Universitat de les Illes Balears

Facultat de Ciències

Memòria del Treball de Fi de Grau

Inteligencia en aves: Teorías de la mente en córvidos

Sergio López Linares

Grau de Biologia

Any acadèmic 2013-14

DNI de l'alumne:43187964J

Treball tutelat per Rubén Víctor Rial Planas
Departament de Biologia

[X] S'autoritza la Universitat a incloure el meu treball en el Repositori Institucional per a la seva consulta en accés obert i difusió en línea, amb finalitats exclusivament acadèmiques i d'investigació

Paraules clau del treball:
Teorías de la mente, meta herramienta, encefalización, córvidos

ÍNDICE

1. **Abstract/Resumen……..4**
2. **Introducción……...5**
3. **Cerebro……...7**
   - **3.1. Evolución del cerebro……..7**
   - **3.2. Visión clásica vs visión actual…….……8**
   - **3.3. Indicadores de la capacidad mental de diferentes especies…….…...…10**
     - **3.3.1. Tamaño y número de neuronas, densidad y longitud de conexiones…….…...10**
     - **3.3.2. Cociente de encefalización……..…..….10**
     - **3.3.3. Índice de Portmann……..…..…11**
4. **Morfología y comportamiento..……..……..11**
   - **4.1. Uso de herramientas……..……..11**
   - **4.2. Características anatómicas……..…...…12**
   - **4.3. Selección y modificación de herramientas…….……...13**
   - **4.4. Uso de meta-herramientas…….……13**
   - **4.5. Aprendizaje social…….…..15**
5. **Teorías de la mente…….…..16**
   - **5.1. Introducción……...…….…16**
   - **5.2. Pruebas de TM en cuervos mediante experimentos "adivinador-conocedor"….…16**
     - **5.2.1. Respuesta de los almacenadores……..…17**
     - **5.2.2. Respuesta de los observadores……..…17**
     - **5.2.3. Conclusiones…….……17**
   - **5.3. Controversia…….…..18**
6. **Propuesta de experimento…….……..18**
   - **6.1. Animales…….…19**
   - **6.2. Equipos……19**
   - **6.3. Diseño experimental…….……..19**
   - **6.4. Ejemplos y conclusiones……...……..22**
7. **Conclusiones del trabajo……..25**
8. **Referencias…….……...26**

1.-Abstract

Abstract

Many myths worldwide suggest that crows are very intelligent. Oppositely, traditional science considers that the avian brain has a low development and its cognitive capabilities are low too. However, this point of view suffered a dramatic change after the recent studies on the anatomical structure of the avian brain. The reason leading this change was the interest on how the intelligence has evolved. Neuroscientists had to be free from obsolete evolutionary ideas such as the Scala naturae. Nevertheless, the old ideas maintain still a stronghold not only in lay people, but also in many scientists. The present study is an approach to the new ideas on the structure of the avian brain and its consequences on the intellectual and cognitive abilities of corvids, an avian group that excels over the rest of birds.

Cognition can be described as the ability to acquire process and store information which can later be used to influence the decision making. The recent experimental work with corvids has shown that they are able to show sophisticated psychological processes, such as complex learning, with high capacity for memory and reasoning. They are able to manipulate and even predict environmental regularities. Such processes are consequences of applying general principles obtained from previous experience to solve new problems. For example, corvids have the ability to make tools even in non-natural environments departing from materials that cannot be found in the wild. They also perform tasks using metatools, i.e. tools used to get another tool to get food. The capabilities listed above and the fact that these birds live in complex societies with strong inter individual relationships, suggest the presence of Theories of mind in corvids, i.e,, departing from the observation of the behavior of other individuals of the group, they are able to make inferences on their mental state.

Resumen

Muchos mitos extendidos por todo el mundo reconocen una gran inteligencia en los córvidos. Por el contrario, la ciencia tradicional considera que el cerebro de las aves tiene un bajo desarrollo y sus capacidades cognitivas son consecuentemente bajas. Este punto de vista ha sufrido un dramático cambio tras los estudios sobre la estructura anatómica del cerebro de las aves. La razón que ha dirigido este cambio ha sido el interés en la evolución de la inteligencia. Los neurocientíficos han tenido que abandonar algunas ideas evolutivas obsoletas, lates como las que subyacen en el concepto de la *Scala naturae*. A pesar de todo, las viejas ideas aún se mantienen, no sólo en personas poco formadas, sino también en muchos científicos. El presente estudio constituye una aproximación a las nuevas ideas sobre la estructura del cerebro de las aves y sus consecuencias sobre las capacidades intelectuales y cognitivas de los córvidos, un grupo de aves que destaca sobre el resto de aves.

La cognición puede describirse como la capacidad de adquirir, procesar y conservar información que luego puede utilizarse para influir en la toma de decisiones. Los estudios experimentales recientes sobre los córvidos han demostrado que son capaces de realizar procesos psicológicos muy sofisticados como los aprendizajes complejos, con una gran capacidad de memoria y razonamiento. Son capaces de manipular e incluso predecir las regularidades del ambiente. Estos procesos son consecuencia de la capacidad para aplicar principios generales, obtenidos a partir de experiencias previas, para resolver problemas nuevos. Por ejemplo, los córvidos poseen la capacidad para fabricar herramientas incluso en ambientes artificiales usando materiales que no se encuentran en su ambiente natural. Además, realzan tareas usando meta-herramientas, es decir, herramientas para obtener nuevas herramientas con

las que conseguir alimentos. Las capacidades mencionadas anteriormente, y el hecho de que estas aves viven en sociedades complejas, con fuertes relaciones interindividuales, sugieren la presencia de Teorías de la mente. Es decir, que pariendo de la observación del comportamiento de otros individuos del grupo son capaces de realizar inferencias sobre el estado mental de otros individuos.

2.-Introducción.

Muchas historias antiguas contienen algo de verdad, algunas no. Uno de los avances más interesantes en la inteligencia animal durante los últimos 20 años, es la afirmación de que la inteligencia atribuida a los córvidos en la mitología y el folclore tiene alguna base real (Taylor, 2014). Esopo, en su fábula "El cuervo y la jarra" sugirió que estas aves son muy intuitivas. La mitología nórdica nos cuenta la historia de dos cuervos Hugin (pensamiento) y Munin (memoria), que son enviados cada amanecer por el dios Odín a volar hasta los confines de la Tierra para regresar al anochecer y susurrarle al oído lo que han visto (Bellows, 2004; Jelbert et al. 2014).

En los últimos años se ha mejorado el entendimiento sobre la evolución de la mente humana y sus atributos únicos. No sólo eso, sino también se han identificado capacidades cognitivas complejas en algunas especies que poseen cerebros grandes, las cuales han evolucionado a partir de la resolución de desafíos que requieren una mente flexible (Horik & Emery, 2011). La forma en que los animales responden a los cambios varía considerablemente, desde niveles elementales, como los reflejos, hasta procesos psicológicos complejos como la memoria, el razonamiento o la manipulación del entorno (Horik & Emery, 2011). La cognición se puede describir como la capacidad para adquirir, procesar, y retener la información que luego puede ser usada para la toma de decisiones (Shettleworth 2019). Tales procesos se infieren comúnmente en los animales al aplicar principios generales obtenidos a partir de experiencias para resolver problemas nuevos (Horik & Emery, 2011).

La búsqueda de inteligencia en los animales, tradicionalmente se centraba en nuestros parientes más cercanos, los grandes simios (Emery 2005). A pesar de los enormes avances en los campos de la biología evolutiva y neurobiología en las últimas décadas, todavía estamos luchando por escapar del punto de vista del siglo XIX sobre la evolución del cerebro. Aunque la mayoría de las personas informadas rechazan esas ideas, muchas de las teorías contemporáneas se basan implícitamente en la perspectiva de la *scala naturae* (Deacon 1990). Dicha escala sitúa al ser humano en la cumbre, después a los simios, delfines, aves, reptiles, peces, anfibios e insectos debajo, en ese orden. Por tanto, se asume que la cognición compleja está relacionada con eventos evolutivos recientes dejando así a las aves relegadas a ser utilizadas como modelos de aprendizaje asociativo sencillo (Hodos & Campbell, 1969; Emery & Clayton, 2005). Los procesos simples como la habituación, se encuentran compartidos por todas las especies. En cambio, el condicionamiento, la resolución de problemas y la formación de conceptos abstractos están restringidos a especies con mayores capacidades cognitivas (Horik & Emery, 2011).

El comportamiento puede estar influenciado por factores extenos (Chittka & Niven, 2009; Bitterman, 1975). Por ejemplo, las especies polígamas necesitan un rango mayor de terreno para procrear con éxito, al contrario que las monógamas. Como resultado, las diferencias ecológicas pueden condicionar las habilidades de memoria espacial (Horik & Emery, 2011).

La familia Corvidae comprende los cuervos, las urracas, los arrendajos y los rabilargos entre otros. En total esta familia contiene 117 especies, de las cuales, 40 son cuervos. Esta familia forma parte del núcleo Corvoidea, un grupo de paseriformes que se originó en Papúa (Nueva Guinea) hace 50 millones de años (Ma) y luego irradió desde allí al resto del globo (Jønsson et al. 2011). El género *Corvus* surgió hace 11 millones de años aproximadamente en el Paleártico (Jønsson et al. 2012). Estas aves comparten características asociadas a un procesamiento cognitivo avanzado, con un gran telencéfalo, una sociabilidad compleja, longevidad y desarrollo lento, por lo que las crías requieren de

unos cuidados prolongados por parte de los padres hasta adquirir la independencia alimentaria (Emery & Clayton, 2004).

Los córvidos son notables entre otras aves porque son capaces de producir comportamientos complejos. En general, superan a cualquier otro grupo un gran número de comportamientos innovadores en la búsqueda de alimento y el uso de herramientas que (Lefebvre et al. 2004). Por ejemplo, manufacturan sus herramientas en una forma tridimensional particular usando una secuencia de comportamientos (Hunt & Gray, 2004; Beck et al. 2012). Además, son únicos, junto con los seres humanos, en su capacidad para fabricar ganchos. Poseen un telencéfalo desarrollado, lo cual sugiere una alta capacidad para los comportamientos innovadores y la toma de decisiones (Lefebvre et al. 2004) con flexibilidad mental, capacidad para aprender rápido y adaptarse a las irregularidades del entorno. Por ejemplo, el cascanueces americano (*Nucifraga columbiana*) es capaz de enterrar hasta 33.000 semillas de pino en el suelo antes del invierno y recuperarlas meses después (Balda et al. 1996). Podemos concluir que el hecho de enocntrar nuevas fuentes de alimentos, diferenciarlas de aquellas que son efímeras, desarrollar técnicas de sustracción así como el uso de herramientas beneficia a la hora de conseguir recursos adicionales (Horik & Emery, 2011).

Los córvidos viven en grandes sociedades (Emery 2004; Emery et al. 2007) en las que los miembros del grupo reconocen a los demás, con la jerarquía que cada uno posee dentro del grupo y tienen sólidas relaciones a largo plazo. Además, son capaces de rastrear las relaciones sociales de otros. Estos comportamientos requieren de estructuras nerviosas especializadas para procesar tanta información (Humphrey 1976). En esta línea, (Burish et al. 2004) observaron que el tamaño relativo del telencéfalo de las especies “transaccionales” (aquellas que reconocen individuos, poseen memoria social, etc.) es relativamente mayor que el de las especies solitarias, las que forman bandadas y las coloniales. De la misma forma. Emery (2004) reconoce que las especies que desarrollan relaciones sociales estables se enfrentan a demandas cognitivas que las especies solitarias no tienen y esta capacidad cognitiva debe tener un papel importante en el mantenimiento de relaciones a largo plazo. La cooperación y coordinación en la interacción diádica se conoce como inteligencia de relaciones y permite a los individuos conocer las sutilezas del comportamiento de su compañero obteniendo así una ventaja competitiva. Socializando, los animales pueden intercambiar comportamientos innovativos a través de la observación y el aprendizaje social (Horik & Emery, 2011).

