudenda a A) son socialmente distintos del intercambio de otros tipos de actos (p.ej., A hace una presentación pudenda a B, B ase a A).
5. Colegir que al intercambio de una cierta categoría de actos o conductas con otro individuo o entre terceros, se asocia la posible ocurrencia de un intercambio de actos que incluyan a un tercero (A ase a B, B arremete contra C y A de inmediato muerde a C) o a sí mismo, en semejante situación.
6. Enfrentado ante tal escenario, el animal debe tomar una decisión y actuar conforme a disparar o prevenir (según sea el caso de un devenir favorable o desfavorable) la ocurrencia de la serie final de actos.

Aparte de la evidencia conductual, la neurobiología también ha contribuido de manera importante a confirmar que los primates cumplen con la mayoría de los supuestos arriba mencionados. En la sección subsiguiente se describen algunas evidencias neurobiológicas de importancia para la comprensión de la evolución de la neocorteza.

LO “FUTURABLE” COMO PARTE DE LA VIDA COTIDIANA DE LOS PRIMATES

Ciertamente, el valor adaptativo y de ajuste social de las conductas complejas de los primates, tales como la reconciliación o la formación de alianzas, se reconoce en las expectativas futuras que a partir de realizar dichas acciones obtiene el individuo. Esto es bien conocido en la reconciliación, en la que se ha mostrado que de no llevarse a cabo, no se da fin a la tensión existente entre los contendientes y alguno de ellos; generalmente el animal subordinado en el caso de los monos (pero no de los simios), paga las consecuencias perdiendo oportunidades de acceso a recursos vitales, tales como el agua (19). Esto en sí mismo es un menoscabo a su esfuerzo somático y, aunque no se han estudiado los efectos de la ausencia de reconciliación a mayor tiempo, no sería de extrañar que su éxito reproductivo también se viera mermado.

Ahora bien, no obstante lo importante que es la reconciliación, en la realidad gran número de conflictos no termina en un acto afectivo entre los contrincantes (30, 62), situación que también se observa en la formación de alianzas, en la que no todos los aseos sociales culminan en un apoyo durante un conflicto (75) y las lealtades cambian rápidamente en relación con las permutas en rango social de uno o ambos aliados (76). Todo lo cual sugiere que en las decisiones para llevar a cabo cualesquiera de los comportamientos antes mencionados, el animal evalúa como más importantes los efectos futuros de la conducta, que las acciones pasadas, sin que esto implique que los recuerdos, o la memoria y el aprendizaje, dejen de jugar un rol importante en las decisiones. En este sentido, de acuerdo con la hipótesis de la inteligencia maquiavélica, el animal va a obrar “según le convenga”, usando el conocimiento previo y “generando” una expectativa futura, para echar mano de alguna de las diversas tácticas o estrategias de las cuales dispone para conseguir sus fines.

La idea de que los primates actúen “pensando” a futuro es posiblemente una de las presiones de selección a las cuales se deba el incremento de la neocorteza. Los estudios de neuroanatomía comparativa, sistemas de apareamiento y comportamiento social apenas comienzan a interesarse por la estructura fina del cerebro (4, 6, 50), por lo cual sus suposiciones sobre los procesos cognoscitivos superiores, tales como predicción y toma de decisiones, en primates no humanos son aún tentativas. No obstante, las neurociencias cognoscitivas proveen datos interesantes al respecto, pese a que la mayoría de los neurobiólogos no hacen mayor énfasis sobre la historia natural de las especies con las que trabajan.

El trabajo de Brothers y Ring (9), al demostrar que neuronas distintas del sistema de núcleos talámicos difusos responden exclusivamente a la percepción visual de diferentes expresiones faciales de congéneres en los macacos cola de muñón —explícitamente a gestos emocionales—, fue uno de los primeros en sugerir que la representación mental está íntimamente ligada a la vida social y su evolución. El tálamo obtiene información “de primera mano” de los sistemas sensoriales y propioceptivos, así como de las diferentes estructuras de la neocorteza; información misma que comunica al cíngulo (sistema límbico), donde adquiere un significado emocional primario, y después es transferida a la corteza prefrontal, donde la emoción primaria adquiere las cualidades de una emoción secundaria (20). Por emociones primarias Damasio (1994) define aquellas como el miedo, el enojo, la tristeza, el disgusto y la sorpresa, cuya característica principal es la de ser

