

PERSONALIDAD, BIENESTAR Y
PSICOPATOLOGÍA EN CHIMPANCÉS Y ORCAS.
UNA PERSPECTIVA EVOLUTIVA Y COMPARADA

Yulán Úbeda Arias

Per citar o enllaçar aquest document:
Para citar o enlazar este documento:
Use this url to cite or link to this publication:
<http://hdl.handle.net/10803/671406>



<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.ca>

Aquesta obra està subjecta a una llicència Creative Commons Reconeixement

Esta obra está bajo una licencia Creative Commons Reconocimiento

This work is licensed under a Creative Commons Attribution licence

Universitat
de Girona

TESIS DOCTORAL



**Personalidad, bienestar y psicopatología en
chimpancés y orcas.
Una perspectiva evolutiva y comparada**

Yulán Úbeda Arias

2019



TESIS DOCTORAL

Personalidad, bienestar y psicopatología en chimpancés y orcas.

Una perspectiva evolutiva y comparada

Yulán Úbeda Arias

2019

PROGRAMA DE DOCTORADO
PSICOLOGÍA, SALUD Y CALIDAD DE VIDA

Dirigida por: Miquel Llorente Espino

Codirigida por: Jaume Fatjó Ríos y Carles Rostan Sánchez

Tutor/a: Ferran Viñas Poch

Memoria presentada para optar al título de doctor/a por la
Universitat de Girona

Diseño de portada: Yulán Úbeda

Dibujos: Chimpancé: Jesús José Úbeda; Orca: Yulán Úbeda

Dedicatoria

A mis padres

A los animales que sufren en manos de humanos

Agradecimientos

A Jesús y Mari Paz, mis padres. Gracias por enseñarme a amar y a observar la naturaleza y los animales desde que era pequeñita, porque eso, me ha llevado hasta aquí. Gracias también por apoyarme incondicionalmente, respetar mis decisiones, sentirnos orgullosos y animarme a perseguir este difícil sueño durante todos estos años. ¡Muchísimas gracias papis! Te quiero Papá, te quiero Mamá.

A Álex, mi compañero. Gracias porque tu apoyo, motivación y cariño han sido cruciales durante esta Tesis. Te estoy infinitamente agradecida por recordarme que tengo que creer en mí y confiar en la vida, pero sobre todo, por compartir conmigo tanto amor... Hacemos un gran equipo. Te quiero.

A Dulce, mi compañera perruna. No hemos podido querernos más, ni ser más felices durante estos años juntas, gracias Dulce... Gracias también por acompañarme durante todas estas horas desde tu camita, porque has sido la mejor “secretaria” que podía tener. Mi vida a tu lado sabía mejor... Te echo tanto de menos...

A Álvaro, mi hermano. Gracias por ser un buen hermano, también durante esta Tesis... ¡Te quiero mucho tronquito!

A Miquel Llorente, mi mentor en este fascinante mundo que es la primatología y Director de esta Tesis. Muchas gracias Miquel por todos estos años de enseñanzas y consejos. Gracias especialmente por el proceso de corrección final de esta Tesis.

A Jaume Fatjó y Carles Rostán, codirectores de esta Tesis. Muchas gracias por vuestra ayuda, vuestras aportaciones, consejos y conversaciones.

A Javier Almunia, gracias por tu amabilidad, tu confianza, tu ayuda y tus consejos.

A mis compañeros y amigos. Especialmente a Adrián, Anna, Carles, Daniela, Isaac, José Luis, Laura, Luci, María, Mario, Miguel, Nardo, Paloma, Rafa, Ro, Rocío, Sara, Sergio, Tairé y Tere. A los que sois compañeros de profesión: gracias por ser mi contacto con el ámbito científico y los animales desde mi “aislamiento” canario. Vuestras conversaciones me han motivado, ayudado, hecho reflexionar y aprender. A todos vosotros: gracias de corazón por vuestro interés, por compartir la ilusión de este trabajo, y sobre todo por vuestro ánimo, apoyo y cariño.

A Ludovico Einaudi, mi pianista favorito. Gracias por acompañarme con tu música durante horas y horas, también durante esta Tesis. Gracias por los nudos en la garganta, las sonrisas, las lágrimas y los vellos de punta. Me he sentido acompañada... y viva! Gracias de todo corazón.

A todas y cada una de las personas de Fundación Mona implicadas en el cuidado de los chimpancés desde hace años. Especialmente a Alba, Amelia, Amparo, Bárbara, Carl, Charlotte, Ciscu, Cristina, David, Didi, Miquel, Olga, Rosa, Teresa y Enzo! Los chimpancés han tenido mucha suerte de haberos encontrado. Con todo el cariño: gracias por vuestro continuo esfuerzo, dedicación y pasión.

A los chimpancés: África, Bea, Bongo, Charly, Cheeta, Coco, Juan, Marco, Nico, Tico, Tom, Toni, Toto, Romie, Sara, Victor y Waty. Muchísimas gracias por haberme enseñado tanta etología, pero sobre todo, por mostrarme aquellos rasgos que

compartimos como primates (V́ctor, siempre recordaré el día que le pediste perdón a Toto. No imaginas lo que significó...). Siento mucho que hayáis tenido que pagar tan alto precio porque vuestro camino se cruzase con el de un humano. Solo puedo deciros que lo estáis haciendo muy bien, cada día mejor, y también que aunque lenta, la ayuda está llegando para el resto de vuestros compañeros.

A todos esos animales con los que he compartido mis días: Abrelatas, Alicates, Candelaria, Ducky, Espinete, Garbancito, Ingrid, Kevin, Lentejita, Nela, Orejotas, Roky, Sugo, Timi, Willy, y bastantes más que no nombro. Me habéis acompañado, enseñado y motivado a dedicaros una gran parte de mi vida. Gracias infinitas por ello.

Los estudios aquí presentados, no se podrían haber llevado a cabo sin la ayuda desinteresada de todos los evaluadores que han formado parte de ellos. Simplemente, gracias a todos y cada uno de vosotros.

Para todos aquellos que habéis formado parte de este proceso y no he nombrado, sencillamente: ¡gracias!

Lista de publicaciones

Esta Tesis se presenta como un compendio de publicaciones de artículos científicos redactados en inglés y publicados o enviados a revistas internacionales de impacto en el área de estudio.

Los artículos incluidos en esta Tesis son:

Úbeda, Y., y Llorente, M. (2015). Personality in sanctuary-housed chimpanzees: A comparative approach of psychobiological and penta-factorial human models. *Evolutionary Psychology*, 13(1), 182-196. doi: 10.1177/147470491501300111 (CiteScore 2015: 1.33; Percentil: 78%; General medicine)

Úbeda, Y., y Llorente, M. (2016) Bioética en Primates no humanos. Diagnóstico de trastornos mentales como argumento para un trato ético completo hacia chimpancés utilizados en espectáculos y como mascotas. En libro: El mejoramiento humano. Avances, investigaciones y reflexiones éticas y políticas, Publisher: Editorial Comares, Editors: César Ortega, Andrés Richart Piqueras, Víctor Páramo, Christian Ruiz, pp.761-777. doi: 10.13140/RG.2.1.5021.9280

Úbeda, Y., Ortín, S., St. Leger, J., Llorente, M., y Almunia, J. (2018). Personality in captive killer whales (*Orcinus orca*): A rating approach based on the five-factor model. *Journal of Comparative Psychology*, 133(2):252-261. doi: 10.1037/com0000146 (CiteScore 2018: 1.87; Percentil: 79%; Psychology - Miscellaneous)

Úbeda, Y., Ortín, S., Llorente, M., y Almunia, J. (2019) Welfare of captive killer whales is related with personality and subjective well-being. Manuscrito enviado para publicación a *Animal Welfare*. (CiteScore (2018¹): 1.78; Percentil: 87%; General Veterinary)