En los mamíferos, se ha observado que los primates frugívoros tienden a tener un cerebro mayor al de los folívoros (fitófagos), ya que, viviendo en territorios muy extensos, necesitan memorizar más variaciones espaciales y temporales para la adquisición de fruta. En cambio, las hojas son abundantes todo el año y se consiguen en territorios más pequeños (Harvey et al. 1980). De forma similar, la cognición espacial necesaria para almacenar comida en las aves determina un aumento de tamaño cerebral. Sin embargo, algunas de estas afirmaciones han sido controvertidas (Healy & Rowe, 2007) porque hay ejemplos en los que un gran territorio no siempre es un buen predictor de un gran cerebro. En los grandes simios, las variables ecológicas parecen tener un importante rol en la evolución de la inteligencia y, similarmente, en los córvidos y los psitaciformes, la evolución de la inteligencia parece estar correlacionada con la habilidad para responder con flexibilidad ante un ambiente siempre cambiante. Ambos grupos se enfrentan a muchos de los problemas ecológicos con los que se enfrentan también los primates. Sin embargo, los córvidos y los psitaciformes no sólo viven en entornos variables similares a las de los primates arbóreos (Forshaw, 1989), sino que además, se extienden por todo el mundo (Madge & Burn, 1994), lo cual sugiere que necesitan adaptarse a un conjunto mayor de ambientes diferentes. Esta elevada presión ecológica debe haber facilitado el desarrollo de capacidades cognitivas de alto nivel.

Sin embargo, la comparación entre especies de grupos muy diferentes presenta numerosos problemas y es preciso tener en cuenta numerosas variables y restricciones, de tipo ecológico y fisiológico Por ejemplo el tamaño del cerebro está menos limitado en un animal terrestre que en uno que tenga que volar. (Emery 2005) y, considerando diferentes regiones cerebrales, se reconoce, por ejemplo, la importancia del hipocampo en relación con la orientación espacial (Basil et al. 1996; Colombo & Broadbend 2000; Healy & Krebs 1992). Esto exige estudiar diferencias en áreas

cerebrales específicas para obtener información más precisa que la que se obtiene a partir del tamaño cerebral total.

3.-El cerebro

3.1.-Evolución del cerebro

El cerebro de todos los vertebrados ha seguido un patrón evolutivo general común, partiendo de la estructura segmentaria original del phylum. Esta estructura determina que los diferentes somites de la cuerda nerviosa dorsal controlen la actividad de los músculos y los sistemas sensoriales del mismo somite. Así, en los vertebrados más primitivos, cada segmento de la cuerda espinal tiene una gran autonomía. Sin embargo, la motilidad de un cuerpo más largo que ancho forzó la encefalización, un proceso que determinó la localización de los principales sistemas sensoriales y las áreas de análisis correspondientes en el polo anterior del organismo. Una consecuencia de la encefalización fue la necesidad de desarrollar vías rápidas de comunicación entre el encéfalo anterior y las neuronas motoras de la médula espinal. Así, en la médula conviven neuronas cortas primitivas, contenidas en un único segmento y también vías que, con la evolución fueron cada vez más largas. Esta es la situación que se observa en los reptiles y las aves actuales, que se encuadran en un único grupo primitivo, los saurópsidos. En estos animales, el encéfalo presenta las cinco vesículas primitivas: Prosencéfalo, Diencéfalo, Mesencéfalo, Rombencéfalo (Cerebelo y puente) y Mielencéfalo (Bulbo raquídeo) con cierto grado de especialización (Figura 1). Así, el prosencéfalo es fundamentalmente olfativo, si bien en todos los amniotas también recibe información visual, auditiva y somestésica (Butler & Hodos, 2005). Por su parte, el mesencéfalo es visual y, en menor medida, auditivo, mientras que el rombencéfalo es responsable de la audición y, sobre todo, del sistema vestibular y propioceptivo. En relación con la motricidad, los amniotas poseen numerosas vías cortas intraespinales (ya mencionadas) y largas que recogen toda la información recibida por los diferentes sistemas sensoriales cefálicos y la integran en los sistemas motores del tallo encefálico (que se extiende desde el diencéfalo-mesencéfalo hasta el bulbo) los cuales se agrupan dentro de la llamada formación reticular, siendo la substancia negra mesencefálica uno de los principales centros de coordinación motora.

Así, las líneas motoras más rápidas de los reptiles y las aves tienen una primera neurona en el telencéfalo (para el olfato) en el mesencéfalo (para la visión) y en el rombencéfalo (para la audición y el equilibrio). Esta primera neurona hace sinapsis en la formación reticular del tallo y de aquí llega por dos caminos a las motoneuronas de la médula, un camino rápido con una neurona larga retículo-espinal y una cadena de múltiples neuronas de axón corto, las vías espino-espinales intrínsecas de la médula.

En los amniotas primitivos (y en los reptiles actuales) el telencéfalo tiene dos componentes principales: la Corteza o Palio y los Ganglios Basales. Esta corteza tiene una única capa de neuronas y por debajo de esta se encuentran los ventrículos laterales (Figura 2) por debajo de los cuales hay una serie de núcleos que reciben el nombre genérico de Ganglios Basales o también Complejo Estriado (aunque, como se verá, no tiene estrías). Estos Ganglios basales son la vía de salida principal del telencéfalo y hacen sinapsis, como se ha dicho, en la formación reticular mesencefálica (Reiner et al. 1984).

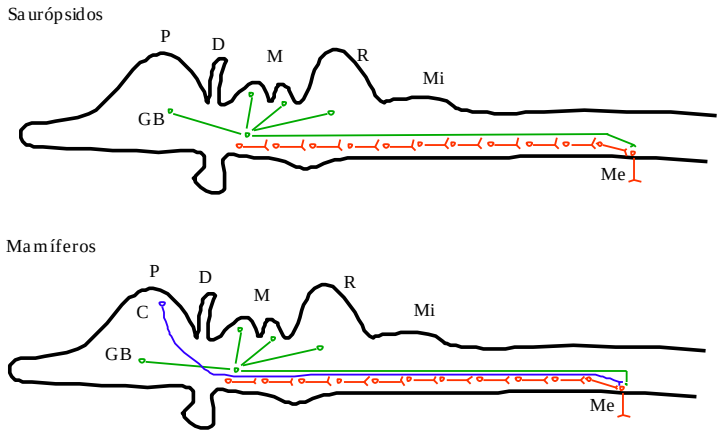

Figura 1. Diferencias básicas entre el cerebro de los Saurópsidos y los mamíferos. En rojo se ha representado la vía multisináptica primitiva, en verde la retículo espinal y en azul la cortico-espinal (piramidal) exclusiva de mamíferos. P: Prosencéfalo, D: Diencéfalo, M: Mesencéfalo, R: Rombencéfalo, Mi: Mielencéfalo, C: Corteza, GB: Ganglios Basales, Me: Motoneurona espinal.

En los amniotas primitivos (y en los reptiles actuales) el telencéfalo tiene dos componentes principales: la Corteza o Palio y los Ganglios Basales. Esta corteza tiene una única capa de neuronas y por debajo de esta se encuentran los ventrículos laterales por debajo de los cuales hay una serie de núcleos que reciben el nombre genérico de Ganglios Basales o también Complejo Estriado (aunque, como se verá, no tiene estrías). Estos Ganglios basales son la vía de salida principal del telencéfalo y hacen sinapsis, como se ha dicho, en la formación reticular mesencefálica.

A partir de este esquema básico, las aves desarrollaron el telencéfalo de una forma extraordinaria. Sin embargo, la región cortical, que en las aves recibe el nombre Wulst, no sufrió cambios apreciables. Sin embargo, el resto de cambios tuvo una gran importancia en el desarrollo del comportamiento.

En los mamíferos el desarrollo es básicamente similar aunque hay algunas diferencias de importancia en el telencéfalo. En primer lugar, la corteza pasó de ser unilaminada a ser multilaminada, con seis capas neuronales (Neocortex) y en ella se organizaron las áreas de control de todas las modalidades sensoriales en detrimento de la visión, la audición y la sensibilidad somestésica de las regiones subtelencefálicas. En segundo lugar, se desarrollaron unas nuevas líneas motoras, los haces córtico-espinales, también llamados piramidales. Como esos axones están fuertemente mielinizados, dejan ver unas estrías claras en los cortes histológicos de los ganglios basales, lo que determinó el nombre de Complejo estriado. Como se ve, al no haber líneas cortico espinales ni aves, ni en reptiles, sus ganglios basales no pueden tener estrías, a pesar de lo cual el nombre se ha extendido a estos grupos.

A partir de este resumen de la estructura general del cerebro de los amniotas y su diferenciación en las aves y los mamíferos actuales, Edinger, el padre de la neuroanatomía comparada, formuló una teoría sobre la evolución del cerebro. Dicha teoría formó la base de una nomenclatura que se ha utilizado para definir las subdivisiones cerebrales de todos los vertebrados (Edinger 1888) y dio lugar a numerosos términos que todavía están en uso: paleostriado, archistriado, neoestriado etc. (Jarvis & et al. 2005).

De acuerdo con esta teoría, el telencéfalo aviar se compone, casi en su totalidad, de ganglios basales. Dado que los ganglios basales de los mamíferos están involucrados sólo en el comportamiento instintivo y dado que la corteza de las aves no alcanza mucho desarrollo, se consideró que su comportamiento no podía ser muy flexible, dominando los instintos, pero con poca capacidad para el comportamiento maleable, que sólo podía existir en los mamíferos gracias al desarrollo del neocortex multilaminado (Jarvis & et al. 2005).

3.2.-Visión clásica vs visión actual

Una de las razones de la visión clásica, pero incorrecta, del cerebro de las aves, es la confusa terminología empleada para nombrar las regiones del telencéfalo.

Edinger y otros neurobiólogos comparativos pioneros, combinaron el concepto Darwiniano de la evolución con la "scala naturae" de Aristóteles, dando así lugar a las ideas evolutivas de progreso unilineal del siglo XIX (Northcutt 2001). Hoy, estas ideas se han abandonado. Nadie la clasificaría los delfines, conejos, topos, caballos, murciélagos y gibones de acuerdo a una escala lineal en función, por ejemplo, de la eficiencia del aparato locomotor. Es evidente que las habilidades del aparato locomotor de cada especie, están diversamente especializadas para la locomoción a través de sustratos muy diferentes (Deacon 1990).

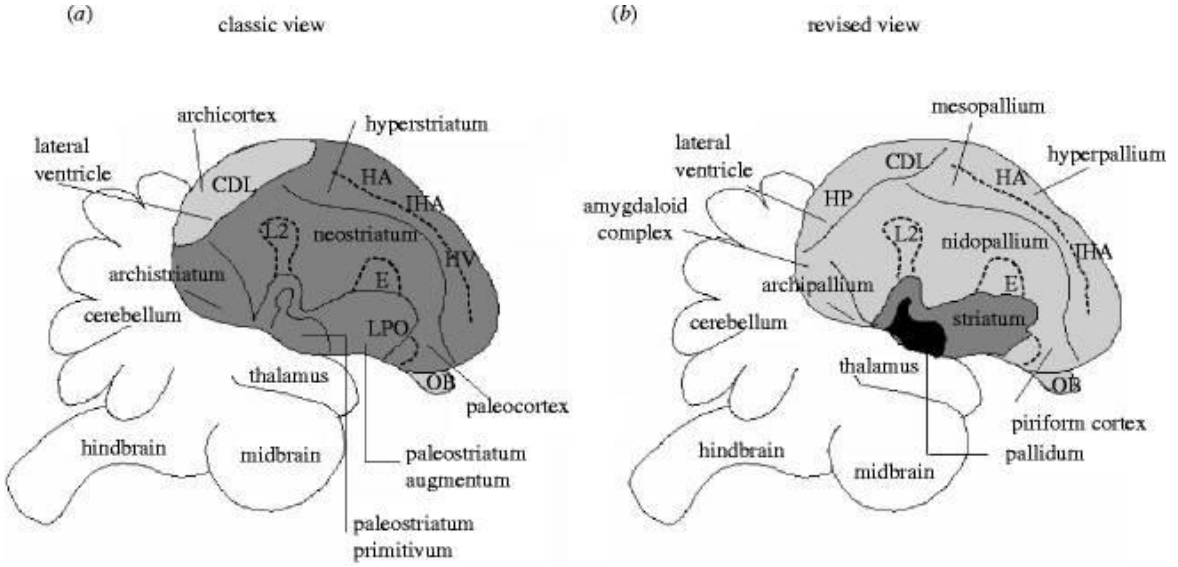

Figura1. a) vista clásica del telencéfalo aviar, en el cual la mayor proporción del cerebro está clasificada como Striatal comparado con una porción pequeña de pallium. b) Vista reciente del telencéfalo aviar, en el cual la mayoría del cerebro ha sido clasificado como de origen palial.