innatas y universales (cuando menos para la especie humana); en tanto que las emociones secundarias son esencialmente sociales, y corresponden a la asociación aprendida entre una situación específica con una emoción o conjunto de emociones (estas pueden ser incluso contradictorias), que se traduce por un lado en una serie de cambios corporales autónomos y no conscientes (secreción de hormonas, cambios en la presión sanguínea, etc.), y por el otro, en ruta paralela al *estado corporal emocional*. Pero también retroalimentados por dicho estado, ocurren una serie de cambios cognoscitivos y perceptuales que conducen a la expresión conductual adecuada. Brothers (8) reseña la intensa “apatía” social, la incapacidad para seguir las reglas de dominancia y la indiferencia sexual producidas por las lesiones en la corteza prefrontal de monos y chimpancés, aludiendo a una deficiencia en la “cognición social”. Un dato interesante es que las lesiones en la inmediata corteza frontal no producen ninguno de estos cambios. Más recientemente Hasegawa y colaboradores (44) han publicado que la corteza prefrontal del mono rhesus fija el tono conductual para ejecuciones futuras. En particular estos autores señalan que la actividad neuronal registrada no está ligada al presente, o sea al momento de la ejecución de la prueba, sino que, mientras unas neuronas llevan un registro de las tareas pasadas, otras parecen estar anticipando las tareas futuras no inmediatas a las cuales están condicionados los animales. Platt y Glimcher (64) han demostrado que la corteza parietal del mono rhesus, más que responder como un simple reflejo clásico del tipo sugerido por Sherrington (73) para la integración sensorio-motriz, se comporta de acuerdo a un modelo econométrico basado en la ganancia esperada (una cantidad variable de jugo) y la probabilidad de que dicha ganancia pueda ser obtenida. Estos autores muestran que la activación de las neuronas de la corteza parietal posterior incrementa conforme la ganancia y la probabilidad de ocurrencia del estímulo asociado a dicha ganancia (pequeños diódos que emiten luz de diferentes colores, cada luz asociada a una ganancia específica) aumentan, lo cual a su vez facilita la respuesta sensorio-motriz (un movimiento sacádico) de que el estímulo ha sido reconocido. Más aún, cuando los estímulos compiten (presentando dos luces simultáneamente), la orientación de los ojos se dirige y el movimiento sacádico se emite preferentemente hacia aquel estímulo asociado a la mayor ganancia.

Tal como ha señalado Platt (63), la evidencia etológica ha demostrado que las decisiones juegan un papel sumamente importante en la vida social de los primates, lo cual, en su versión neurobiológica

más sencilla (63), implica la participación de las cortezas sensoriales (p. ej., la corteza occipital), las áreas de asociación de las cortezas prefrontal y parietal, las estructuras motoras corticales y subcorticales, los ganglios basales, la corteza orbitofrontal y la corteza del cíngulo. A partir de la percepción y codificación del estímulo, el animal debe evaluar la evidencia y las perspectivas de la acción observada (áreas de asociación prefrontal y parietal), reaccionar con una respuesta conductual categórica (estructuras motoras corticales y subcorticales), evaluar los resultados de su acción (ganglios basales y cortezas orbitofrontales y del cíngulo), asignar un valor (generalmente emocional) prospectivo a la acción elegida y contrastarlos (la acción y su valor prospectivo asociados) con nuevas perspectivas de acción de los animales-estímulo (nuevamente cortezas prefrontal y parietal). Desde una perspectiva cognoscitiva todo esto implica, antes de llevar a cabo la conducta o el acto motor, la participación conjunta de la memoria y el aprendizaje, la emoción secundaria coligada al escenario social percibido, la emoción o emociones primarias que sustentan la emoción secundaria, la visión (en sentido figurado) de al menos dos “escenarios sociales futuros”: las consecuencias de actuar o no actuar, y la respuesta activa a los nuevos estímulos mediada por lo que Shallice (61) denominó el “sistema atencional de supervisión”.