Úbeda, Y., Crailsheim, D., Gomara, A., Fatjó, J., Rostán, C., Almunia, J., y Llorente, M. Diagnosing psychopathologies in ex-pet and ex-performer chimpanzees: A comparative procedure based on the Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders (DSM). Manuscrito enviado para publicación a *Journal of Comparative Psychology* (CiteScore (2018²): 1.87; Percentil: 79%; Psychology - Miscellaneous)

¹ Datos de 2019 no disponibles

² Datos de 2019 no disponibles

Lista de abreviaturas

- APA – (*American Psychiatric Association*) Asociación Americana de Psiquiatría
- AZA - (*Association of Zoos and Aquariums*) Asociación de Zoológicos y acuarios
- CPQ - (*Chimpanzee Psychopathology Questionnaire*) Cuestionario de Psicopatologías en chimpancés
- DSM - (*Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders*) Manual diagnóstico y estadístico de los trastornos mentales
- EE.UU. – Estados Unidos
- EQ - (*Encephalization Quotient*) Cociente de encefalización
- FFM - (*Five Factor Model*) Modelo de los cinco factores
- ICD - (*International Classification of Diseases*) Clasificación internacional de enfermedades
- m.a. – millones de años
- PEN - (*Psychoticism, Extraversion, Neuroticism*) Factores del modelo psicobiológico de Eysenck
- p.e. – por ejemplo
- QBA - (*Qualitative behavioural assessment*) Evaluación comportamental cualitativa
- QoL - (*Quality of life*) Calidad de vida
- SWB - (*Subjective well-being*) Bienestar subjetivo o felicidad
- ToM - (*Theory of mind*) Teoría de la mente
- WAZA - (*World Association of Zoos & Aquariums*) Asociación Mundial de Zoológicos y Acuarios

Lista de figuras

Figura 1: Cladograma simplificado de filogenia de plesiadapiformes y euprimates.

Figura 2: Cladograma simplificado de filogenia de los euprimates.

Figura 3: Cladograma simplificado de la filogenia de primates con fechas estimadas de divergencia.

Figura 4: Ilustración simplificada de las relaciones filogenéticas entre cetáceos y artiodáctilos, en base a hipótesis morfológicas, y morfológicas y moleculares.

Figura 5: Cladograma simplificado de filogenia de arqueocetos y cetáceos actuales.

Figura 6: Cladograma simplificado de la filogenia de cetáceos.

Figura 7: Ilustración simplificada de la relación filogenética entre los principales grupos de primates y cetáceos y su tiempo estimado de divergencia.

Figura 8: Rasgo compartido por homología o convergencia representada en un árbol filogenético esquemático.

Figura 9: Esquema simplificado sobre los ámbitos de estudio de esta Tesis doctoral.



El Dr. Miquel Llorente Espino de la Universitat de Girona, el Dr. Jaume Fatjó Ríos de la Universitat Autònoma de Barcelona y el Dr. Carles Rostán Sánchez de la Universitat de Girona,

DECLARAMOS:

Que el trabajo titulado “Personalidad, bienestar y psicopatología en chimpancés y orcas. Una perspectiva evolutiva y comparada”, que presenta Yulán Úbeda Arias para la obtención del título de doctora, ha sido realizado bajo nuestra dirección.

Y para que aquí conste y tenga los efectos oportunos, firmamos este documento.

Firmado:

Miquel Llorente

Jaume Fatjó

Carles Rostán

El Dr. Miquel Llorente, el Dr. Jaume Fatjó, el Dr. Carles Rostán, el Dr. Javier Almunia, la Sra. Sara Ortín, el Sr. Dietmar Crailsheim y la Sra. Alba Gomara como coautores(as) de los siguientes artículos:

Úbeda, Y., y Llorente, M. (2015). Personality in sanctuary-housed chimpanzees: A comparative approach of psychobiological and penta-factorial human models. *Evolutionary Psychology*, 13(1), 182-196. doi: 10.1177/147470491501300111

Úbeda, Y. y Llorente, M. (2016) Bioética en primates no humanos. Diagnóstico de trastornos mentales como argumento para un trato ético completo hacia chimpancés utilizados en espectáculos y como mascotas. En libro: *El mejoramiento humano. Avances, investigaciones y reflexiones éticas y políticas*. Editorial: Editorial Comares, Editores: César Ortega, Andrés Richart Piqueras, Víctor Páramo, Christian Ruiz, pp.761-777. doi: 10.13140/RG.2.1.5021.9280

Úbeda, Y., Ortín, S., St. Leger, J., Llorente, M., y Almunia, J. (2018). Personality in captive killer whales (*Orcinus orca*): A rating approach based on the five-factor model. *Journal of Comparative Psychology*, 133(2):252-261. doi: 10.1037/com0000146

Úbeda, Y. Ortin, S. Llorente, M. y Almunia, J. (2019) Welfare of captive killer whales is related with personality and subjective well-being. Manuscrito enviado para publicación a *Animal Welfare*

Úbeda, Y., Crailsheim, D., Gomara, A., Fatjó, J., Rostán, C., Almunia, J., y Llorente, M. (2019). Diagnosing psychopathologies in ex-pet and ex-performer chimpanzees: A comparative procedure based on the Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders (DSM). Manuscrito enviado para publicación a *Journal of Comparative Psychology*

Aceptamos que la Sra. Yulán Úbeda Arias presente los artículos mencionados como autora principal y como parte de su Tesis doctoral, y que estos artículos no pueden, por tanto, formar parte de ninguna otra Tesis doctoral.

Y para que así conste y tenga los efectos oportunos firmamos este documento.

Miquel Llorente

Jaume Fatjó

Carles Rostán

Javier Almunia

Sara Ortín

Dietmar Crailsheim

Alba Gomara

Índice

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Resumen | 1 |
| Resum | 3 |
| Abstract | 5 |
| 1. INTRODUCCIÓN GENERAL | 7 |
| 1.1. Introducción a los métodos cualitativos en el estudio del comportamiento animal .. | 9 |
| 1.2. Personalidad animal | 10 |
| 1.3. Felicidad animal | 12 |
| 1.4. Bienestar animal | 13 |
| 1.5. Psicopatología animal | 15 |
| 1.6. Bioética animal | 17 |
| 1.7. Primates y Cetáceos: Filogenia, similitudes y convergencia | 19 |
| 1.7.1. Filogenia de primates: de los plesiadapiformes a la aparición de los chimpancés | 19 |
| 1.7.2. Filogenia de cetáceos: de los arqueocetos a la aparición de las orcas | 21 |
| 1.7.3 Filogenia de primates y cetáceos: la ruptura | 23 |
| 1.7.4. Similitudes entre primates y cetáceos | 24 |
| 1.7.4.1. Similitudes compartidas a nivel neuroanatómico entre primates y cetáceos | 25 |
| 1.7.4.1.a. Encefalización | 25 |
| 1.7.4.1.b. Neocórtex | 25 |
| 1.7.4.2. Características vitales compartidas entre primates y cetáceos | 27 |
| 1.7.4.2.a. Medio | 27 |
| 1.7.4.2.b. Historia vital | 28 |
| 1.7.4.2.c. Vida social | 30 |
| 1.7.4.3. Aspectos cognitivos compartidos entre cetáceos y primates | 32 |
| 1.7.4.3. a Cognición física | 33 |
| 1.7.4.3.b Cognición social | 34 |
| 1.7.5. Primates y cetáceos, ¿Un ejemplo de convergencia evolutiva? | 39 |
| 2. OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACION | 41 |
| 2.1. Objetivos de la investigación | 43 |
| 2.1.1. Objetivos generales | 43 |
| 2.1.2. Objetivos específicos | 43 |
| 2.2. Justificación de la investigación | 44 |
| 3. ESTUDIOS | 49 |
| 3.1. Estudio 1 | 51 |