Así, la visión clásica del cerebro aviar ha obstaculizado el progreso científico, ya que se basaba en la idea de que el cerebro de las aves es simple. Sin embargo, las aves han demostrado ser muy inteligentes, tanto como los chimpancés y en algunos casos, llegando a superar a estos (Emery & Clayton 2004). A pesar del conocimiento de esta inteligencia y del desarrollo de una nueva nomenclatura, el cerebro sigue siendo el mismo, sólo ha cambiado nuestra visión de él (Emery 2006). Ahora sabemos que la antigua nomenclatura estaba basada en falacias (Deacon 1990). Hoy sabemos que las grandes partes del telencéfalo aviar son derivadas del palio y no del complejo estriado (Reiner et al 2004). Igualmente, cerebro de los mamíferos también es un derivado del palio (Jarvis & et al. 2005). Estos hechos arrojan luz para explicar el comportamiento de las aves a la hora de resolver problemas socioecológicos similares a los de los mamíferos. Por lo tanto, es indudable que la cognición compleja ha evolucionado en especies con cerebros muy diferentes, a través de procesos de convergencia evolutiva (Emery 2006).

El neocórtex de los mamíferos está altamente estratificado, compuesto de una serie de seis capas. Cada capa tiene sus propios tipos de células, y unos patrones de conexión y composición neuroquímica. Por el contrario, el telencéfalo aviar tiende a ser nucleado, con poca o ninguna organización laminar. Hay una notable excepción, el Wulst (región dorsal palial) o hyperpallium se encuentra en la superficie dorsal de la telencéfalo y consta de 3-4 capas, dependiendo de la especie (pequeño en palomas y grande en búhos (Pettigrew 1979; Medina & Reiner 2000). Al igual que en los mamíferos, cada capa tiene sus propios patrones conexionales (Karten et al. 1973) y neuroquímicos (Shimizu & Karten 1990). De hecho, la información visual parece ser procesada por vías similares en el cerebro de mamíferos y aves (Emery 2006).

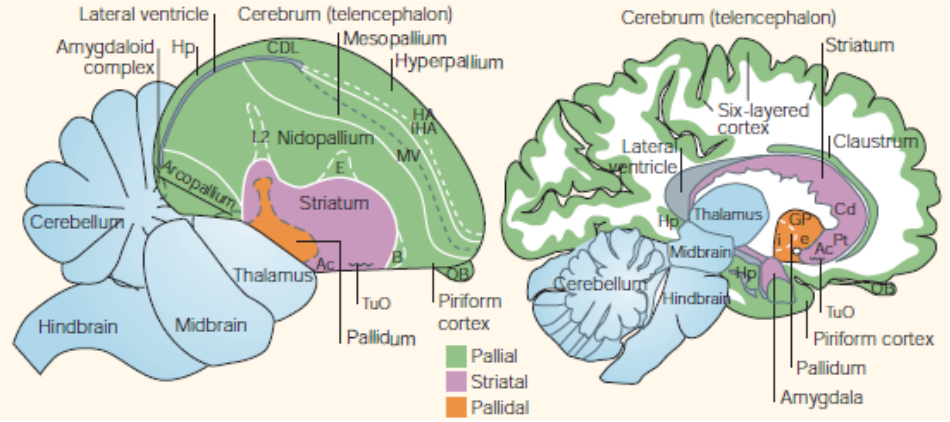

Figura 3. Consenso moderno de las relaciones del cerebro de mamíferos y aves de acuerdo con las conclusiones del Foro de Nomenclatura del cerebro aviar. Las líneas blancas sólidas del cerebro de las aves señalan zonas de células homogéneas. Las áreas blancas grandes en el cerebro humano, son las vías de axones llamadas materia blanca. Abreviaturas: E, entopallium; B, basorostralis; HA, apical hyperpallium; Hp, el hipocampo; IHA, apical hyperpallium intersticial; MV, ventral emesopallium (Jarvis & Et al. 2005).

3.3.-Indicadores de la capacidad mental de diferentes especies

Intentando extraer conclusiones sobre la capacidad mental de especies con cerebros diferentes se han utilizado una serie de factores estructurales de cuantificación relativamente fácil. En los párrafos que siguen se describirán los más utilizados

3.3.1- Tamaño y número de neuronas, densidad y longitud de conexiones

Dentro de un espacio limitado por el cráneo, una solución a la restricción de tamaño es aumentar el número de neuronas reduciendo su tamaño. En principio, este aumento daría lugar a una disminución proporcional en la densidad de las conexiones, ya que el volumen absoluto del cráneo está limitado. Sin embargo, el número absoluto de conexiones por neurona debería permanecer constante (Striedter 2005), lo cual exige soluciones que minimicen el volumen del cableado. Esto se consigue si las áreas más importantes se encuentran cercanas entre sí. Por lo tanto, las áreas conectadas se convierten en 'vecinos cercanos' mientras que las áreas más alejadas se vuelven funcionalmente independientes (Emery 2006). Es decir, se sugiere que los cerebros pequeños que están limitados por su tamaño absoluto, como el de los córvidos y los psitaciformes, pueden aumentar su número de neuronas sin perder eficiencia funcional que probablemente permite que los cuervos, grajillas, urracas y grajos tengan un mayor número de neuronas y mayor densidad neuronal en el cerebro anterior en comparación con las palomas (Voronov et al. 1994).

3.3.2- Cociente de encefalización

El tamaño absoluto del cerebro es un primer indicador de la inteligencia porque el cerebro no sólo resuelve problemas cognitivos, sino también tiene que analizar las señales sensoriales y necesita controlar las funciones vegetativas y reguladoras del organismo, como el ritmo cardíaco, la respiración, etc. Esto hace que el tamaño cerebral se correlacione con el tamaño corporal (Jerison 1973). Sin embargo, si se comparan cerebros y masas corporales de diferentes especies, se encuentran algunas que tienen mayor tamaño cerebral del esperable según su masa corporal y también otras especies en las cuales ocurre lo contrario. Un peso del encéfalo por encima del esperado podría indicar que hay una masa extra disponible para las tareas cognitivas más complejas (Emery 2005). Este método, en comparación con el método de la simple medida de peso del encéfalo, pone al hombre más cerca de la parte superior de la lista y esto podría explicar la superioridad cognitiva. Por tanto, si el cerebro humano tiene que controlas un cuerpo menor que, por ejemplo el de un elefante, no necesita tanta cantidad de cerebro para llevar a cabo las funciones de mantenimiento vegetativo y en

consecuencia tiene un “excedente” de cerebro que puede emplearse para los procesos cognitivos (Emery 2006). De esta forma, hay especies animales en las que sus cerebros, pese a ser muy pequeños, presentan niveles de inteligencia mayores que los verificados en animales con cerebros mucho más grandes. Un cuervo o una rata, por ejemplo, son más inteligentes que una vaca o un hipopótamo, a pesar de que su cerebro sea mucho menor. En relación con las aves, y teniendo en cuenta que el último ancestro común entre los córvidos, loros y simios, vivió aproximadamente hace 300 millones de años (Emery 2006) y considerando además que córvidos y simios modernos aparecen aproximadamente hace entre 5 y 10 millones de años, es evidente que la semejanza que hoy observamos entre mamíferos y aves es el resultado más de un proceso de convergencia adaptativa que de una ascendencia compartida (Emery & Clayton 2004a, b; Emery & Clayton 2005).

3.3.3.-Índice de Portmann

El índice de Portmann, es de las formas de medir la proporción entre cerebro cognitivo y cerebro vegetativo midiendo la relación entre el tamaño del telencéfalo y el del tronco encefálico (Portmann 1946). Los cálculos hechos por (Boire 1989) en 26 especies de paseriformes mostraron que el índice de Portmann refleja generalmente el nivel de complejidad cerebral más explícitamente que otros parámetros y se correlaciona bastante bien con los niveles de innovación en el comportamiento de búsqueda de alimento (Lefebvre et al. 1997).

Otros autores han sugerido que resultaría más eficaz comparar el tamaño relativo de estructuras cerebrales concretas. Por ejemplo, se ha observado que el tamaño del Nidopallium es el mejor pronosticador de un verdadero usuario de herramientas (Lefebvre et al., 2002)

4.- Comportamiento y Morfología corporal

4.1. Preadaptaciones morfológicas

Los seres humanos destacan por su capacidad para manipular objetos con sus manos y con un control visual preciso que les permite usar herramientas. Sin embargo, no puede dudarse que esta capacidad depende de la presencia de preadaptaciones morfológicas, como la mano o el ojo o también de un período de desarrollo prolongado y un esperanza de vida larga (Emery 2006). Sorprendentemente, estas predisposiciones morfológicas o adaptaciones para el uso de herramientas, rara vez han sido examinadas en animales no humanos. Entre los escasos ejemplos, se ha observado que los cuervos de Nueva Caledonia usan sus picos para diseñar herramientas complejas a partir de palos, hojas y otros materiales, antes de insertarlos en la madera muerta o la vegetación para extraer comida (Troscianko et al. 2012). También, se ha observado que el contexto condiciona el tipo de herramienta usado. Durante los experimentos de Taylor et al. (2011), los cuervos tendían a emplear herramientas largas que les permitían obtener recompensa con menos riesgo si en la caja donde se encontraba el alimento también había una serpiente de goma. Al contrario, si el alimento se situaba al lado de un oso de peluche o un plato de comida familiarizado, usaban herramientas más cortas, lo que significa que estas aves valoran su cuerpo más que una herramienta y por tanto en situaciones de riesgo usan herramientas que varían en función del contexto (Taylor et al. 2011).

4.2.-Caracteristicas anatómicas

Los córvidos poseen algunos rasgos anatómicos que predisponen a estas aves para manejar herramientas. Por ejemplo, su campo de visión tiene una topografía inusual (fig. 5) que, gracias a la forma recta de sus picos (fig. 5) les permite una superposición binocular mayor que el de cualquier otra especie de ave investigada hasta la fecha, incluyendo algunos córvidos que no utilizan herramientas. Además su pico inusualmente recto permite un agarre estable de las herramientas que permite situar el extremo de esta en el sector binocular de su campo visual (fig 1) (Troscianko et al. 2012).

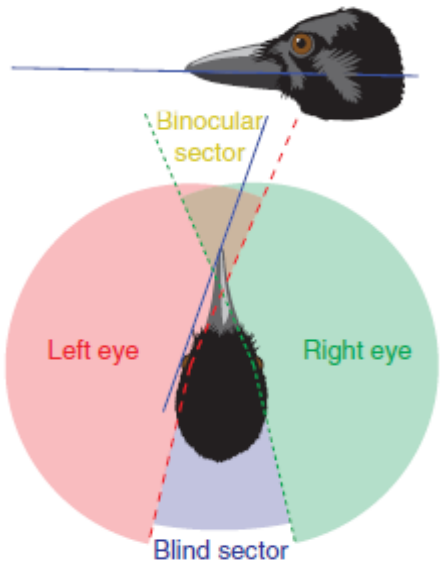

Figura 5. Geometría portaherramientas en cuervos de Nueva Caledonia. Dichos cuervos suelen emplear las herramientas usando la punta de su pico dejando descansar el extremo no funcional recostado sobre un lado de la cara. (Imagen tomada de Troscianko et al. 2012).

Entre los seres humanos, la mayoría prefiere utilizar la mano derecha para las tareas de destreza y fuerza, como el uso de herramientas, algo que no ocurre en nuestros parientes más cercanos, los chimpancés (Hunt 2000). El fuerte sesgo de la población (es decir, se producen en mucho más de la mitad de la población) para diestros en los humanos modernos se vincula a la especialización del hemisferio izquierdo del cerebro para el control de conductas intencionales y secuenciales (Corballis 1991) y probablemente ha hecho que las habilidades manuales sean más precisas en comparación con la ambidestreza (Ward & Cantalupo 1997). Los cuervos de Nueva Caledonia han mostrado poseer estas preferencias laterales (Hunt et al. 2001). En el conjunto de la población los cuervos parecen preferir los bordes izquierdos de las hojas de *Pandanus*. Esto implica el uso del lado izquierdo de su pico (Weir et al. 2004). También sabemos que cada cuervo tiene una forma preferida de sostener las herramientas. Los cuervos sostienen las herramientas tanto desde el extremo (a modo de cigarrillo), o (más a menudo) agarrando el eje de la herramienta desde una parte intermedia y apoyándola contra un lado de su cara (Hunt et al. 2001). Sin embargo, a diferencia de la fabricación, no parece haber un sesgo en la población, aparece un número igual de cuervos que apoyan en lado derecho y el lado izquierdo y los individuos siempre lo mantienen (Rutledge & Hunt 2004; Weir et al. 2004). El hecho de apoyar la herramienta a un lado de la cara les proporciona una ventaja mecánica ya que pueden hacer más fuerza y a su vez mantenerla más estable. Aunque quede un poco hacia un lado, el extremo de la herramienta queda dentro del área binocular de su visión y les permite emplear este técnica incluso en agujeros muy estrechos (Troscianko et al. 2012).