Lo anterior sugiere que muchas de las funciones neocorticales de los primates han sido diseñadas para enfrentar el futuro social con la finalidad de ocultar (o adivinar) intenciones, prevenir (o llevar a cabo) el engaño táctico y predecir (o llevar a cabo) una variación sucedida impredecible de las estrategias sociales (56). No obstante, existe una diferencia sustancial entre “el escenario futuro” y el futuro real: el primero es una acción puramente mental y su correlación con la realidad depende contingentemente de la repetición del evento observado. En filosofía, a este conocimiento anticipado los estoicos y epicúreos griegos lo llamaron *prolepsis*, Cicerón lo denomina *anticipatio* y en la actualidad se conoce como lo *futurable*, en el sentido de que no es el verdadero futuro, sino lo susceptible de devenir (61). El “futuro” como un acontecimiento verosímil no existe, sino que se genera momento a momento a partir de la interacción de una infinidad de eventos deterministas, probabilísticos y aleatorios, cuya predicción reside en la aportación diferencial de estos tres tipos de eventos (de los cuales los observadores* también son partícipes)

* Por observador no me refiero aquí en particular a los investigadores de cualquier disciplina, sino a todo ser vivo cuya participación, activa o inactiva, consciente o inconsciente, introduce un elemento entrópico en el devenir del sistema que habita.

a la sucesión de acontecimientos. De ahí que, ante la imposibilidad real de predecir el futuro, los procesos de selección hayan diseñado neocortezas que trabajen sobre lo futuro. Es decir la “representación” de posibles escenarios sociales con distintas repercusiones a corto plazo sobre la vida social del individuo. Estas, a su vez, pueden estar ligadas a la supervivencia y éxito reproductivo del animal, aunque muy improbablemente el sujeto advierta dicho vínculo, ya que ni siquiera en humanos hay evidencia de una conciencia de que nuestro comportamiento social obedece a estrategias reproductivas (7). No obstante, es en el patrón de decisiones (evaluadas en la salida conductual) donde puede valorarse la causalidad última que subyace a la elección de los escenarios futuros, de manera similar a como Silk (74) ha propuesto estudiar los diversos tipos de selección que dieron origen al comportamiento social.

NUESTRO CEREBRO PRIMATE

La anterior revisión, sin pretender ser exhaustiva, intenta presentar un panorama de la integración actual de las neurociencias, la etología y la ecología dentro del marco teórico de la biología evolutiva, encaminada a responder preguntas fundamentales acerca de la esencia humana. Síntesis que fue planteada hace más de dos décadas por Lumsden y Wilson (52) y Dawkins (23), entre otros, y alentada por filósofos cognoscitivistas como Dennett (32), pero que no comenzó a tomar forma sino hasta finales del siglo pasado. Aunque la idea de que el cerebro humano es producto de la evolución, al igual que cualquier otro carácter fenotípico, data de las propuestas de Darwin (21), a la fecha todavía existe una importante controversia en torno a las presiones y la forma de selección que dieron origen a la expansión final de la neocorteza en *Homo sapiens*, ocurrida hace 2.5 millones de años (ver [55] caps. 1-4). No obstante, la investigación comparada con los géneros y especies de nuestro propio tronco filogenético ha revelado que el cerebro humano es una adaptación primordialmente desarrollada para contender con las presiones sociales típicas de nuestro orden zoológico. No solamente nuestro cerebro es de mayor tamaño que el de otros mamíferos terrestres, pero también, dentro del orden de los primates, los primates antropoides —rama a la cual pertenecemos— son los que poseen los cerebros más grandes y los sistemas sociales más complejos (4-6).

La importancia de lo anterior para la psiquiatría salta a la vista. Un elemento común a la mayoría de los trastornos mentales es la inhabilidad del aqueja-

do para enfrentarse a las evidencias sociales más básicas: la convivencia cotidiana, la cooperación o el seguimiento de convenciones sociales informales, por mencionar algunas. La integración del conocimiento sociobiológico y socioecológico a la psiquiatría fundamentaría una Historia Natural de las enfermedades mentales, algo por lo que muchos psiquiatras, como Washburn y Hamburg (82) han pugnado. De hecho, en la década pasada resurgió este intento de integración. Aparte de incontables artículos en revistas especializadas, se publicaron dos libros: *Evolutionary Psychiatry* (78) y *Darwinian Psychiatry* (53) que directamente aplican modelos evolutivos al origen y funcionalidad adaptativa de ciertas enfermedades mentales. Aunque para muchos de los profesionales de la salud mental tales elaboraciones parezcan candidas o reduccionistas, el esfuerzo de dichos autores es digno de reconocimiento en virtud de la cada vez más abundante evidencia experimental de la participación de genes específicos en la propensión a ciertas patologías psiquiátricas (43). Genes que, a reserva de asumir una actitud *neutralista*, han sido sujetos a presiones de selección para fomentar o mermar su expresión en las poblaciones humanas, como función de las ventajas (o desventajas) adaptativas que proveen a los individuos que los poseen.