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 3.2. Estudio 2 | 67 |
| 3.3. Estudio 3 | 79 |
| 3.4. Estudio 4 | 107 |
| 3.5. Estudio 5 | 153 |
| 4. DISCUSIÓN GENERAL, CONCLUSIONES Y DIRECCIONES FUTURAS | 171 |
| 4.1. Discusión general..... | 173 |
| 4.1.1. Discusión de los estudios realizados en la Tesis doctoral..... | 173 |
| 4.1.2. Herramientas de evaluación utilizadas..... | 177 |
| 4.1.3. Especies investigadas | 179 |
| 4.1.4. Una aproximación comparada a la evolución del comportamiento en primates y cetáceos | 180 |
| 4.2. Limitaciones y críticas del estudio | 181 |
| 4.2.1. Debilidades de la metodología <i>rating</i> | 181 |
| 4.2.2. Críticas en la evaluación de constructos psicológicos en animales | 183 |
| 4.2.3. Limitaciones y críticas de los estudios presentados en esta Tesis | 184 |
| 4.3. Conclusiones | 188 |
| 4.3. Direcciones futuras | 190 |
| Referencias | 193 |

Resumen

La metodología *rating* se basa en los juicios de una serie de evaluadores respecto al comportamiento de los animales de estudio, usando para ello listas de ítems descriptivos recogidos en un cuestionario. Una serie de argumentos psicométricos y pragmáticos se han traducido en que un gran número de autores elijan el método *rating* para evaluar comportamientos en animales que pueden ser representados mediante ítems descriptivos. En la presente Tesis se evalúan una serie de constructos psicológicos mediante metodología *rating* en un número variable de chimpancés y orcas alojados en cautividad. En el caso de los chimpancés se evaluaron personalidad y psicopatologías, mientras que en el caso de las orcas personalidad, bienestar y bienestar subjetivo (o felicidad).

En primer lugar, en el estudio de personalidad en chimpancés alojados en santuario (n=11) (Estudio 1) se aplicaron adaptaciones del modelo psicobiológico de Eysenck (PEN) y del *Five Factor Model* (FFM), con un total de 12 y 38 adjetivos respectivamente. La reducción de datos evidenció, 3 factores para PEN —Extraversión, Neuro-Psicoticismo y Dominancia— y 4 para FFM —Extraversión, Responsabilidad-amabilidad, Dominancia y Responsabilidad-apertura— con valores adecuados de validez y fiabilidad. Los resultados obtenidos fueron altamente comparables a los esperados para humanos con dichas teorías, aunque con características idiosincráticas de la especie y el tipo de muestra. Por otra parte, en el estudio de trastornos mentales en chimpancés (Estudio 4) se presenta por primera vez una herramienta de diagnóstico de trastornos mentales para chimpancés basada en la herramienta de diagnóstico humana: el *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders* (DSM) (American Psychiatric Association [APA], 2013). Para crear el *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire* (CPQ), un total de 66 ítems del DSM fueron retenidos. El CPQ fue evaluado en 23 chimpancés utilizados previamente como mascotas y en el ámbito del espectáculo, que actualmente residen en un santuario y un zoológico. La reducción de datos evidenció 8 factores de diagnóstico — «Trastornos destructivos del control de los impulsos y de la conducta», «Trastornos de ansiedad», «Trastornos bipolares y trastornos relacionados», «Trastornos parafilicos», «Trastornos depresivos», «Trastornos relacionados con ansiedad, traumas y factores estresantes», «Trastornos derivados de traumas» y «Trastornos desinhibidos» — con valores adecuados de validez y fiabilidad y altamente comparables con las categorías de diagnóstico humanas equivalentes. Por tanto, el presente estudio evidencia las consecuencias a nivel de trastornos mentales derivadas del uso de chimpancés como mascotas o en el ámbito del espectáculo. Así pues, este tipo de estudios aportan (Estudio 5) argumentos empíricos para promover: (a) la concienciación por parte del público y (b) un cambio en el marco legal en relación a los usos y tenencias que se les dan a esta especie. Además, este tipo de estudios, pueden contribuir a (c) aumentar los conocimientos sobre los orígenes evolutivos de la enfermedad humana desde una perspectiva filogenética y comparada, y (d) mejorar las terapias aplicadas a la especie y los individuos, tanto a nivel farmacológico como terapéutico. Por otra parte, en el estudio de personalidad de orcas (n=24) (Estudio 2) se evaluaron 38 adjetivos basados en la teoría de FFM. Tras la reducción de datos se obtuvieron cuatro factores de personalidad —Extraversión, Responsabilidad-amabilidad, Dominancia y Cuidado— con valores adecuados de validez y fiabilidad.

Los resultados obtenidos fueron muy similares a los obtenidos para chimpancés (Estudio 1) y humanos (Goldberg, 1990) según la misma teoría en la que estaba basada (FFM). Además, con parte de la muestra inicial (n=6) (Estudio 3), se obtuvieron correlaciones entre el factor de personalidad de Dominancia y los factores de bienestar «Bienestar general», «Sociabilidad», «Nerviosismo» y «Comunicativo», mientras que la felicidad apareció asociada a los factores de bienestar de «Bienestar general» y «Sociabilidad» y con el factor de personalidad de Dominancia. Los resultados fueron similares a lo obtenido para humanos (p.e., Diener, 2009; Steel, Schmidt, y Shultz, 2008) y a lo obtenido en nuestro estudio de coautoría de chimpancés (Robinson et al., 2017). Además, dichas correlaciones evidenciaron la validez de la herramienta novel de evaluación de bienestar en cetáceos, que sumada a los valores de fiabilidad, evidencian la utilidad de la misma.

La presente Tesis presenta una serie de resultados principales. En primer lugar, cada uno de los constructos analizados tanto para orcas como para chimpancés en esta Tesis mostró niveles adecuados de validez y fiabilidad, evidenciando en última instancia la utilidad de las herramientas utilizadas, incluso de aquellas que eran utilizadas por primera vez —*Chimpanzee Psychopathology Questionnaire*, cuestionario de evaluación del bienestar en orcas y el modelo psicobiológico de Eysenck (PEN) para medir personalidad en chimpancés—. En segundo lugar, en el caso de los estudios con chimpancés (Estudios 1 y 4), se obtuvo tanto una estructura de personalidad, como de categorías diagnóstico de trastornos mentales, muy similares a la humana, evidenciando una posible continuidad evolutiva entre dichas especies. Por su parte, las similitudes encontradas en esta Tesis entre orcas y primates (Estudio 2 y Estudio 3) tanto en estructura de personalidad, como a nivel de correlaciones entre personalidad, bienestar y felicidad, podrían ser consideradas como convergencias evolutivas entre ambos Órdenes.

Resum

La metodologia *rating* es basa en els judicis d'una sèrie d'avaluadors respecte al comportament dels animals d'estudi, utilitzant llistes d'ítems descriptius recollits en un qüestionari. Una sèrie d'arguments psicomètrics i pragmàtics s'han traduït en el fet que un gran nombre d'autors trien el mètode *rating* per avaluar comportaments en animals que poden ser representats mitjançant ítems descriptius. En la present Tesi s'avaluen una sèrie de constructes psicològics mitjançant metodologia *rating* en un nombre variable de ximpanzés i orques allotjats en captivitat. En el cas dels ximpanzés es van avaluar personalitat i psicopatologies, mentre que en el cas de les orques personalitat, benestar i benestar subjectiu (o felicitat).