4.3.-Selección y modificación de herramientas

Los cuervos de Nueva Caledonia han demostrado también ser capaces de seleccionar herramientas (Chappell & Kacelnik 2002, 2004) y modificarlas (Weir et al. 2002). Un buen ejemplo para el caso de la modificación de herramientas lo trae el experimento realizado con una hembra de cuervo llamado Betty. Dicho animal consiguió alcanzar una cesta con comida situada en el fondo de un tubo. Para alcanzar la cesta era necesario el uso de un gancho. Este animal consiguió la recompensa en el primer intento. No había ningún gancho a la vista y entonces tomó un alambre recto, lo empujó contra la esquina de la bandeja hasta manufacturar un gancho con el que pudo conseguir la recompensa. En posteriores intentos, empleó distintos métodos para doblar el alambre. En otras pruebas, se le ofrecieron ganchos doblados de diversas formas que, por su tamaño y configuración, no encajaban en el cilindro y no eran adecuados para alcanzar el objetivo. Betty entonces los modificó hasta conseguir

la forma y el tamaño deseados (Weir & Kacelnik 2006). (Weir et al 2004). Esto sugiere que Betty tiene una representación mental del problema y puede resolverlo de varias maneras.

Figura 6. Ejemplo de la extracción de una cesta con comida por la cuerva Betty. (Imagen tomada de Weir & Kacelnik 2006)

4.4.-Uso de meta-herramientas

El uso de meta-herramientas (herramientas para hacer herramientas) fue una de las principales innovaciones en la evolución humana (Byrne 1997 & de Beaune et al. 2004) y probablemente fue el salto cognitivo que inició la evolución tecnológica en los homínidos (de Beaune et al. 2004). Una meta-herramienta implica tres retos cognitivos distintos. Primero, espreciso debe reconocer que la herramienta puede emplearse para obtener objetos que no son alimentos. Este reconocimiento puede requerir habilidades de razonamiento analógico (de Beaune et al. 2004). Segundo, la persona debe inhibir inicialmente una respuesta directa a la meta principal, la obtención de alimentos, una reacción que tanto los niños como los primates encuentran difícil de suprimir (Diamond 1990; Boysen & Berntson 1995; Santos et al. 1999). Tercero, la persona debe ser capaz de realizar un comportamiento organizado jerárquicamente (Byrne & Byrne 1993; Byrne & Russon 1998). Es decir, deben ser capaces de integrar de forma flexible el comportamiento. Los cuervos han demostrado tener la capacidad de emplear meta- herramientas para conseguir comida (Taylor et al 2007; Clayton 2007).

Durante un problema de meta-herramienta, un animal que ha usado una herramienta solamente para la obtención de comida, debe usar dicha herramienta en un contexto nuevo, para obtener otra herramienta funcional. Por lo tanto la recompensa no es inmediata. Para investigar esta cuestión, se realizó un experimento con cuervos de Nueva Caledonia (Taylor et al. 2010). Dicho experimento consistía en tres etapas distintas: Primero, obtención de una herramienta corta tirando de un hilo; Segundo, usar la herramienta corta para extraer una herramienta larga de dentro de una caja de herramientas y Tercero, utilizar la herramienta larga para extraer la recompensa. Aquellos cuervos con experiencia previa en las tres etapas enlazadas en una nueva secuencia resolvían el problema a la primera. Incluso los cuervos con experiencia limitada resolvieron el problema con éxito. El uso innovador fue coherente con la transferencia de una regla causal abstracta: “Los objetos fuera de alcance, pueden conseguirse utilizando una herramienta”. Esto sugiere que las tasas altas de innovación son prueba de las capacidades cognitivas complejas que complementan los mecanismos básicos de aprendizaje. El comportamiento innovador se define como el descubrimiento de nueva información, la creación de nuevos patrones de comportamiento o el desempeño de los patrones de comportamientos establecidos en un contexto nuevo (Reader & Laland 2001). Se ha demostrado que los simios, los córvidos y loros poseen tasas más altas de esta capacidad que otros primates y aves (Lefebvre et al. 1997a; Reader & Laland 2002). Posiblemente, esta capacidad depende de la rapidez

con que estos animales innovan asociando con gran rapidez los mecanismos de aprendizaje básicos comunes con otras especies (Lefebvre & Sol 2008; Taylor et al. 2010)

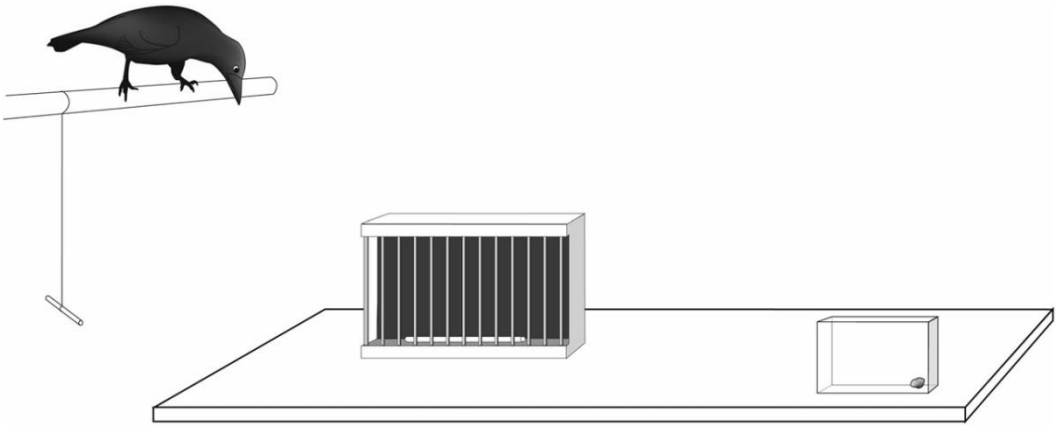

Figura 7. Esquema de un experimento de uso de meta-herramientas (Taylor et al. 20010) en tres etapas: El cuervo 1, debe estirar del hilo para alcanzar la herramienta corta y extraerla, 2, ir con ella a la caja de herramientas y extraer la rama larga y 3, llevarla al agujero con la recompensa y extraerla.

Tradicionalmente, se suponía que estos comportamientos innovadores se basaban en el aprendizaje de una serie encadenada de comportamientos aislados (Skinner 1953). Pero existe la posibilidad de que simios, córvidos y loros posean habilidades cognitivas más complejas que les permitan una mejor variedad de innovaciones (Taylor et al. 2010). Hoy se cree que el comportamiento innovador requiere la integración flexible de comportamientos adquiridos anteriormente para ser utilizados en un contexto nuevo (Taylor et al. 2007). Estudios recientes muestran que córvidos y simios son capaces de utilizar los comportamientos previamente establecidos, para realizar tareas nuevas (Mulcahy et al. 2005; Taylor et al. 2007) lo que, posiblemente, será la base para el desarrollo de meta-herramientas.

Aunque son pocos los estudios realizados sobre el uso de meta-herramientas en los animales, la capacidad de utilizarlas se conoce desde antiguo en chimpancés (Kohler 1924). Más modernamente, se han descrito casos de solución espontánea al primer intento por el 50% de grandes simios; (Mulcahy et al. 2005), en el 50% de los cuervos de Nueva Caledonia (Taylor et al. 2007; Wimpenny et al. 2009) y el 100% de grajos (Bird & Emery 2009).

La capacidad para utilizar meta herramientas en los cérvidos puede haber aparecido cuando un animal guardaba la herramienta que fue útil en alguna ocasión previa. Por ejemplo, (Wimpenny et al. 2009) descubrió que después del uso de una meta-herramienta, el cuervo siguió utilizando la rama corta para obtener la rama larga sin que hubiera comida presente. De lo que se deduce que la rama larga podría ser un objeto deseable para el animal “per se” o bien que dicha rama estuviera asociado a algo positivo (comida) en el pasado. Este comportamiento puede ser el resultado de un fallo en su inhibición cuando el objeto deja de ser útil. Desde otro punto de vista, (Clayton 2007) observó que los cuervos de Nueva Caledonia tienen una tendencia natural a tratar de obtener objetos deseables que se encuentren fuera de su alcance. (Taylor et al. 2010). Una etapa posterior sería elegir las características necesarias de la herramienta implica una tarea de orden superior que ni siquiera resuelven los seres humanos en el 100% de los casos pero esto es lo que hacen los córvidos que aciertan con la longitud de la herramienta necesaria para llegar a la profundidad a la que se encuentra la comida. No existe razón teórica de por qué nosotros deberíamos esperar esto de un animal si ni siquiera el ser humano es capaz de acertar a la perfección la longitud de una herramienta para alcanzar una recompensa (Silva & Silva 2010). Por ejemplo, cuando un ser humano prueba varias llaves inglesas antes de acertar con el tamaño de la tuerca.

4.5.-Aprendizaje social

A los cuervos juveniles les lleva más de un año alcanzar habilidad para fabricar herramientas con hojas de Pandanus y parece haber una transmisión horizontal de los conocimientos de manufactura de herramientas. Esto permite acumular aprendizaje tecnológico. Se ha supuesto que al poseer las características apropiadas, un objeto previamente manipulado (una herramienta) podría destacar frente a otro intacto (Holzhaider et al. 2010).

5.-Teorías de la mente

5.1.-Introducción

El origen del concepto de 'teoría de la mente' se encuentra en los trabajos pioneros de (Premack & Woodruf 1978) y se refiere a la habilidad para comprender y predecir la conducta de otras personas, sus conocimientos, sus intenciones, sus emociones y sus creencias.

Las teorías de la mente en no-humanos: ¿un problema en la metodología o pura ilusión?

La capacidad de razonar sobre el estado mental del otro ha sido considerada como un hito en la evolución de la humanidad (Witten 1991; Carruthers & Smith 1996). En los seres humanos, las Teorías de la mente no son fruto de un único mecanismo, sino que se componen de un conjunto de habilidades que van desarrollándose con la madurez (Stone & Gerrans 2006).

Como ya se ha escrito, los cuervos han demostrado poseer habilidades intelectuales comparables a monos y simios. (Emery & Clayton 2004). Sin embargo, comparado con primates, la investigación sobre la cognición en aves todavía se encuentra en su infancia (Emery 2006) y solamente unas pocas especies han sido estudiadas con detalle (Marzluff & Balda 1992; Balda et al. 1996). Los estudios realizados en cuervos han demostrado capacidad para esconder grandes cantidades de comida para ser recuperada posteriormente (Bugnyar 2007). Los cuervos son básicamente oportunistas que se han especializado en sobrevivir en base a la comida que otros animales cazan. Este estilo de vida carroñero les obliga a interactuar continuamente con depredadores como lobos, osos e incluso otros individuos de su especie (Marzluff & Heinrich 1991; Stahler et al. 2002). Normalmente la comida se dispersa en escondrijos situados a una distancia moderada del sitio de alimentación y los animales vuelven en cuestión de horas (hasta unos días) para recuperarla, recordando su ubicación exacta (Heinrich & Pepper 1998). Sin embargo los cuervos tienden a alimentarse no sólo de sus alimentos escondidos sino de comida de escondrijos que han visto realizar a otros. Esta memoria espacial para escondrijos observados parece estar presente en gran número de córvidos (Bednekoff & Balda 1996b; Emer y& Clayton 2001).

Sin embargo, debido a las altas tasas de pillaje, debería esperarse que aparecieran contramedidas tácticas para reducir la pérdida de provisiones. De hecho, se ha observado que los cuervos responden a la presencia visual de sus congéneres (Bugnyar & Heinrich 2003) por ejemplo, aumentando el camuflaje, interrumpiendo la tarea de ocultación, recuperando el alimento guardado o escondiéndolo detrás de obstáculos (Bugnyar y Heinrich 2003) y simulando escondrijos sin alimento (Heinrich 1999). También, los almacenadores tratan de esconder comida detrás de obstáculos visuales como paredes de madera (Bugnyar & kotrschal 2002a; Bugnyar & Heinrich 2003) así como simular capturas falsas (Heinrich 1999).

Por otro lado, los saqueadores potenciales, observan a los almacenadores desde la distancia y una vez el almacenador se ha marchado, se acercan a explorar el escondrijo(Bugnyar 2007). Igualmente, cuando los que almacenan capturas, vigilan los escondrijos, los posibles saqueadores simulan buscar en lugares donde no hay escondrijos de comida o bien se van del lugar para volver más tarde (Bugnyar & Kotrschal 2002). Por otra parte cuando los almacenadores intentan guardar sus capturas, los

saqueadores en potencia simulan buscar en lugares donde no se han realizado capturas y/o se retiran del lugar para volver más tarde (Bugnyar & Kotrschal 2002a). Además estas aves parecen integrar la información acerca del rol a la hora de la captura (almacenador o saqueador) y su estatus de dominancia relativa. Lo que permite predecir el comportamiento de otros y así como de disponer de una gran flexibilidad a la hora de realizar maniobras tácticas, como por ejemplo saquear más deprisa o retrasarlo, hacer como que busca en lugares donde no hay una captura, etc. (Bugnyar 2007).