REFERENCIAS

1. AIELLO LC, DUNBAR RIM: Neocortex size, group size, and the evolution of language. *Current Anthropology*, 34:184-193, 1993.
2. ALTMANN J, SAPOLSKY R, LICHT P: Baboon fertility and social status. *Nature*, 377:688-689, 1995.
3. ARMSTRONG E, CLARKE MR, HILL EM: Relative size of the anterior thalamic nuclei differentiates anthropoids by social system. *Brain Behavior Evolution*, 30:263-271, 1987.
4. BARTON RA : Evolutionary ecology of the primate brain. En: Lee PC (eds.). *Comparative Primate Socioecology*. Cambridge University Press, pp. 167-203, Cambridge, 1999.
5. BARTON RA, DUNBAR RIM: Evolution of the social brain. En: Whiten A, Byrne RW (eds.). *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations*. Cambridge University Press, pp. 240-263, Cambridge, 1997.
6. BARTON RA, HARVEY PH: Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature*, 405:1055-1058, 2000.
7. BOSSONG B: Gender and age differences in inheritance patterns. Why men leave more to their spouses and women more to their children: an experimental analysis. *Human Nature*, 12:107-122, 2001.
8. BROTHERS L : Neurophysiology of the perception of intentions by primates. En: Gazzaniga MS (eds.). *The Cognitive Neurosciences*. The MIT Press, pp. 1107-1116, Cambridge, 1995.
9. BROTHERS L, RING B: A neuroethological framework for the representation of minds. *J Cognitive Neuroscience*, 72:132-144, 1992.
10. BYRNE RW, WHITEN A : Machiavellian intelligence. En:

- Whiten A, Byrne RW (eds.). *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations*. Cambridge University Press, pp. 1-23, Cambridge, 1997.
11. CALL J, AURELI F, DE WAAL FBM: Reconciliation patterns among stumptailed macaques: a multivariate approach. *Animal Behaviour*, 58:165-172, 1999.
 12. CALL J, HARE B, TOMASELLO M: Chimpanzee gaze following in an object choice task. *Animal Cognition*, 1:89-100, 1999.
 13. CHANCE MRA: Attention structure as the basis of primate rank orders. *Man*, 2:503-518, 1967.
 14. CHANCE MRA, MEAD AP: Social behavior and primate evolution. *Symposia of the Society for Experimental Biology Evolution*, 7:395-439, 1953.
 15. CHENEY DL, SEYFARTH RM: Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Animal Behaviour*, 28:362-367, 1980.
 16. CHENEY DL, SEYFARTH RM: Recognition of other individuals' social relationships by female baboons. *Animal Behaviour*, 58:67-75, 1999.
 17. CHENEY DL, SEYFARTH RM, SILK JB: The role of grunts in reconciling opponents and facilitating interactions among adult female baboons. *Animal Behaviour*, 50:249-257, 1995.
 18. CORDS M: Resolution of aggressive conflicts by immature male long-tailed macaques. *Animal Behaviour*, 36:1124-1135, 1988.
 19. CORDS M: Post-conflict reunions and reconciliation in long-tailed macaques. *Animal Behaviour*, 44:57-61, 1992.
 20. DAMASIO AR: *Descartes' Error*. G.P. Putnam's Sons, Nueva York, 1994.
 21. DARWIN C: *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, Londres, 1871.
 22. DAVIES NB: Mating systems. En: Krebs JR, Davies NB (eds.). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, pp. 263-294, Oxford, 1993.
 23. DAWKINS R: *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford, 1976.
 24. DE WAAL FBM: Straight-aggression and appeal-aggression in *Macaca fascicularis*. *Experientia*, 32:1268-1270, 1976.
 25. DE WAAL FBM: *Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes*. Harper and Row, Nueva York, 1982.
 26. DE WAAL FBM: Coping with social tension: sex differences in the effect of food provision to small rhesus monkey groups. *Animal Behaviour*, 32:765-773, 1984.
 27. DE WAAL FBM: Deception in the natural communication of chimpanzees. En: Mitchell RW, Thompson NS (eds.). *Deception*. State University of New York Press, pp. 221-244, Albany, 1985.
 28. DE WAAL FBM: Dynamics of social relationships. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds.). *Primate Societies*. The University of Chicago Press, pp. 421-430, Chicago, 1987.
 29. DE WAAL FBM: Tension regulation and nonreproductive functions of sex among captive bonobos (*Pan paniscus*). *National Geographic Research*, 3:318-335, 1987.
 30. DE WAAL FBM, REN R: Comparison of the reconciliation behaviour of stumptail and rhesus macaques. *Ethology*, 78:129-142, 1988.
 31. DE WAAL FBM, VAN ROOSMALEN A: Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 5:55-66, 1979.
 32. DENNETT DC: *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. Simon & Schuster, Nueva York, 1995.
 33. DOLBY GR: The ultrastructural relation: a synthesis of the functional and structural relations. *Biometrika*, 63:39-50, 1976.
 34. DUNBAR RIM: Coevolution of neocortical size, group size and language in humans. *Behavioral Brain Sciences*, 11:681-735, 1993.
 35. DUNBAR RIM: Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *J Human Evolution*, 28:287-296, 1995.
 36. DUNBAR RIM: The mating system of callithricid primates: I. Conditions for the coevolution of pair bonding and twinning. *Animal Behaviour*, 50:1057-1070, 1995.
 37. DUNBAR RIM: *Grooming, Gossip, and the Evolution of Language*. Harvard University Press, Cambridge, 1997.
 38. DUNBAR RIM: The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, 6:178-190, 1998.
 39. FOLEY RA, LEE PC: Finite social space, evolutionary pathways and reconstructing hominid behavior. *Science*, 243:901-906, 1989.
 40. FUTUYMA DJ: *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, 1986.
 41. GOODALL J: *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Belknap, Cambridge, 1986.
 42. HARE B, CALL J, AGNETTA B, TOMASELLO M: Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour*, 59:771-785, 2000.
 43. HARIRI AR, MATTAY VS, TESSITORE A, KOLACHANA B, FERA F, GOLDMAN D, EGAN ME, WEINBERGER DR: Serotonin transporter genetic variation and the response of the human amygdala. *Science*, 297:400-403, 2002.
 44. HASEGAWA RP, BLITZ AM, GELLER NL, GOLDBERG ME: Neurons in monkey prefrontal cortex that track past or predict future performance. *Science*, 290:1786-1789, 2000.
 45. HEYMAN EC, SOINI P: Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and the number of adult males. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 46:400-404, 1999.
 46. HUMPHREY NK: The social function of intellect. En: Bateson PPG, Hinde RA (eds.). *Growing Points in Ethology*. Cambridge University Press, pp. 303-317, Cambridge, 1976.
 47. JOFFE TH, DUNBAR RIM: Visual and socio-cognitive information processing in primate brain evolution. *Proceedings Royal Society London B*, 264:1303-1307, 1997.
 48. JOLLY A: Lemur social behavior and primate intelligence. *Science*, 153:501-506, 1966.
 49. KAMIL AC: Optimal foraging theory and the psychology of learning. *American Zoologist*, 23:91-302, 1983.
 50. KEVERNE EB, MARTEL FL, NEVISON CM: Primate brain evolution: genetic and functional considerations. *Proceedings Royal Society London B*, 263:689-696, 1996.
 51. KUMMER H: Tripartite relations in hamadryas baboons. En: Altmann SA (eds.). *Social Communication Among Primates*. Chicago University Press, pp. 63-71, Chicago, 1967.
 52. LUMSDEN CJ, WILSON EO: *Genes, Mind, and Culture*. Harvard University Press, Cambridge, 1981.
 53. MCGUIRE M, TROISI A: *Darwinian Psychiatry*. Oxford University Press, Nueva York, 1998.
 54. MENZEL CR: Primates' knowledge of their natural habitat: as indicated by foraging. En: Whiten A, Byrne RW (eds.). *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations*. Cambridge University Press, pp. 207-239, Cambridge, 1997.
 55. MILLER G: *The Mating Mind*. Anchor Books, Nueva York, 2001.
 56. MILLER GF: Protean primates: the evolution of adaptive unpredictability in competition and courtship. En: Byrne RW, Whiten A (eds.). *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations*. Cambridge University Press, pp. 312-340, Cambridge, 1997.
 57. MILTON K: Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*, 83:534-548, 1981.
 58. MONDRAGON-CEBALLOS R: Interfering in affiliations: sabotaging by stumptailed macaques, *Macaca arctoides*. *Animal Behaviour*, 61:1179-1187, 2001.