En primer lloc, en l'estudi de personalitat en ximpanzés allotjats en santuari (n = 11) (Estudi 1) es van aplicar adaptacions del model psicobiològic d'Eysenck (PEN) i del *Five Factor Model* (FFM), amb un total de 12 i 38 adjectius respectivament. La reducció de dades evidencià 3 factors per PEN —Extraversió, Neuro-Psicoticisme i Dominància— i 4 per FFM —Extraversió, Responsabilitat-amabilitat, Dominància i Responsabilitat-obertura— amb valors adequats de validesa i fiabilitat. Els resultats obtinguts van ser altament comparables als esperats per a humans amb aquestes teories, encara que amb característiques idiosincràtiques de l'espècie i el tipus de mostra. D'altra banda, en l'estudi de trastorns mentals en ximpanzés (Estudi 4) es presenta per primera vegada una eina de diagnòstic de trastorns mentals per ximpanzés basada en l'eina de diagnòstic humana: el *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders* (DSM) (APA, 2013). Per crear el *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire* (CPQ), un total de 66 ítems del DSM van ser retinguts. El CPQ va ser avaluat en 23 ximpanzés utilitzats prèviament com a mascotes i en l'àmbit de l'espectacle, que actualment resideixen en un santuari i un zoològic. La reducció de dades evidencià 8 factors de diagnòstic —«Trastorns destructius del control dels impulsos i de la conducta», «Trastorns d'ansietat», «Trastorns bipolars i trastorns relacionats», «Trastorns parafillics», «Trastorns depressius», «Trastorns relacionats amb ansietat, traumes i factors estressants», «Trastorns derivats de traumes» i «Trastorns desinhibits»— amb valors adequats de validesa i fiabilitat i altament comparables amb les categories de diagnòstic humanes equivalents. Per tant, el present estudi evidència les conseqüències a nivell de trastorns mentals derivades de l'ús de ximpanzés com a mascotes o en l'àmbit de l'espectacle. Així doncs, aquest tipus d'estudis aporten (Estudi 5) arguments empírics per promoure: (a) la conscienciació per part del públic i (b) un canvi en el marc legal en relació als usos i tinences que es donen a aquesta espècie. A més, aquest tipus d'estudis, poden contribuir a (c) augmentar els coneixements sobre els orígens evolutius de la malaltia mental humana des d'una perspectiva filogenètica i comparada, i (d) millorar les teràpies aplicades a l'espècie i els individus, tant a nivell farmacològic com terapèutic. D'altra banda, en l'estudi de personalitat d'orques (n = 24) (Estudi 2) es van avaluar 38 adjectius basats en la teoria de FFM.

D'altra banda, en l'estudi de personalitat d'orques (n = 24) (Estudi 2) es van avaluar 38 adjectius basats en la teoria de FFM. Després de la reducció de dades es van obtenir quatre factors de personalitat —Extraversió, Responsabilitat-amabilitat, Dominància i Cura— amb valors adequats de validesa i fiabilitat. Els resultats obtinguts van ser molt similars als obtinguts per ximpanzés (Estudi 1) i humans (Goldberg, 1990)

segons la mateixa teoria en la qual estava basada (FFM). A més, amb part de la mostra inicial (n = 6) (Estudi 3), es van obtenir correlacions entre el factor de personalitat de Dominància i els factors de benestar «Benestar general», «Sociabilitat», «Nerviosisme» i «Comunicatiu», mentre que la felicitat va aparèixer associada als factors de benestar de «Benestar general» i «Sociabilitat» i amb el factor de personalitat de Dominància. Els resultats van ser similars als obtinguts per humans (p.e., Diener, 2009; Steel, Schmidt, y Shultz, 2008) i en el nostre estudi de coautoria amb ximpanzés (Robinson et al., 2017). A més, aquestes correlacions van evidenciar la validesa de l'eina novell d'avaluació de benestar en cetacis, que sumada als valors de fiabilitat, evidencien la utilitat de la mateixa.

La present Tesi presenta una sèrie de resultats principals. En primer lloc, cadascun dels constructes analitzats tant per orques com per ximpanzés en aquesta Tesi van mostrar nivells adequats de validesa i fiabilitat, evidenciant en última instància la utilitat de les eines utilitzades, fins i tot d'aquelles que eren utilitzades per primera vegada —*Chimpanzee Psychopathology Questionnaire*, qüestionari d'avaluació del benestar en orques i el model psicobiològic d'Eysenck (PEN) per mesurar personalitat en ximpanzés—. En segon lloc, en el cas dels estudis amb ximpanzés (Estudis 1 i 4), es va obtenir tant una estructura de personalitat, com de categories diagnòstic de trastorns mentals, molt similars a la humana, evidenciant una possible continuïtat evolutiva entre aquestes espècies. Per la seva banda, les similituds trobades en aquesta Tesi entre orques i primats (Estudi 2 i Estudi 3) tant en estructura de personalitat com a nivell de correlacions entre personalitat, benestar i felicitat, podrien ser considerades com a convergències evolutives entre ambdós Ordres.

Abstract

The rating method is based on raters' assessment on animal behavior by using descriptive items on a questionnaire. Some psychometric and pragmatic aspects have been translated into a fact that a great number of authors choose the rating method for assessing any animal behavior that could be represented by descriptive items. In this thesis, some psychological constructs are evaluated by using the rating method in a variable number of chimpanzees and killer whales housed in captivity. In chimpanzees, personality and psychopathology were evaluated, while in orcas, personality, welfare and subjective well-being (or happiness).

First, on the personality research on sanctuary housed chimpanzees (n=11) (Study 1) a total of 12 and 38 adjectives based on Eysenck psychobiological model (PEN) and Five Factor Model (FFM) respectively were applied. Data reduction shown 3 factors for PEN —Extraversion, Neuro-Psychoticism and Dominance— and 4 for FFM —Extraversion, Conscien-agreeableness, Dominance and Conscien-openness— with acceptable standards of validity and reliability. The obtained results were highly comparable with the results obtained for humans for both models, although, with distinctive features related with the species and sample type. Secondly, in the study of mental disorders in chimpanzees (Study 4) it is presented for the first time a mental disorder diagnosis tool for chimpanzees which is based on a human diagnosis tool: the *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders* (DSM) (APA, 2013). The *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire* (CPQ) was composed by 66 items. The CPQ was assessed on 23 chimpanzees previously used as pets and as performers, but actually housed in a sanctuary and a zoo. Data reduction shown 8 diagnosis factors —“Anxiety-, Trauma- and Stressor-related disorders”, “Disruptive, impulse-control, and conduct disorders”, “Depressive disorders”, “Anxiety disorders”, “Bipolar and related disorders”, “Trauma derived disorders”, “Disinhibited disorders” and “Paraphilic disorders”— with acceptable standards of validity and reliability and highly comparable with human diagnosis categories. Thus, this study present evidences for the consequences of using chimpanzees as pets or performers. Therefore, these studies provide (Study 5) empirical arguments to promote: (a) public awareness and (b) a change on legal framework regarding the use and possession of chimpanzees. Moreover, these studies could contribute to (c) to increase the knowledge on the evolutionary origins of human disorders form a phylogenetic and comparative perspective and (d) to enhance the pharmacologic and therapeutic therapies applied on the species. Thirdly, on the killer whale personality research (n=24) (Study 2) 38 adjectives based on FFM were assessed. Data reduction showed 4 personality factors — Extraversion, Conscien-agreeableness, Dominance and Careful— with acceptable standards of validity and reliability. The results were highly comparable with the results obtained for chimpanzees (Study 1) and Humans (Goldberg, 1990) according with the same model (FFM). Moreover, with part of the sample (n=6) (Study 3) the personality factor of Dominance was related with the welfare factors of “General welfare”, “Sociability”, “Nervousness” and “Forthcomingness”, while happiness, was related with the welfare factors of “General welfare” and “Sociability” and with the personality factor of Dominance. The results were similar to human results (p.e., Diener, 2009; Steel, Schmidt, y Shultz, 2008) and to those obtained in our coauthored study with chimpanzees (Robinson et al., 2017). Moreover the relations evidenced the validity of

the novel cetacean welfare assessment tool, which added to reliability values, evidence the utility of the tool.