Los cuervos obtienen información sobre lo que un congénere está viendo, incluso en experimentos no relacionados directamente en un contexto de captura de comida, por ejemplo se asoman desde una pared para observar al experimentador (Bugnyar et al. 2004). Según Tomasello et al. (1999) y Okamoto et al. (2002), los cuervos son capaces de rastrear la línea visual de otro individuo. Aunque este comportamiento no se considera que sea equivalente a comprender la percepción de otros, se ha considerado un paso previo en el desarrollo de las Teorías de la mente (Charman et al. 2000).

5.2.-Experimentos de TM del tipo adivinador-conocedor (guesser-knowler)

Para realizar este tipo de experimentos, se han tomado cuervos amaestrados para este propósito en la Universidad de Vermont, EEUU, y en el instituto Konrad Lorenz, en la Universidad de Viena, Austria. La lógica de dichos experimentos se basó en estudiar los efectos de la manipulación de capturas a la vista de un saqueador potencial distinguiendo entre almacenadores y observadores de la captura, distinguiéndolos de los no observadores (fig. 8). Para realizar esta distinción se pusieron las aves en habitaciones con ventanas grandes y transparentes que podían permanecer abiertas o tapadas con cortinas (fig. 9).

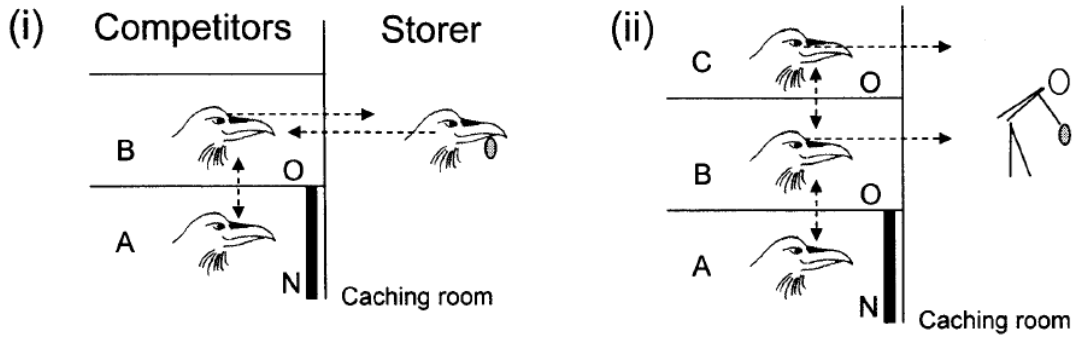

Figura 8. Esquema de los roles que desempeña cada ave en función de la habitación donde se encuentre. Entre, habitaciones no existen obstáculos visuales por lo que los competidores pueden observarse entre sí. Los observadores (O) pueden ver lo que ocurre en la habitación de capturas, en cambio el no observador (N), tiene obstaculizada la visión hacia dicha habitación y sólo puede observar el comportamiento de su compañero que tiene visibilidad. Además, puede haber un segundo observador con visibilidad, con lo que los dos observadores serán competidores. Se hacen dos tipos de experimentos. En uno, otro individuo de la misma especie esconde algo. En el segundo, quien esconde es el experimentador humano6.

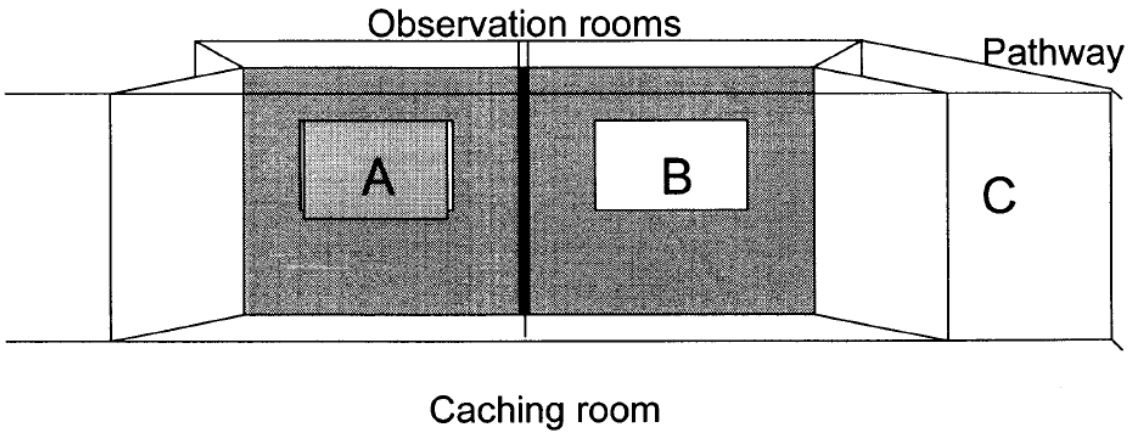

Figura 9. Descripción de los aviarios mostrando el punto de vista del almacenador de comida, al fondo las habitaciones A y B y un camino conectado C, donde podrían haber saqueadores competidores. Las ventanas A y B pueden ser tapadas con cortinas. Las paredes oscuras son de madera, mientras que las demás particiones son de tela metálica.

5.2.1.-Respuesta de los almacenadores en relación con congéneres que no han visto las capturas.

Los cuervos que previamente hicieron capturas, ante la presencia de dos competidores potenciales, uno con acceso visual a la habitación de capturas y el otro no, prefirieron recuperar la comida cuando se enfrentaron con el cuervo que había podido ver los escondrijos desde la habitación B. Ante aquellos que tuvieron previamente sus ventanas tapadas (No observadores), no intentaron a recuperar sus capturas. Por tanto, existe una supresión del comportamiento de recuperación de alimento cuando se encuentran junto a no observadores. En cambio, cuando el congénere ha sido observador, aumenta la necesidad de recuperar dichas capturas.

5.2.2.-Respuesta de los observadores hacia los congéneres que han visto (competidores) y los que no han visto la captura (o escondrijos).

Los cuervos que observaron a un experimentador esconder comida en una habitación de 100 metros cuadrados diferenciaron a los competidores que también habían tenido acceso visual a la escena, frente a los que no pudieron ver nada (Bugnyar & Heinrich 2005). En concreto, los observadores volaban directamente al lugar del escondrijo cuando se enfrentaban a otro observador (independientemente de su rango de dominancia). Pero retrasaban el acercamiento cuando se trataba de un “no observador” dominante, ya que podrían éste podría desplazarlos cuando se dispusieran a recoger la comida del escondite. Ante no observadores, los cuervos observadores no simulaban hacer capturas falsas, simplemente se posaban cerca del escondrijo hasta que el cuervo dominante se marchaba.

5.3.-Conclusiones

En conclusión, los cuervos fueron capaces de discriminar entre aquellos competidores que pudieron ver la captura y aquellos a los que les taparon la ventana y se comportaron de forma diferente en función de que el competidor conociera o ignorara los escondites. El hecho de que las aves desempeñaran también estas maniobras como espectadores descarta la posibilidad de que las decisiones sean solamente en base a su propio punto de vista (Bugnyar 2007). Los cuervos se comportaban como si de dieran cuenta de que su propio comportamiento de defensa de los escondrijos podría influenciar a los demás. Por ejemplo, procuraban no dar información al dominante no observador o dar información falsa al almacenador (Bugnyar 2007).

En conclusión, los cuervos son capaces de diferenciar no sólo entre observadores y no observadores, sino también entre aquellos observadores que han tenido acceso visual al lugar donde se estaba realizando un escondrijo con comida.

Desarrollo de la capacidad para elaborar Teorías de la mente

El perfeccionamiento de dichas técnicas en cuervos jóvenes puede apreciarse a medida que aumentan la cantidad de objetos no comestibles que esconden en sus capturas como pueden ser piedras, ramitas, flores y (sobretodo) plásticos de colores. De éste modo pueden espiar de cerca a otros cuervos (sin levantar sospechas) que sí están escondiendo comida. Por último se debe añadir que el primer año de desarrollo del animal es clave para el aprendizaje de éstas técnicas de espionaje y contraespionaje (Bugnyar 2007).

5.4.-Controversia

El hecho de que un animal no humano pueda atribuir estados mentales a otros ha sido objeto de un amplio debate. A pesar del hecho de que varias especies se han comportado como si tuvieran "teoría de la mente" en diversas tareas de comportamiento, los autores más escépticos argumentan que los experimentos que sugieren la existencia de "teoría de la mente" no parecen estar suficientemente controlados y que no pueden distinguir entre un lector de la mente de un lector de conducta. Por ejemplo, un individuo puede observar la conducta de un congénere que esconde alimento y simplemente puede copiar dicha conducta con lo cual probablemente encontrará el alimento escondido sin necesidad de haber elaborado una teoría del estado mental del que escondió la comida. Además nuestros prejuicios pueden llevar a antropomorfizar los resultados atribuyéndoles una inteligencia mayor de lo necesario (van der Vaart & Hemelrijk 2012). Si bien es cierto que las configuraciones existentes no pueden demostrar de manera concluyente la existencia de Teorías de la mente en animales no humanos, es poco probable que sea productivo centrarse en ese hecho. Levando el problema al extremo, una postura solipsista podría argumentar que ningún otro ser, aparte del que habla tiene capacidad para elaborarlas. En cambio, la pregunta más interesante sería conocer lo sofisticado que puede ser el razonamiento social, independientemente de que se trate de experiencias internas observables o no (van der Vaart & Hemelrijk 2012).

La búsqueda de "teorías de la mente", ha llevado a cabo decenas de estudios, sobre varias especies (Emery 2005). A día de hoy, muchos de esos experimentos han dado resultados positivos con animales que han actuado de manera consistente de acuerdo a una "teoría de la mente" (Emery & Clayton 2009). Algunos revisores llegan a la conclusión de que algunos animales, al menos, entienden algunos estados mentales (Lyons & Santos 2006; Emery & Clayton 2009; Premack 2007; Seed & Tomasello 2010; Byrne & Bates 2010). En cambio, otros encuentran la evidencia poco convincente (Penn & Povinelli 2007; Lurz 2011; Shettleworth 2010a; Bolhuis & Wynne 2009; Barrett 2010; Shettleworth 2010b; Penn et al. 2008; Lurz 2009). Aunque en los años noventa los hallazgos fueron en su mayoría negativos (Tomasello et al. 2003a), los resultados recientes han convencido a muchos de que tanto chimpancés como macacos Rhesus entienden las metas y percepciones de los demás, así como lo que otros saben, pero no lo que otros creen falsamente (Lyons & Santos 2006; Premack 2007; Byrne & Bates 2010; Seed & Tomasello 2010).

6.- Propuesta de experimento

Los experimentos que se proponen en el presente trabajo tienen como objetivo obtener evidencia de la presencia de teorías de la mente en córvidos, además de proponer un tipo de experimentación que ofrece múltiples posibilidades debido a su capacidad para realizar distintas combinaciones en función de sus variables. Puede resultar útil incluso para otras aves inteligentes que no se dediquen al forrajeo puesto que dicho experimento no se basa en esconder comida fuera del alcance de un congénere, o tampoco de saquearla, sino que se dirigirá a observar la posible existencia de teorías de la mente en animales con posibilidad de colaborar. Los experimentos se encuadran en el conocido "dilema del prisionero" (Dawkins 1976; Poundstone & Fourcade 2005). Las aves del experimento deberán intuir

el funcionamiento de la mente de un congénere situado al otro lado del cristal. A partir de lo que el animal ve, puede decidir entre cooperar o traicionar.

6. 1.- Animales

Para realizar dicha tarea se emplearán Cuervos de la especie *Corvus corax*. Se han hecho muchos experimentos con el cuervo de Nueva Caledonia, pero hasta el presente no se ha publicado ningún trabajo sobre el *Corvus corax*. Esta especie es abundante en nuestro país y no se encuentra amenazada por lo que obtener los permisos necesarios no debería ser un problema. Para llevar a cabo el experimento, se emplearán 6 parejas jóvenes de aproximadamente 2 años de edad.

6.2.- Equipos:

El equipo principal del experimento estará constituido por una serie de cámaras de condicionamiento operante. Cada cámara tendrá dos compartimientos y la separación entre estos estará formada por un cristal transparente que permita la visión mutua entre los dos animales situados en cada una de las cámaras. Además, el cristal de separación tendrá una ventana de dimensiones adecuadas para impedir que un animal pase de una cámara a otra, pero suficiente para que a su través puedan pasar pequeñas porciones de alimento.