59. MOORE T, HAIG D: Genomic imprinting in mammalian development: a parental tug of war. *Trends in Genetics*, 7:45-49, 1991.
60. NÔE R, DE WAAL FBM, VAN HOOFF J: Types of dominance in a chimpanzee colony. *Folia Primatologica*, 34:90-110, 1980.
61. PEREZ-RINCON H: La anticipación. Fenomenología y clínica. *Salud Mental*, 5:53-58, 1994.
62. PEREZ-RUIZ A, MONDRAGON-CEBALLOS R: Rates of reconciliatory behaviors in stump-tail macaques: effects of age, sex, rank and kinship. En: Roeder JJ, Thierry B, Anderson JR, Herrenschmidt N (eds.). *Current Primatology. Volume II. Social Development, Learning and Behaviour*. Université Louis Pasteur, pp. 147-155, Estrasburgo, 1994.
63. PLATT ML: Neural correlates of decisions. *Current Opinion Neurobiology*, 12:141-148, 2002.
64. PLATT ML, GLIMCHER PW: Neural correlates of decision variables in parietal cortex. *Nature*, 400:233-238, 1999.
65. POSNER MI: *Foundations of Cognitive Science*. MIT Press, Cambridge, 1989.
66. PREUSS TM: The role of the neurosciences in primate evolutionary biology. En: Macphie RSDE (eds.). *Primates and their Relatives in Phylogenetic Perspective*. Plenum Press, pp. 333-362, Nueva York 1993.
67. PUSEY AE, PACKER C: Dispersal and philopatry. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds.). *Primate Societies*. The University of Chicago Press, pp. 250-266, Chicago, 1987.
68. RENDALL D, RODMAN PS, EMOND RE: Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkey (*Macaca mulatta*) vocalizations. *Animal Behaviour*, 51:1007-1015, 1996.
69. SAWAGUCHI T: Possible involvement of sexual selection in neocortical evolution of monkeys and apes. *Folia Primatologica*, 68:95-99, 1997.
70. SEARLE JR: *The Rediscovery of Mind*, New York Review Books, Nueva York, 1988.
71. SEYFARTH RM, CHENEY DL: Grooming, alliances, and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308:541-543, 1984.
72. SEYFARTH RM, CHENEY DL, MARLER P: Monkey responses to three different alarm calls: evidence for predator classification and semantic communication. *Animal Behaviour*, 28:1070-1094, 1980.
73. SHERRINGTON C: *The Integrative Action of the Nervous System*. Yale University Press, New Haven, 1906.
74. SILK JB: Social behavior in an evolutionary perspective. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds.). *Primate Societies*. The University of Chicago Press, pp. 318-329, Chicago, 1987.
75. SILK JB: Does participation in coalitions influence dominance relationships among male bonnet macaques? *Behaviour*, 126:171-189, 1993.
76. SILK JB: Male bonnet macaques use information about third-party rank relationships to recruit allies. *Animal Behaviour*, 58:45-51, 1999.
77. STEPHENS DW, KREBS JR: *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, 1986.
78. STEVENS A, PRICE J: *Evolutionary Psychiatry*. Routledge, Londres, 2000.
79. TATTERSALL I: *Becoming Human*. Harcourt Brace and Co., San Diego, 1998.
80. TOMASELLO M, CALL J, HARE B: Five species of nonhuman primates follow the visual gaze of conspecifics. *Animal Behaviour*, 55:1063-1069, 1998.
81. WALTERS JR, SEYFARTH RM: Conflict and cooperation. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds.). *Primate Societies*. The University of Chicago Press, pp. 306-317, Chicago, 1987.
82. WASHBURN SL, HAMBURG DA: The implications of primate research. En: Devore I (eds.). *Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes*. Holt, Rinehart and Winston, pp. 607-622, Nueva York, 1965.
83. WATTS I: The origin of symbolic culture. En: Dunbar RIM, Knight C, Power C (eds.). *The Evolution of Culture*. Rutgers University Press, pp. 113-146, New Brunswick, 1999.
84. WHITEN A, BYRNE RW: The manipulation of attention in primate tactical deception. En: Byrne RW, Whiten A (eds.). *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans*. Clarendon Press, pp. 211-223, Oxford, 1988.
85. WILLIAMS PL, WARWICK R: *Functional Neuroanatomy of Man*. W.B. Saunders, Philadelphia, 1975.
86. WILSON DS, NEAR D, MILLER RR: Machiavellianism: a synthesis of the evolutionary and psychological literatures. *Psychological Bulletin*, 119:285-299, 1996.
87. WRANGHAM R: *Evolution of Social Structure*. En: Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT (eds.). *Primate Societies*. The University of Chicago Press, pp. 282-295, Chicago, 1987.