This Thesis presents some main results. First, each psychological construct analyzed, both for killer whales and chimpanzees, shows adequate levels of validity and reliability. This evidence proves as a last resort that the tools are useful, even those that were used for first the time —*Chimpanzee Psychopathology Questionnaire*, killer whale welfare questionnaire and the Eysenck psychobiological model (PEN) for the personality assessment in chimpanzees—. Secondly, for the studies with chimpanzees (Studies 1 and 4), both the structure of personality and the mental disorders categories for diagnosis, were similar to humans, showing a possible evolutionary continuity between aforementioned species. Likewise, the similarities found between killer whales and primates both in personality structures and in correlations between personality, welfare and subjective well-being (Studies 2 and 3) could be considered as evolutionary convergences between both Orders.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Introducción a los métodos cualitativos en el estudio del comportamiento animal

Los investigadores del comportamiento animal utilizan fundamentalmente dos aproximaciones empíricas para registrar la conducta de los animales: la codificación (de aquí en adelante referido como *coding*, por su traducción en inglés) y la evaluación (de aquí en adelante referido como *rating*, por su traducción en inglés) (véase, por ejemplo, Highfill, Hanbury, Kristiansen, Kuczaj y Watson, 2010; Vazire y Gosling, 2004). Ambas aproximaciones presentan una serie de diferencias a nivel conceptual, metodológico y práctico (Koski, 2011).

El *coding* se desarrolló en el contexto de la investigación biológica orientada al estudio del comportamiento animal, por lo que los campos de la Biología del Comportamiento y la Ecología del Comportamiento fueron sus principales impulsores (Koski, 2011). Según esta aproximación, el comportamiento de los animales es medido en base a las unidades de conducta recogidas en un etograma o catálogo conductual (Makkink, 1936; Schleidt, Yakalis, Donnelly y McGarry, 1984). Se distinguen dos tipos de mediciones cuantitativas en el *coding*: (a) la medición mediante el uso de test experimentales, según la cual los individuos son sometidos a diferentes condiciones para poder cuantificar la variación de un rasgo (p.e., ambiente nuevo o inclusión de objeto nuevo) (Réale, Reader, Sol, McDougall y Dingemanse, 2007) y (b) la observación naturalista, según la cual no hay una manipulación experimental y únicamente se registra el comportamiento espontáneo del animal —bien sea en cautividad o en libertad— (Pederson, King y Landau, 2005). En ambas aproximaciones se registra la frecuencia, duración, secuencia o latencia de las unidades conductuales analizadas. En el caso de la medición mediante el uso de test experimentales, los datos son analizados en relación a la variación intrasujeto y entre sujetos, así como respecto a la consistencia temporal de las respuestas. Mientras, en la observación naturalista los datos se recogen durante un periodo de tiempo más largo y a lo largo de varios contextos, siendo los métodos de muestreo más comunes el muestreo focal y el de barrido (p.e., Capitanio, 1999; Uher, Asendorpf y Call, 2008).

Por su parte, el *rating* se desarrolló dentro de tradición psicológica humana (Koski, 2011). Esta aproximación se basa en los juicios de una serie de evaluadores respecto al comportamiento de los animales de estudio, usando para ello listas de ítems descriptivos recogidos en un cuestionario. Se diferencian dos tipos de evaluaciones cualitativas en el método *rating* (Uher y Asendorpf, 2008): (a) la evaluación por comportamiento (*behaviour-rating*, por su traducción en Inglés) en la que los ítems a evaluar describen acciones (por ejemplo: «el sujeto explora el objeto nuevo introducido») y (b) la evaluación por adjetivos (*adjective-rating*, por su traducción en Inglés) en la que los ítems a evaluar son adjetivos (por ejemplo: «curioso»). La selección de rasgos a evaluar mediante este último método presenta a su vez dos aproximaciones: la *top-down* y la *bottom-up* (p.e., Freeman et al., 2013; Uher, 2008a). La aproximación *top-down* adapta instrumentos originalmente diseñados para usar con otras especies (generalmente humanos) (p.e., Freeman et al., 2013). Esta aproximación resulta ventajosa porque facilita la comparación entre especies (p.e., King y Figueredo, 1997). Sin embargo, se puede traducir en la exclusión de rasgos específicos de la especie o en la inclusión de rasgos que no son relevantes para la especie de estudio

(Freeman, Gosling y Schapiro, 2011). Por su parte, la aproximación *bottom-up* está basada en el uso de rasgos específicos de la especie. Por el contrario, la capacidad para hacer comparaciones interespecíficas es menor que en el primer caso (Freeman y Gosling, 2010).

El *coding* es considerada como una aproximación objetiva en la medición del comportamiento animal, ya que está basada en comportamientos observados y no está influida —*a priori*— por los sesgos de los evaluadores (Kubinyi, Gosling y Miklosi, 2015). Por su parte, el *rating* se considera más subjetiva, dado que está fundamentada en la percepción de los evaluadores, por lo que en ocasiones es referida como «evaluación subjetiva» (p.e., Dutton, 2008; Stevenson-Hinde y Zunz, 1978). No obstante, los estudios comportamentales que han aplicado la evaluación (*rating*), han evidenciado que el método no está sujeto a los sesgos de los evaluadores (Weinstein, Capitanio y Gosling, 2008; Weiss, Inoue-Murayama, King, Adams y Matsuzawa, 2012), que la fiabilidad es mayor que para la codificación (Vazire, Gosling, Dickey y Schapiro, 2007; Wilsson y Sinn, 2012) y que la validez es real (para una revisión véase Freeman y Gosling, 2010). Además, la evaluación (*rating*) permite controlar la variabilidad debida a los cambios en el ambiente o situación del animal y engloba las medidas a lo largo del tiempo: cuando un evaluador valora el comportamiento de un animal implícitamente sintetiza el comportamiento del animal a lo largo del tiempo desde que lo conoce (Freeman et al., 2011; Vazire et al., 2007). Además de todos estos argumentos psicométricos a favor, este método presenta dos aspectos pragmáticos que promueven su uso. En primer lugar, que la recolección de datos es mucho más rápida que con la codificación (*coding*) y, en segundo lugar, que es capaz de valorar el comportamiento con un nivel de especificidad mayor (Vazire et al., 2007).

Dichos argumentos psicométricos y pragmáticos se han traducido en que un gran número de autores elijan el método *rating* para evaluar comportamientos en animales que pueden ser representados mediante ítems descriptivos (Koski, 2011). Entre los ejemplos que utilizan el *rating* como método de evaluación comportamental encontramos estudios de personalidad (p.e., Stevenson-Hinde y Zunz, 1978), bienestar subjetivo (p.e., King y Landau, 2003), bienestar (Robinson et al., 2016, 2017) sentido de la estética (D'Amore, Úbeda, Ballesta y Llorente, 2015), emociones (Morris, Doe y Godsell, 2008), psicopatía (Lilienfeld, Gershon, Duke, Marino y de Waal, 1999), calidad de vida (Wojciechowska, 2003; Wojciechowska et al., 2005), o comportamiento social (Rousing y Wemelsfelder, 2006), entre otros.