Dichas jaulas permitirán como acceso libre a la bebida y también dispondrán de distintos mecanismos operantes tales como palancas que podrán ser accionadas por los animales para obtener refuerzos alimentarios que podrán conseguirse libremente, independientemente del comportamiento del animal, pero también como resultado de la utilización de los operantes. En todos los casos, la razón de refuerzo será 1:1, es decir, cada activación del operante suministrará un refuerzo en forma de comida. La comida consistirá en pequeños “pellets” de 100 miligramos de pienso compuesto para aves.

6.3.- Diseño experimental

6.3.1.- Tareas previas: adiestramiento para el condicionamiento operante

Primero se colocarán aisladamente cada uno de los cuervos en una jaula de Skinner con un operante conectado directamente a un dispensador de comida (Skinner 1953) (fig. 1). El cuervo deberá aprender que mediante el accionamiento de dicho operante, el dispensador liberará una recompensa en forma de comida y se anotará el tiempo transcurrido hasta alcanzar un nivel de aprendizaje estable.

En esta tarea, así como en todas las siguientes, el animal habrá sido sometido a privación de alimentos durante las 24 h previas a los experimentos para conseguir un nivel de motivación (hambre) adecuada (Skinner 1953).

El segundo paso antes de proceder a los experimentos de TM, consistirá en introducir dos cuervos dentro de una jaula en la que solamente uno de ellos tendrá acceso libre a la comida, sin necesidad de tener que activar el operante (figura 2). El experimento tratará de averiguar si el cuervo A que tiene acceso a la comida será capaz de desarrollar una teoría de la mente y 1) deducir que el cuervo B (el Subordinado) debe estar hambriento y 2) darle comida a través del agujero.

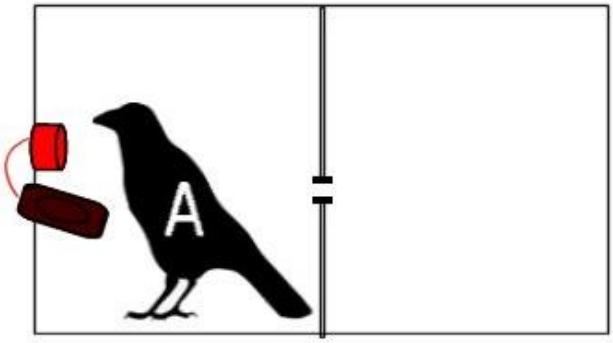

Figura 1. Jaula con un operante conectado a un dispensador de comida, el cuervo B no debe estar presenten en este paso.

Ambos cuervos serán pareja, de este modo evitamos variables derivadas de las posibles disputas que puedan tener entre sí o cuestiones de jerarquía y, por otra parte, se facilita el desarrollo de altruismo y la cooperación. Este experimento además puede servir de control para conocer la predisposición a cooperar por parte de los animales.

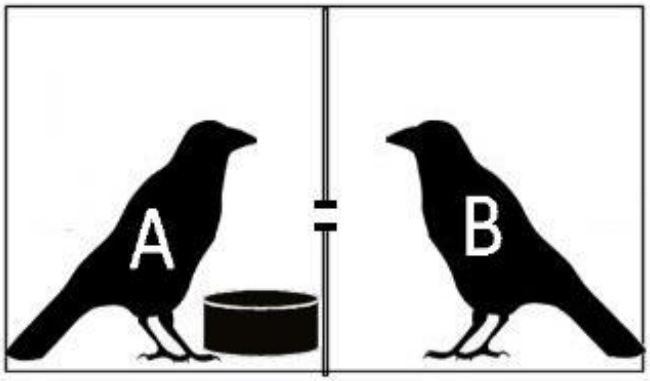

Figura 2. Ambos cuervos separados por un cristal y con agua disponible para ambos. Sólo el cuervo A (Ejecutivo) tiene acceso a la comida. El cristal que separa a ambos animales posee una pequeña apertura por donde el Ejecutivo podría pasar alimento a B (Subordinado).

6.3.2.- Combinaciones posibles

En las condiciones descritas cada animal podrá ser 1) **E**jecutivo (con un **O**perante en su compartimiento) o **S**ubordinado (sin operante), 2) podrá tener o no **C**omedero en su compartimiento, 3) en función de la conexión entre el operante y el comedero, esta podrá ser **D**irecta, en la que el operante activa el comedero del mismo recinto donde se encuentra el operante, o **I**nversa, en la cual el operante suministra comida al comedero del recinto opuesto.

En la tabla 1, los acrónimos de las filas impares de la primera columna representan las 8 permutaciones posibles del animal A, que estará situado en la primera cámara de la jaula y se enfrentará con el resto de elementos de la fila que son las diferentes permutaciones del cuervo B situado en esta segunda cámara. Por ejemplo, la permutación AECD de la primera columna puede emparejarse con BECD[1], BE0D[2], BECI[3], etc. El superíndice de cada permutación representa un experimento diferente y, como se demuestra, en total hay 64.

Con estos tres elementos se pueden disponer, para cada uno de los dos animales las 64 permutaciones experimentales siguientes:

AECD	BECD[1]	BE0D[2]	BECI[3]	BE0I[4]	BSCD[5]	BS0D[6]	BSCI[7]	BS0I[8]
	0	ATmB	ATmB	ATmvB	ATmB	ATmvB	ATmB	ATmvB
AECI	BECD[9]	BE0D[10]	BECI[11]	BE0I[12]	BSCD[13]	BS0D[14]	BSCI[15]	BS0I[16]
	BTmvA	0	Altr.Recip.	BTmvA	ATmvB	0	ATmB	0
AE0D	BECD[17]	BE0D[18]	BECI[19]	BE0I[20]	BSCD[21]	BS0D[22]	BSCI[23]	BS0I[24]
	BTmvA	0	0	0	ATmB	0	ATmB	0
AE0I	BECD[25]	BE0D[26]	BECI[27]	BE0I[28]	BSCD[29]	BS0D[30]	BSCI[31]	BS0I[32]
	BTmvA	0	BTmvA	0	BTmvA	0	BTmvA	0
ASCD	BECD[33]	BE0D[34]	BECI[35]	BE0I[36]	BSCD[37]	BS0D[38]	BSCI[39]	BS0I[40]
	BTmvA	0	ATmvB	ATmvB	0	0	0	0
ASCI	BECD[41]	BE0D[42]	BECI[43]	BE0I[44]	BSCD[45]	BS0D[46]	BSCI[47]	BS0I[48]
	ATmvB	0	ATmvB	ATmvB	0	0	0	0
AS0D	BECD[49]	BE0D[50]	BECI[51]	BE0I[52]	BSCD[53]	BS0D[54]	BSCI[55]	BS0I[56]
	BTmvA	0	0	0	0	0	0	0
AS0I	BECD[57]	BE0D[58]	BECI[59]	BE0I[60]	BSCD[61]	BS0D[62]	BSCI[63]	BS0I[64]
	BTmvA	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 1. Las 64 permutaciones experimentales posibles.

Abreviaturas (filas impares): A y B son los animales situados en la primera y segunda cámara de la jaula, respectivamente. E y S son animales Ejecutivo (E) (con operante) y Subordinado (S) (sin operante). C y 0, indican que en sus compartimientos hay o no hay un comedero. Por último, D e I, representan la conexión de los operantes, que puede ser Directa, al Comedero del mismo compartimiento o invertida, con conexión al comedero del compartimiento opuesto. Ejemplo: AE0I-BECI[27] indica que el experimento número 27 se enfrenta por un lado el animal A, en el compartimiento 1, que es Ejecutivo, pero no tiene comedero y su conexión está Invertida, es decir, su operante activa el comedero de B. En el compartimiento 2 está el animal B, también ejecutivo, con comedero y con conexión invertida, pero su operante no proporcionará refuerzo al animal A ya que no dispone de comedero.

En las filas pares se ha representado la conclusión que puede obtenerse a partir del experimento situado encima. Las combinaciones marcadas en rojo no tienen sentido por alguna razón. Por ejemplo, si ninguno de los dos animales tuviera comedero, nunca podrían obtener refuerzo y por lo tanto el experimento no daría ningún resultado. Por esto, ha sido marcado con un 0. Por el contrario, los experimentos que podrían dar evidencia de Teoría de la mente tienen las letras Tm. Por delante de estas letras puede estar la letra A y por detrás, la B. Así, ATmB indica que A, desarrolló una Tm de B. Una "v", por ejemplo, ATmvB, indica que el alimento que A daría a B llegaría a este últmo por la ventana situada en el cristal de separación de los dos experimentos. En conjunto hay cuatro resultados posibles demostrativos del desarrollo de una Teoría de la mente. 1) (ATmB) (experimentos números 2, 3, 5, 7, 15, 21 y 23), 2) ATmvB (experimentos números 4, 8, 13, 35, 36, 41, 43 y 44) y sus recíprocos 3) BTmA (experimento número 29) y 4) BTmVa (experimentos 9, 12, 17, 25, 27, 29, 33, 49 y 57).

Se ha marcado de color azul el experimento número 11 que es un equivalente del llamado Dilema del prisionero. Si A y B colaboran, conseguirán el máximo de refuerzos. Si no colaboran no conseguirán ningún y a partir de aquí se pueden desarrollar todas las estrategias conocidas para el juego (Tit for Tat, Cooperador, Tramposo, Rencoroso etc) (Dawkins, 1976). Aparte de la respuesta de no colaboración, todas las respuestas posibles serían indicadoras de la elaboración de Teorías de la mente.

Como pude verse en la tabla, de los 64 experimentos posibles hay 37 que son inviables (resultado 0). En cambio, los 24 restantes darían resultados informativos. Pero como la descripción de cada uno sería un trabajo excesivamente prolijo, solamente se describirán algunos elegidos entre los inviables (0), los que permitirían deducir el desarrollo de una Tm (por ejemplo, ATmB o ATmvB) y el ya nombrado equivalente al Dilema del Prisionero.

6.4.- Ejemplos y conclusiones

Experimento TM 6. AECD-BS0D[6] (Figura 3). En este experimento el animal A es ejecutivo y el B además de subordinado, no tiene comedero, por lo que este último no tiene posibilidad de conseguir alimentos. Si el animal A consigue elaborar una teoría de la mente de B, descubrirá descubre que está hambriento y si a la vez desarrolla altruismo, podrá suministrarle alimentos a través de la ventana.

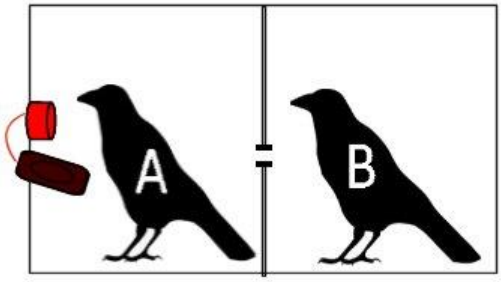

Figura 3. Cuervo A con operante conectado directamente al comedero. Cuervo B subordinado y sin comedero.

Conclusión: Este experimento suministra información sobre la posibilidad de que el animal A desarrolle una Teoría de la Mente de B y, por tanto, deberá ser incluido en el diseño.

Experimento TM 29. AE0I-BSCD[13] (figura 4). En este caso, el animal A podrá conseguir comida para B pero no para sí mismo, ya que su conexión entre el operante y el comedero está invertida. En este caso, cada vez que a oprima el operante, B recibirá comida "gratis", mientras que a seguirá hambriento. Un resultado positivo Transferencia de comida de B a A a través de la ventana) indicaría una doble capacidad para producir Tm: A debería comprender que si B tenía comida gracias a los esfuerzos de A, podría a su vez elaborar una teoría de la mente de A y comprendería que este se encuentra hambriento y, en colaboración, pasaría alimento a A a través de la ventana de separación de los dos compartimientos.

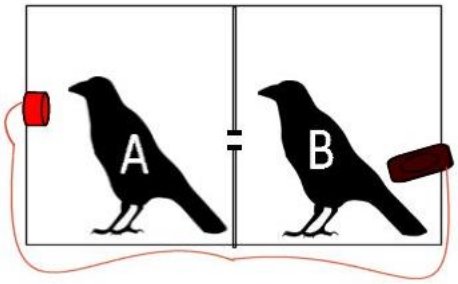

Figura 4. Cuervo A con operante conectado al comedero del cuervo B.

Conclusión: Si este experimento diera resultado positivo (B pasara alimento a A) demostraría 1) que A comprendía que si B recibía comida en abundancia, podría devolver el favor a través de la ventana 2) que B era capaz de desarrollar una teoría de la mente (TM) de A, con lo que descubriría que A está hambriento y le pasaría el alimento a través de la ventana. A la vez, demostrará la existencia de un comportamiento altruista.