1.2. Personalidad animal

Los estudios de personalidad animal tienen una historia relativamente breve. Se iniciaron con las investigaciones en perros realizadas por Pavlov (1906, 1941) y continuaron a lo largo del siglo XX con un escaso número de contribuciones, fundamentalmente en primates (p.e., Crawford, 1938; Hebb, 1946; Stevenson-Hinde, Stillwell-Barnes y Zunz, 1980; Stevenson-Hinde y Zunz, 1978; Yerkes, 1939). No ha sido hasta el siglo XXI cuando ha surgido un verdadero interés hacia los estudios de personalidad animal, prosperando en numerosas disciplinas que incluyen la Etología, la Ecología del Comportamiento, la Endocrinología, la Psicobiología del Desarrollo, la Primatología, la Psiconeuroinmunología, la Ciencia del Bienestar Animal, la Biología,

la Genética o la Psicología Comparada, así como en ámbitos como gestión de animales en zoológicos y en estado silvestre (para una revisión véase Gosling, 2001; Gosling y Harley, 2009; Mehta y Gosling, 2006, 2008; Weinstein et al., 2008).

Desde la Psicología, se define la personalidad como las tendencias comportamentales subyacentes que difieren entre individuos, que son consistentes a lo largo del tiempo, y que afectan al comportamiento que es expresado en diferentes contextos (Caspi, Roberts y Shiner, 2005; Réale et al., 2007). No obstante, otros términos como «temperamento», «estilo de afrontamiento» o «síndromes comportamentales», —entre otros— han sido utilizados para referirse a la personalidad de los animales (MacKay y Haskell, 2015). Uno de los principales motivos para utilizar estos nuevos términos ha sido la actitud contraria por parte de algunos investigadores para atribuir el «estado de persona» a animales no humanos mediante el uso del término personalidad (Gosling y John, 1999; Hill, Yeater, Lenhart y Highfill, 2017).

De manera similar a la investigaciones con humanos, hay dos métodos comúnmente utilizados para estudiar personalidad: *coding* y *rating* (p.e., Gosling, 2001; Highfill et al., 2010; Hill et al., 2017; Vazire y Gosling, 2004). Ambas metodologías han sido ampliamente aplicadas en el estudio de la personalidad animal (Freeman y Gosling, 2010; Gosling, 2001; Hill et al., 2017). No obstante, el *rating* ha sido el método más utilizado (87%) en las investigaciones de personalidad animal en zoológicos (Tetley y O'Hara, 2012), debido a la fiabilidad (Vazire et al., 2007) y validez (Freeman y Gosling, 2010) de la información obtenida por los evaluadores humanos (fundamentalmente los cuidadores), y sumado a la rapidez y precisión de este tipo de metodología (Vazire et al., 2007).

Los hallazgos obtenidos durante todos estos años en el ámbito de los estudios de personalidad animal son innumerables. A modo de ejemplo, los ámbitos analizados incluyen entre otros sus relaciones con la genética (p.e., van Oers y Mueller, 2010; van Oers y Sinn, 2013; von Borell, Weiss, y Penke, 2019), el comportamiento (p.e., Highfill et al., 2010; Pederson et al., 2005; Uher y Asendorpf, 2008), el ambiente (p.e., Bergmuller y Taborsky, 2010; von Borell et al., 2019), la cognición (p.e., Carere y Locurto, 2015; Sih y Del Giudice, 2012) o la ecología y evolución (p.e., Dall y Griffith, 2014; Réale et al., 2007; Wolf y Weissing, 2012). No obstante, resultan de especial interés aquellos estudios que se traducen en aplicaciones prácticas a nivel de bienestar, manejo y conservación (para una revisión véase Gartner y Weiss, 2013a; Hill et al., 2017; Powell y Gartner, 2011).

Por último, los estudios de personalidad se han aplicado en una gran cantidad de especies tanto de vertebrados como de invertebrados (para una revisión véase Carere y Maestriperi, 2013; Gosling, 2001). El Orden de los primates ha sido uno de los más estudiados (Carere y Maestriperi, 2013; Gosling, 2001), siendo los chimpancés (*Pan troglodytes*) la especie más estudiada después de los macacos Rhesus (*Macaca mulatta*) (Freeman y Gosling, 2010). En cambio, Órdenes como el de los cetáceos han sido uno de los menos estudiados, ya que únicamente se han realizado aproximaciones al estudio de la personalidad en el delfín mular (*Tursiops truncatus*) (Highfill y Kuczaj, 2007, 2010; Kuczaj, Highfill y Byerly, 2012), el delfín moteado del atlántico (*Stenella frontalis*) (Skrzypczak, 2016) y la beluga (*Delphinapterus leucas*) (Brown, 2018).

Por tanto, pese a que los estudios de personalidad animal están recibiendo un gran interés científico en los últimos 20 años, siguen siendo necesarios más estudios en el ámbito. Con especial interés hacia: (a) la descripción de las estructuras de personalidad de especies no estudiadas, (b) la búsqueda de aplicaciones prácticas a nivel de bienestar, manejo y conservación y (c) la comparación de estructuras de personalidad entre especies desde una perspectiva evolutiva. La finalidad última es la de obtener una mayor comprensión sobre los componentes biológicos, ecológicos y evolutivos de la personalidad, así como la traducción de dichas investigaciones en aspectos pragmáticos para las especies de estudio.

1.3. Felicidad animal

Se han propuesto diversas definiciones para el bienestar subjetivo (*subjective well-being*, SWB por sus siglas en Inglés) o felicidad en humanos (p.e., Bradburn, 1969; Diener, 1984; Diener y Diener, 1995; Shin y Johnson, 1978). No obstante, existe un consenso de definición basado en dos aspectos fundamentales: (1) el balance de afectos positivos y negativos, y (2) la evaluación global de satisfacción con la vida de uno mismo (Diener y Emmons, 1984; Diener, Suh, Lucas y Smith, 1999; Pavot, Diener, Colvin y Sandvik, 1991). Además, el bienestar subjetivo también está supeditado al éxito en conseguir objetivos (Cantor y Sanderson, 1999), así como con el grado de satisfacción en dominios específicos tales como el trabajo, la familia o la salud (DeNeve y Cooper, 1998; Steel et al., 2008).

Tal y como sucede con otras metodologías cualitativas en el ámbito de la personalidad, la evaluación del bienestar es potencialmente aplicable a especies no humanas (King y Landau, 2003). De hecho, los cuatro aspectos anteriormente comentados fueron recogidos por King y Landau (2003) en una escala de bienestar subjetivo para chimpancés basada en una escala de bienestar subjetivo humano (Sandvik, Diener y Seidlitz, 1993). Dicha escala recoge cuatro ítems que evalúan: (1) el balance de estados positivos y negativos, (2) el grado en el que se disfrutaban las interacciones sociales, (3) la habilidad para conseguir objetivos y (4) como serían de felices los evaluadores si fuesen ese animal durante una semana.

Cabe destacar, que en humanos el término «subjetivo» ligado a la palabra bienestar, hace referencia a que es el propio individuo quien reporta su propia felicidad y satisfacción de vida (Diener et al., 1999). No obstante, en el caso de animales, dicha evaluación no es hecha por los propios individuos, sino que recae en evaluadores que conocen bien a los sujetos de estudio y son capaces de ponerse en su lugar para la valoración de los cuatro ítems (King y Landau, 2003). De esta manera, la evaluación depende de la habilidad de los evaluadores para empatizar con la valoración que realizan (King y Weiss, 2011). Cabe tener en cuenta que la habilidad de describir emociones de otras personas ha quedado evidenciada con las correlaciones encontradas entre las propias autoevaluaciones que realizaron un número de sujetos en el estudio de Sandvik y colaboradores (1993), respecto a las evaluaciones hechas por sus amigos y cónyuges. Así pues y de igual manera, aquellas personas que conocen bien a un animal son capaces de evaluar su felicidad y ponerse en su lugar, pese a que este pertenezca a una especie diferente a la suya.

En cualquier caso, las valoraciones subjetivas de bienestar en animales son equiparables a las autoevaluaciones realizadas con humanos, ya que la validez ha quedado evidenciada en aquellos estudios en animales que han encontrado correlaciones similares a las encontradas en humanos. Entre ellas cabe destacar que —al igual que en humanos (Diener y Chan, 2011)— el SWB de orangutanes está relacionado con la longevidad (Weiss, Adams y King, 2011). También, que el SWB de chimpancés es heredable y está genéticamente correlacionado con personalidad (Weiss, King y Enns, 2002), igual que sucede en humanos (Lykken y Tellegen, 1996; Røysamb, Harris, Magnus, Vittersø y Tambs, 2002; Tellegen et al., 1988). Asimismo, las correlaciones encontradas entre SWB y personalidad en chimpancés (King y Landau, 2003; Robinson et al., 2017; Weiss et al., 2009), orangutanes (Weiss, King y Perkins, 2006), gorilas (Schaefer y Steklis, 2014), macacos Rhesus (Weiss, Adams, Widdig y Gerald, 2011) y capuchinos marrones (Robinson et al., 2016), son similares a las obtenidas para humanos (DeNeve y Cooper, 1998; Steel et al., 2008).

En la actualidad los estudios de bienestar subjetivo en animales se limitan a los trabajos realizados con primates —anteriormente comentados— y a cuatro investigaciones desarrolladas con felinos [gato salvaje escocés (*Felis silvestris grampia*) (Gartner y Weiss, 2013b), pantera nebulosa (*Neofelis nebulosa*), leopardo de las nieves (*Panthera uncia*) y león (*Panthera leo*) (Gartner, Powell y Weiss, 2016)], donde se comparó el SWB con la estructura de personalidad. Por tanto, es importante que este tipo de estudios se desarrollen en otros Órdenes del reino animal, especialmente en aquellos con mayor complejidad cognitiva tales como los cetáceos, proboscídeos (elefantes) o los psitaciformes (loros), entre otros. Estas nuevas investigaciones nos ayudarían a comprender los orígenes del bienestar subjetivo —desde una perspectiva evolutiva y comparada— así como sus posibles correlaciones con variables de tipo genético, cognitivo o de supervivencia, entre otras.

1.4. Bienestar animal

Tres conceptos principales son considerados para describir el bienestar animal (Duncan y Fraser, 1997; Fraser, 2008; Fraser, Weary, Pajor y Milligan, 1997). El primero, está relacionado con el funcionamiento biológico, incorporando medidas como la salud, el éxito reproductivo o la longevidad. El segundo, manifiesta la relación entre estrés y bienestar, abordando aspectos psicológicos como emociones y experiencias subjetivas, consideradas como un elemento clave en el que se deben reducir los estados emocionales negativos y promover las experiencias positivas. Finalmente, el tercero, destaca la necesidad para los animales de vivir una vida lo más natural posible siendo capaces de desarrollar sus comportamientos naturales de una manera plena. Pese a ello, hay una falta de uniformidad en la definición de bienestar animal (véase Carenzi y Verga, 2009; Fraser, 1995), debida entre otros motivos a los diferentes intereses teóricos y aplicados en función de la disciplina que los analice. Así pues, por ejemplo, los intereses desde la Veterinaria están enfocados principalmente a aspectos relacionados con la salud física. Sin embargo, desde la Etología Clínica y Aplicada la expresión de comportamientos ajustados y típicos de especie adquieren una mayor relevancia e interés (Czycholl, Büttner y Krieter, 2015). Ello se traduce además en el uso de diferentes criterios y metodologías para su evaluación (Weber y Zarate, 2005). En este sentido, en la actualidad el bienestar debe ser evaluado de manera holística (Fraser,

1995; Hewson, 2003; Mason y Mendl, 1993). Ello se traduce en (1) la consideración de todos sus componentes —biológicos, físicos y psicológicos—, relacionados con la calidad de vida de los sujetos y en (2) partir de una aproximación interdisciplinaria que combine disciplinas científicas como la Fisiología, la Veterinaria, la Etología o la Psicología Comparada (Carenzi y Verga, 2009), principalmente. Además, la evaluación del bienestar debe atender no solo a indicadores negativos —áreas afectadas o comprometidas—, sino también incluir las medidas positivas de bienestar —áreas o ámbitos preservados en el animal— (Hockenull y Whay, 2014; Mellor y Beausoleil, 2015; Whitham y Wielebnowski, 2013; Yeates y Main, 2008).

Hasta la fecha, las herramientas de evaluación del bienestar, han incluido desde mediciones fisiológicas (p.e., Dawkins, 2003; Novak, Hamel, Kelly, Dettmer y Meyer, 2013), protocolos de evaluación de salud (p.e., Pritchard, Lindberg, Main y Whay, 2005; Weary, Huzzey y von Keyserlingk, 2009), medidas u observaciones comportamentales (p.e., Dawkins, 2003, 2004; Mason y Latham, 2004), hasta los recientemente desarrollados cuestionarios de evaluación (p.e., Robinson et al., 2017; Robinson et al., 2016), entre otros. En relación a estos últimos, cabe destacar la potencialidad del uso de herramientas cualitativas en el estudio del bienestar animal (Meagher, 2009). Éstas permiten la evaluación multicriterio mediante la integración de diferentes variables de información relevantes para el bienestar animal, que mediante la aproximación cuantitativa convencional quedarían registradas de manera separada o incluso no quedarían registradas (Wemelsfelder, Hunter, Mendl y Lawrence, 2000). En general, el uso de cuestionarios como método de evaluación del bienestar en animales presenta una serie de ventajas similares a las encontradas en los estudios de personalidad animal (para una revisión véase Freeman et al., 2011 o capítulo 1.1. de esta Tesis). Sus principales ventajas son: (1) la evaluación de amplio espectro con la incorporación de ítems relacionados con diversos ámbitos de la vida del individuo, (2) la rapidez en la recogida de información, así como (3) su efectividad, ya que una única herramienta permite obtener información acerca de los aspectos físicos, de salud, comportamentales o psicológicos —tanto negativos como positivos— manifestados a los largo del tiempo y en diferentes situaciones. Sin embargo, a pesar del hecho de que los cuestionarios son un método excepcionalmente eficiente para medir bienestar animal (Meagher, 2009) y pese a haber sido promovidos por varios investigadores (Meagher, 2009; Whitham y Wielebnowski, 2009), todavía no están siendo ampliamente utilizados en este ámbito de investigación. Entre los escasos ejemplos de estudios cualitativos relacionados con el bienestar animal cabe destacar: el uso de parámetros comportamentales (Minero et al., 2016), físicos y emocionales (Geiger y Hovorka, 2015) en burros; el cuestionario de calidad de vida (*Quality of Life, QoL* por sus siglas en Inglés) (Kiddie y Collins, 2014) en perros; la evaluación cualitativa comportamental en perros (*Qualitative behavioural assessment, QBA* por sus siglas en Inglés) (Walker, Dale, D'Eath y Wemelsfelder, 2016) y ovejas (Fleming et al., 2015); el cuestionario de salud y bienestar en gatos (Freeman et al., 2016); las versiones del «*Five Domains*» (Mellor y Beausoleil, 2015) aplicadas entre otros en perros (Littlewood y Mellor, 2016) e incorporadas en la «estrategia global de bienestar animal» de la Asociación Mundial de Zoológicos y Acuarios (WAZA, por sus siglas en Inglés) (Mellor, Hunt y Gusset, 2015); la Cuadrícula de Evaluación de Bienestar animal (*Animal Welfare Assessment Grid, AWAG*, por sus siglas en Inglés) basado en parámetros ambientales, psicológicos, físicos y procedimentales, aplicado en primates y aves (Justice et al., 2017; Wolfensohn

et al., 2015) o la aplicación del «*Welfare Quality*[®] *protocol*» en cerdos (Czycholl et al., 2015; Temple, Dalmau, Ruiz de la Torre, Manteca y Velarde, 2011), zorros y visones (Botreau, Gaborit y Veissier, 2012), entre otros. En el caso de primates y cetáceos, destacan el uso de cuestionarios multicriterio aplicados en monos capuchinos (Robinson et al., 2016) y chimpancés (Robinson et al., 2017) y la aplicación del *C-well* en delfines (Clegg, Borger-Turner y Eskelinen, 2015). Por tanto, los estudios cualitativos de bienestar deben promoverse con el objetivo último de mejorar las herramientas de evaluación, aplicarse en mayor cantidad de especies y buscar correlaciones que se traduzcan en evidencias de la fiabilidad del método, así como en aspectos prácticos para las especies de estudio.