Experimento TM 49. AS0D-BECD[49] (figura 5) El animal A es subordinado, pero B es Ejecutivo. Como su conexión al comedero es directa, B podrá conseguir refuerzos. En este caso, consistirá en situar al cuervo A en el compartimento alejado del mismo. Es decir, ahora pasa a ser el Subordinado, que recibirá comida sólo cuando el cuervo Ejecutivo (B) utilice el operante. En el compartimento donde se encuentra el operante, se coloca el cuervo B, que pasará a ser el Ejecutivo. Pero B no habrá recibido entrenamiento sobre el uso del operante. Se trata de observar si el Subordinado A es capaz de trasmitir información al Ejecutivo de cómo obtener comida. Se anotará el número de intentos y el tiempo transcurrido hasta que B aprenda. Si los dos cuervos consiguen comunicar su estado mental, A que sabe usar el operante ayudará a que B lo utilice y este aprenderá más rápidamente. A su vez, cuando B obtenga comida, podrá leer la mente de A una vez más y descubrirá que está hambriento. Si

se decide por el altruismo, transferirá a A alimentos a través de la ventana Como en los experimentos anteriores, se anotarán los factores indicadores de la velocidad del aprendizaje. Si el ejecutivo alcanza el nivel estacionario más rápidamente, se supondrá que ha habido transferencia y que B ha sido capaz de desarrollar una teoría de la mente de A dos veces, una al aprender a partir del comportamiento de A y otra al descubrir que A tiene hambre.

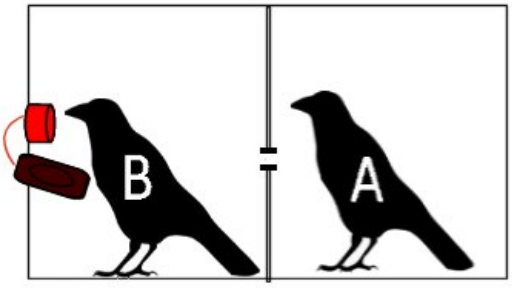

Figura 5. Experimento AS0D-BECD[49]. El cuervo B debe aprender a utilizar el operante que activa su dispensador de comida y a continuación debe alimentar a A a través de la ventana

Conclusión: Si este experimento diera resultado positivo (B aprendiera más rápidamente el uso del operante y a la vez, pasara alimento a A) demostraría que B era capaz de desarrollar una teoría de la mente (TM) de A así como también, demostraría la existencia de un comportamiento altruista.

Experimento 11: Dilema del prisionero AECI-BECI[11]

En este experimento (Figura 6), la ventana entre las dos cámaras es innecesaria. Se cruzaran los operantes, es decir, si el cuervo A lo activa, el cuervo B obtendrá recompensa y por el contrario, si el cuervo B activa su operante, será el cuervo A quien obtendrá recompensa. Pero en este experimento cada uno de los dos participantes podría actuar alternadamente y cada uno tendría un tiempo limitado para actuar sobre el operante. Con esto, si un cuervo dejase pasar su tiempo sin actuar sobre el operante (trampa), el otro se quedaría sin refuerzo. Este último podría responder bien por mal, dando comida a su compañero, o mal por mal negándola (Tit for Tat), o también podría ser siempre cooperador, o rencoroso (dos mal por un mal) etc.

En una población con un rencoroso y un cooperador es imposible diferenciar a unos de otros porque el rencoroso nunca tendría ocasión para dar rencor a su compañero que siempre será cooperador. Ambos tipos se comportarán de manera altruista hacia los demás y ambos obtendrían un resultado con promedio alto y parejo. Pero, en el caso del rencoroso, si el altruista no es altruista todas las veces, el rencoroso recordará cada fallo y a continuación también fallará varias veces devolviendo el castigo aumentado. Un experimento que consistiera en un tramposo, y un solo rencoroso no tendría mucho éxito (Dawkins 1979). Por otro lado si escogen la estrategia del Tit for Tat, es decir, imitar la acción anterior de su compañero, normalmente comienzan siendo altruistas, si por ejemplo en un movimiento el A, decide no cooperar, en el siguiente turno, el B, no cooperará como venganza, pero si en este siguiente turno el A coopera, en el siguiente, B cooperará.

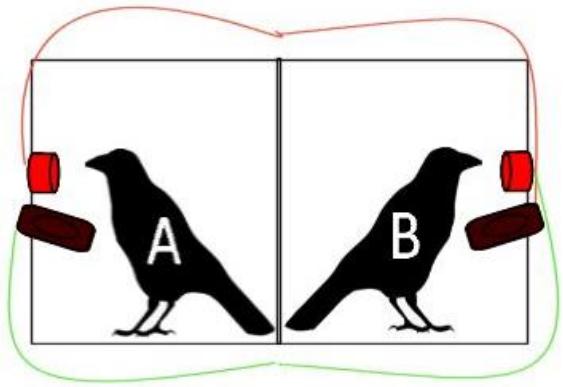

Figura 6. Ambos operantes están conectados con el dispensador del compartimento contrario.

Conclusión: El éxito o fracaso de este último experimento radica en la capacidad de dichos animales en desarrollar una estrategia evolutivamente estable (EEE). Es decir, si la mayoría de la población la opta, no puede ser mejorada por una estrategia alternativa (Dawkins 1979). Como puede ser la cooperación recíproca o el Tit for tat. También se valorarán los cambios de estrategia que puedan realizar si alguno decidiera hacer trampas a lo largo de los intentos.

6.5.-Conclusiones

Los experimentos propuestos, exploran diferentes posibilidades a la hora de transferir información entre los dos cuervos cuervos (como el caso de la enseñanza a manejar el operante), además al encontrarse encerrados en cajas de Skinner, si los resultaros dieran positivo, se afirmaría la "lectura de mente" frente a la "lectura de comportamiento" (van der Vaart & Hemelrijk 2014). También se ha tratado de asegurar la cooperación con el fin de evitar las numerosas variables que pueden aparecer en animales con una complejidad social tan sofisticada, es decir, impedir que se negaran a cooperar por cuestiones jerárquicas o peleas anteriores. Es por lo que este experimento puede resultar interesante si se juega con estas variables puesto que, al no estar los animales en su contexto ecológico, quedaría manifiesta su gran flexibilidad mental ante todas estas diferentes situaciones y desmentiría la posibilidad de que las respuestas ya estuvieran preestablecidas genéticamente.

7.- Conclusiones del trabajo

Del trabajo realizado se pueden obtener las siguientes conclusiones:

1.- Se afianza la idea de que algunos córvidos poseen estructuras neuroanatómicas complejas análogas a la corteza telencefálica de los mamíferos.

2.- Estas estructuras se correlacionan con la capacidad de realizar comportamientos complejos que exigen capacidades cognitivas de alto nivel equivalentes a las observadas en primates no humanos.

3.- Entre las tareas de mayor complejidad cognitiva destaca la capacidad para elaborar Teorías de la mente de los congéneres, es decir, la posibilidad de elaborar hipótesis sobre el estado mental de otros individuos.

4.- Se ha diseñado un conjunto de experimentos, en función de los cuales se podrá establecer la capacidad de elaborar Teorías de la mente en el cuervo común (*Corvus corax)*.

5.- A diferencia de los experimentos realizados en cuervos de Nueva Caledonia, en los cuales la tarea siempre fue el saqueo de alimentos, la propuesta del presente trabajo intenta analizar la posibilidad de establecer Teorías de la mente para conseguir la colaboración entre dos individuos.

8.-Referencias

Balda, R. P., Kamil, A. C., &Bednekoff, P. A. (1996).Predicting cognitive capacity from natural history.*In Current ornithology* (pp. 33-66).Springer US.

BarreTT, L. (2007). Too much monkey business. *Proc. Grounding Sociality: Neurons, Minds, and Culture*.

Basil, J. A., Kamil, A. C., Balda, R., &Fite, K. V. (1996). Differences in hippocampal volume among food storing corvids.*Brain, Behavior and Evolution*, 47(3), 156-164.

Beck, B. B., Walkup, K., & Shumaker, R. (2012).Tool use and problem solving in animals.In Encyclopedia of the *Sciences of Learning* (pp. 3330-3333).Springer US.

Bednekoff, P. A., &Balda, R. P. (1996)a. Social caching and observational spatial memory in pinyon jays.*Behaviour*, 807-826.

Bednekoff, P. A., & Balda, R. P. (1996)b. Observational spatial memory in Clark's nutcrackers and Mexican jays. Animal Behaviour, 52(4), 833-839.

Bellows, H. A. (Ed.). (2004). The Poetic Edda: The Mythological Poems. *Courier Dover Publications*.

Bolhuis, J. J., & Wynne, C. D. (2009). Can evolution explain how minds work?. *Nature*, 458(7240), 832-833.

Boysen, S. T., &Berntson, G. G. (1995). Responses to quantity: Perceptual versus cognitive mechanisms in chimpanzees (*Pan troglodytes*).*Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21(1), 82.

Bugnyar, T. (2007). An integrative approach to the study of'theory-of-mind'-like abilities in ravens. Japanese *Journal of Animal Psychology*, 57(1), 1527.

Bugnyar, T., &Kotrschal, K. (2002)a.Observational learning and the raiding of food caches in ravens, *Corvuscorax*: is it 'tactical'deception?.*Animal Behaviour*, 64(2), 185-195.

Bugnyar, T., & Kotrschal, K. (2002)b. Scrounging tactics in free-ranging ravens, *Corvus corax*. *Ethology*, 108(11), 993-1009.

Bugnyar, T., & Heinrich, B. (2003).Hiding in food-caching ravens, *Corvuscorax*. Rev. *Ethol*. Suppl, 5, 57.

Bugnyar, T., Stöwe, M., & Heinrich, B. (2004). Ravens, *Corvuscorax*, follow gaze direction of humans around obstacles. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1546), 1331-1336.

Bugnyar, T., Stöwe, M. & Heinrich, B. 2007 The ontogeny of caching in ravens, *(Corvuscorax). Animal Behaviour, in press.*

Burish, M. J., Kueh, H. Y., & Wang, S. H. (2004).Brain architecture and social complexity in modern and ancient birds.Brain, *Behavior and Evolution*, 63(2), 107-124.

Butler, A. B., & Hodos, W. (2005). Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation. John Wiley & Sons.

Byrne, R. W. (1997). ii The Technical Intelligence hypothesis: An additional evolutionary stimulus to intelligence?. *Machiavellian intelligence II: extensions and evaluations*, 2, 289.

Byrne, R. W., & Bates, L. A. (2010). Primate social cognition: uniquely primate, uniquely social, or just unique?. *Neuron*, 65(6), 815-830.

Byrne, R. W., & Byrne, J. M. (1993). Complex leaf-gathering skills of mountain gorillas (*Gorilla g. beringei*): variability and standardization. *American Journal of Primatology*, 31(4), 241-261.

Byrne, R. W., &Russon, A. E. (1998). Learning by imitation: a hierarchical approach. *Behavioral and brain sciences*, 21(05), 667-684.

Carruthers, P., & Smith, P. K. (Eds.).(1996). *Theories of theories of mind (p. 22).* Cambridge: Cambridge University Press.

Chappell, J., &Kacelnik, A. (2002).Tool selectivity in a non-primate, the New Caledonian crow (*Corvusmoneduloides*).*Animal cognition*, 5(2), 71-78.

Chappell, J., &Kacelnik, A. (2004). Selection of tool diameter by New Caledonian crows *Corvusmoneduloides.Animal cognition*, 7(2), 121-127.

Charman, T., Baron-Cohen, S., Swettenham, J., Baird, G., Cox, A., & Drew, A. (2000). Testing joint attention, imitation, and play as infancy precursors to language and theory of mind. *Cognitive Development*, 15(4), 481-498.

Clayton, N. (2007). Animal cognition: crows spontaneously solve a metatool task. *Current Biology*, 17(20), R894-R895.

Clayton, N., &Emery, N. (2005).Corvid cognition.Current biology, 15(3), R80-R81.

Colombo, M., & Broadbent, N. (2000). Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus?.*Neuroscience &BiobehavioralReviews*, 24(4), 465-484.

Corballis, M. C. (1991). The lopsided ape: Evolution of the generative mind. *Oxford UniversityPress.*

D. Boire. *Comparaison quantitative de l'encephale, de sesgrandes subdivisions et de relaisvisuels, trijumeaux et acoustiques chez 28 especesd'oiseaux*. 1990. Tesis Doctoral.

Dawkins, R. (1979). *The selfish gene* (No. 199). Oxford university press.

deBeaune, S., Davidson, I., Hardy, B., McGrew, W., Marchant, L., Reader, S., ... &deBeaune, S. (2004). The Invention of Technology: Prehistory and Cognition 1. *Current Anthropology*, 45(2), 139-162.

Deacon, T. W. (1990).Fallacies of progression in theories of brain-size evolution.*International Journal of Primatology*, 11(3), 193-236.

Diamond, A. (1990).Developmental Time Course in Human Infants and Infant Monkeys, and the Neural Bases of, Inhibitory Control in Reachinga.*Annals of the New York Academy of Sciences*, 608(1), 637-676.

Edinger, L. Investigations on the Comparative Anatomy of the Brain.1–5. Moritz Diesterweg; Frankfurt/Main: 1888–1903. (Translation from German)

Emery, N. J. (2004). Are corvids 'feathered apes'. *Comparative analysis of mi*nds, 181e213.

Emery, N. J. (2006). Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 361(1465), 23-43.

Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2001).Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays.*Nature*, 414(6862), 443-446.

Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004)a. Comparing the complex cognition of birds and primates. *In Comparative vertebrate cognition* (pp. 3-55).Springer US.

Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004)b. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *science*, 306(5703), 1903-1907.

Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2005).Evolution of the avian brain and intelligence.*Current Biology*, 15(23), R946-R950.

Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2009). Comparative social cognition. *Annual review of psychology*, 60, 87-113.

Emery, N. J., Seed, A. M., Von Bayern, A. M., & Clayton, N. S. (2007).Cognitive adaptations of social bonding in birds.*Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 489-505.

Forshaw, J. M. (1989). *Parrots of the world* (p. 626). London: Blandford

Healy, S. D., & Rowe, C. (2007).A critique of comparative studies of brain size.*Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1609), 453-464

Healy, S. D., & Krebs, J. R. (1992). Food storing and the hippocampus in Corvids amount and volume are correlated. Proceedings of the Royal Society of London.*Series B: Biological Sciences*, 248(1323), 241-245.

Heinrich, B. Harper Collins; New York, NY: 1999. *Mind of the raven*.

Heinrich, B., & Pepper, J. W. (1998). Influence of competitors on caching behaviour in the common raven, *Corvuscorax*. *Animal Behaviour*, 56(5), 1083-1090.

Hodos, W., & Campbell, C. B. (1969). Scala naturae: Why there is no theory in comparative psychology. *Psychological Review,*76(4), 337.

Holzhaider, J. C., Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2010).Social learning in New Caledonian crows.*Learning & Behavior*, 38(3), 206-219.

Hunt, G. R. (2000). Human–like, population–level specialization in the manufacture of *Pandanus* tools by New Caledonian crows *Corvusmoneduloides*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1441), 403-413.

Hunt, G. R., Corballis, M. C., & Gray, R. D. (2001). Laterality in tool manufacture by crows.*Nature*, 414(6865), 707-707.

Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2004). The crafting of hook tools by wild New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(Suppl 3), S88-S90.

Jarvis, E. D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W., ...& Butler, A. B. (2005). Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution.*Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 151-159.

Jelbert, S. A., Taylor, A. H., Cheke, L. G., Clayton, N. S., & Gray, R. D. (2014). Using the Aesop's Fable Paradigm to Investigate Causal Understanding of Water Displacement by New Caledonian Crows. *PloS one, 9(3), e92895.*

Jerison, H. J. *Evolution of the Brain and Intelligence*, 1973.

Jønsson, K. A., Fabre, P. H., Ricklefs, R. E., &Fjeldså, J. (2011). Major global radiation of corvoid birds originated in the proto-Papuan archipelago. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(6), 2328-2333.

Jønsson, K. A., Fabre, P. H., &Irestedt, M. (2012).Brains, tools, innovation and biogeography in crows and ravens. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 72.

Karten, H. J., Hodos, W., Nauta, W. J., &Revzin, A. M. (1973). Neural connections of the "visual wulst" of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon (Columba livia) and owl (Speotytocunicularia). *Journal of Comparative Neurology*, 150(3), 253-277.

Kohler, W. (1924).*The mentality of apes*.

Lefebvre, L., Nicolakakis, N., &Boire, D. (2002). Tools and brains in birds. *Behaviour*, 139(7), 939-974.

Lefebvre, L., Reader, S. M., & Sol, D. (2004).Brains, innovations and evolution in birds and primates.*Brain, behavior and evolution*, 63(4), 233-246.

Lefebvre, L., & Sol, D. (2008). Brains, lifestyles and cognition: are there general trends?.*Brain, behavior and evolution*, 72(2), 135-144.

Lefebvre, L., Whittle, P., Lascaris, E., & Finkelstein, A. (1997). Feeding innovations and forebrain size in birds.*Animal Behaviour*, 53(3), 549-560.

Lurz, R. (2009). If chimpanzees are mindreaders, could behavioral science tell? Toward a solution of the logical problem. *Philosophical Psychology*, 22(3), 305-328.

Lurz, R. W. (2011). Belief attribution in animals: On how to move forward conceptually and empirically. *Review of Philosophy and Psychology*, 2(1), 19-59.

Lyons, D. E., & Santos, L. R. (2006). Ecology, domain specificity, and the origins of theory of mind: Is competition the catalyst*?*. *Philosophy Compass*, 1(5), 481-492.

Madge, S., & Burn, H. (1994). Crows and Jays: A Guide to the Crows and Jays of the World.

Marzluff, J.M. &Balda, R. P. 1992 *The pinyon Jay*. London: T. & A.D. Poyser

Marzlufi, J. M., & Heinrich, B. (1991).Foraging by common ravens in the presence and absence of territory holders: an experimental analysis of social foraging.*Animal Behaviour*, 42(5), 755-770.

Medina, L., & Reiner, A. (2000). Do birds possess homologues of mammalian primary visual, somatosensory and motor cortices?.*Trends in neurosciences*, 23(1), 1-12.

Mulcahy, N. J., Call, J., & Dunbar, R. I. (2005).Gorillas (*Gorilla gorilla*) and Orangutans (*Pongopygmaeus*) Encode Relevant Problem Features in a Tool-Using Task.*Journal of Comparative Psychology*, 119(1), 23.

Northcutt, R. G. (2001). Changing views of brain evolution.*Brain research bulletin*, 55(6), 663-674.

Okamoto, S., Tomonaga, M., Ishii, K., Kawai, N., Tanaka, M., & Matsuzawa, T. (2002).An infant chimpanzee (*Pan troglodytes*) follows human gaze. *Animal Cognition*, 5(2), 107-114.

Penn, D. C., & Povinelli, D. J. (2007). On the lack of evidence that non-human animals possess anything remotely resembling a 'theory of mind'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 731-744.

Penn, D. C., Holyoak, K. J., & Povinelli, D. J. (2008). Darwin's mistake: Explaining the discontinuity between human and nonhuman minds. *Behavioral and Brain Sciences*, 31(02), 109-130.

Pettigrew, J. D. (1979). Binocular visual processing in the owl's telencephalon.Proceedings of the Royal Society of London. Series B. *Biological Sciences*, 204(1157), 435-454.

Portmann, A. (1946). Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux.

Poundstone, W., & Fourcade, D. M. (2005). *El dilema del prisionero: John von Neumann, la teoría de juegos y la bomba*. Alianza Editorial.

Premack, D. (2007). Human and animal cognition: Continuity and discontinuity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(35), 13861-13867.

Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind*?.Behavioral and brain sciences*, 1(04), 515-526.

Reader, S. M., &Laland, K. N. (2001). Primate innovation: sex, age and social rank differences. *International Journal of Primatology*, 22(5), 787-805.

Reader, S. M., &Laland, K. N. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(7), 4436-4441.

Reiner, A., Brauth, S. E., &Karten, H. J. (1984).Evolution of the amniote basal ganglia.*Trends in Neurosciences*, 7(9), 320-325.

Reiner, A., Perkel, D. J., Bruce, L. L., Butler, A. B., Csillag, A., Kuenzel, W., ...& Jarvis, E. D. (2004). Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *Journal of ComparativeNeurology*, 473(3), 377-414.

Rutledge, R., & Hunt, G. R. (2004).Lateralized tool use in wild New Caledonian crows.*Animal Behaviour*, 67(2), 327-332.

Santos, L. R., Ericson, B. N., &Hauser, M. D. (1999). Constraints on problem solving and inhibition: Object retrieval in cotton-top tamarins (*Saguinusoedipusoedipus*). *Journal of Comparative Psychology*, 113(2), 186.

Seed, A., & Tomasello, M. (2010). Primate cognition. *Topics in Cognitive Science*, 2(3), 407-419.

Shettleworth, S. J. (2009). Cognition, evolution, and behavior.*Oxford University Press*.

Shettleworth, S. J. (2010)a. Clever animals and killjoy explanations in comparative psychology. *Trends in cognitive sciences*, 14(11), 477-481.

Shettleworth, S. J. (2010)b. Cognition, evolution, and behavior: *Oxford University Press*. New York, NY.

Shimizu, T., &Karten, H. J. (1990).Immunohistochemical analysis of the visual wulst of the pigeon (Columba livia).*Journal of comparative neurology*, 300(3), 346-369.

Silva, F. J., & Silva, K. M. (2010). How do adult humans compare with New Caledonian crows in tool selectivity?.*Learning&behavior*, 38(1), 87-95.

Skinner, B. F. (1953). *Science and human behavior*.Simon and Schuster.

Stahler, D., Heinrich, B., & Smith, D. (2002). Common ravens, *Corvuscorax*, preferentially associate with grey wolves, *Canis lupus*, as a foraging strategy in winter. *Animal Behaviour*, 64(2), 283-290.

Stone, V. E., &Gerrans, P. (2006). Does the normal brain have a theory of mind?.*Trends in CognitiveSciences*, 10(1), 3-4.

Striedter, G. F. (2005). *Principles of brain evolution*.Sinauer Associates.

Taylor, A. H. (2014). Corvid cognition. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 5(3), 361-372.

Taylor, A. H., Hunt, G. R., Holzhaider, J. C., & Gray, R. D. (2007). Spontaneous metatool use by New Caledonian crows.*Current Biology*, 17(17), 1504-1507.

Taylor, A. H., Medina, F. S., Holzhaider, J. C., Hearne, L. J., Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2010). An investigation into the cognition behind spontaneous string pulling in New Caledonian crows.*PloSone*, 5(2), e9345.

Taylor, A. H., Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2011).Context-dependent tool use in New Caledonian crows.*Biologyletters*, rsbl20110782.

Tirapu-Ustárroza, J., Pérez-Sayesa, G., Erekatxo-Bilbaoa, M., &Pelegrín-Valerob, C. (2007). ¿ Qué es la teoría de la mente?.*RevNeurol*, 44(8), 479-489.

Tomasello, M., Hare, B., &Agnetta, B. (1999). Chimpanzees, *Pan troglodytes*, follow gaze direction geometrically. *Animal Behaviour*, 58(4), 769-777.

Troscianko, J., von Bayern, A. M., Chappell, J., Rutz, C., & Martin, G. R. (2012). Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Naturecommunications*, 3, 1110.

van der Vaart, E., Verbrugge, R., & Hemelrijk, C. K. (2012). Corvid re-caching without 'theory of mind': A model. *PloS one*, 7(3), e32904.

van der Vaart, E., & Hemelrijk, C. K. (2014). 'Theory of mind'in animals: ways to make progress. *Synthese*, 191(3), 335-354.

vanHorik, J., & Emery, N. J. (2011). Evolution of cognition. Wiley Interdisciplinary Reviews: *Cognitive Science*, 2(6), 621-633.

Voronov, L. N., Bogoslovskaya, L. G., &Markova, E. G. (1994). A comparative-study of the morphology of forebrain in corvidae in view of their trophic specialization.*ZoologicheskyZhurnal*, 73(10), 82-96.

Ward, J. P., &Cantalupo, C. (1997). Origins and functions of laterality: Interactions of motoric systems. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 2(3-4), 279-303.

Weir, A. A., Chappell, J., &Kacelnik, A. (2002).Shaping of hooks in New Caledonian crows.*Science*, 297(5583), 981-981.

Weir, A. A., &Kacelnik, A. (2006). A New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*) creatively re-designs tools by bending or unbending aluminium strips. *Animal cognition*, 9(4), 317-334.

Weir, A. A., Kenward, B., Chappell, J., &Kacelnik, A. (2004). Lateralization of tool use in New Caledonian crows (*Corvusmoneduloides*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(Suppl 5), S344-S346.

Whiten, A. (Ed.). (1991). Natural theories of mind: Evolution, development and simulation of everyday mindreading. *Oxford: Basil Blackwell.*

Wimpenny, J. H., Weir, A. A., Clayton, L., Rutz, C., &Kacelnik, A. (2009). Cognitive processes associated with sequential tool use in New Caledonian crows. *PLoSOne*, 4(8), e6471.