1.5. Psicopatología animal

La psicopatología se define como un «trastorno mental» originado bien sea de manera endógena (cambios fisiológicos o neuroquímicos en el cerebro) o exógena (factores externos o ambientales) (Brüne, Brüne-Cohrs, McGrew y Preuschoft, 2006), cuyos síntomas son evaluados y categorizados de acuerdo a un sistema de diagnóstico ampliamente aceptado, como puede ser el *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders* (DSM) (APA, 2013) o la *International Classification of Diseases* (ICD) (World Health Organization, 2004).

En la actualidad no existe un consenso sobre la aplicación del concepto de psicopatología a animales no humanos. Sin embargo, de manera general se habla de comportamientos anormales, para referirse a cualquier conducta desviada del repertorio típico de la especie, independientemente de si su etiología es psicopatológica o está asociada a otra enfermedad médica (Novak, Kelly, Bayne y Meyer, 2012). Algunos científicos podrían considerar «aventurado» o antropomórfico el uso de los términos «trastorno mental» o «psicopatología» en animales no humanos (Kummrow y Brüne, 2018). No obstante, las similitudes neurobiológicas y comportamentales son tan grandes entre humanos y ciertos animales complejos que justifican no solo el uso del término, sino también la evaluación de un diagnóstico correcto y su consecuente aplicación de un tratamiento que mejore su bienestar y promueva su rehabilitación (Brüne, Brüne-Cohrs y McGrew, 2004; Kummrow y Brüne, 2018).

Entre esas similitudes compartidas, cabe destacar que animales complejos como los primates no humanos comparten con los humanos las estructuras neuroanatómicas que regulan y procesan la consciencia, la cognición, las emociones, o el sentido de sí mismo, entre otras (Capaldo y Bradshaw, 2011). Pero en relación a este aspecto, toma especial relevancia el hecho de que las estructuras neurobiológicas afectadas por los traumas (áreas cortical y subcortical del hemisferio derecho, incluyendo la corteza orbitofrontal derecho, cíngula anterior, amígdala, hipocampo y área posterior del hemisferio derecho) son compartidos con humanos (Berridge, 2003; Bradshaw y Schore, 2007; Bremner, 2005; Panksepp, 1998; Schore, 2002, 2003).

No obstante, pese a las similitudes neuroanatómicas, psicosociales y del desarrollo que justifican la aplicación de criterios de diagnóstico psiquiátrico similares a los de los humanos (Lopresti-Goodman, Bezner y Ritter, 2015), este tipo de aproximaciones siguen siendo muy escasas en el ámbito animal. Apenas se han identificado ciertos trastornos mentales similares a los de los humanos en un escaso

número de animales, tales como: macacos rhesus (*Macaca mulatta*) (p.e., Novak, 2003; Tinklepaugh, 1928), macacos cola de cerdo (*Macaca nemestrina*) (p.e., Caine, Earle y Reite, 1983), babuinos amarillos (*Papio cynocephalus*) (p.e., Sapolsky, Alberts y Altmann, 1997), chimpancés (*Pan troglodytes*) (p.e., Ferdowsian et al., 2011, 2012; Lilienfeld et al., 1999; Lopresti-Goodman et al., 2015), perros (*Canis lupus familiaris*) (Luescher, 2003; Nagasawa, Mogi y Kikusui, 2012), gatos (*Felis silvestris catus*) (Luescher, 2003), cuervos indios (*Corvus splendens*) (Taufique, Prabhat y Kumar, 2018), elefantes asiáticos (*Elephas maximus*) (Rizzolo y Bradshaw, 2016), elefantes africanos (*Loxodonta africana*) (Bradshaw, Schore, Brown, Poole y Moss, 2005), cacatúas (*Cacatua alba*) (Bordnick, Thyer y Ritchie, 1994; Bradshaw, Yenkosky y McCarthy, 2009) o psitácidas en general (Yenkosky, Bradshaw y McCarthy, 2010), entre otros. Quedan por tanto una gran cantidad de animales por representar, entre los que destacan aquellos con mayor complejidad cognitiva, tales como otras aves complejas, grandes carnívoros o mamíferos marinos en general, destacando especialmente entre estos últimos la ausencia de estudios con cetáceos (p.e., Marino et al., 2007; Rendell y Whitehead, 2001). Cabe aclarar no obstante, que aunque ciertos estudios apuntan a una posible presencia de trastornos mentales en cetáceos (Griffin, 2018), el hecho de que no se haya identificado ninguno obedece exclusivamente a una falta de estudios en el ámbito, ya que dada su elevada complejidad cognitiva, este Orden es sin duda susceptible de presentar serios trastornos mentales (Maple y Segura, 2017).

Por otra parte, además de la escasez de especies analizadas, hay que destacar especialmente la escasez de categorías de diagnóstico realizadas. En relación a este aspecto, hay que diferenciar entre: «trastornos mentales identificados» y «trastornos mentales diagnosticados», siendo estos últimos aquellos que presentan más solidez ya que —a diferencia de los primeros que se basan en meras opiniones subjetivas— estos han utilizado como criterio una herramienta de diagnóstico adaptada a animales, como pueda ser el DSM. Un ejemplo de la diferencia entre ambos, es el de la categoría de depresión en chimpancés, donde Goodall (1986) por primera vez identificó como depresión los síntomas que presentaba la cría Flint tras la muerte de su madre Flo. En cambio, Ferdowsian y colaboradores (2011), fueron los primeros en realizar el primer diagnóstico clínico de depresión mayor en chimpancés mediante la aplicación del DSM adaptado a la especie.

Así pues, de entre las cerca de 200 categorías de diagnóstico diferenciadas en el DSM (APA, 2013), menos de una decena han sido diagnosticadas utilizando adaptaciones del manual, incluyendo: Trastorno por estrés post traumático en elefantes (Rizzolo y Bradshaw, 2016), cacatúas (Bradshaw et al., 2009) y chimpancés (Ferdowsian et al., 2011; Lopresti-Goodman et al., 2015); trastorno por estrés post traumático complejo en chimpancés (Bradshaw, Capaldo, Lindner y Grow, 2008); depresión mayor en chimpancés (Ferdowsian et al., 2011); ansiedad generalizada en chimpancés (Ferdowsian et al., 2012) y trastorno obsesivo compulsivo en chimpancés (Ferdowsian et al., 2012).

El auto-reporte verbal del propio paciente es uno de los principales métodos para identificar los síntomas psicopatológicos en humanos (Brüne et al., 2006). No obstante, la incapacidad de los animales para auto-reportar sus síntomas puede ser solventada mediante la aplicación de metodologías similares a aquellas aplicadas en diagnóstico infantil (Dehon y Scheeringa, 2006; Scheeringa, Zeanah, Drell y Larrieu, 1995), el

geriátrico (Houlihan, Rodriguez, Levine y Kloeckl, 1990) o para contrastar el auto-reporte de individuos con trastornos (Ready, Watson y Clark, 2002), que requieren la obtención de información de terceras personas que no son el sujeto afectado. Además, las evaluaciones de observadores especializados han mostrado una elevada fiabilidad y validez en ámbitos como la valoración de la personalidad (Freeman y Gosling, 2010; Vazire et al., 2007; Wilsson y Sinn, 2012). No obstante, conviene tener en cuenta los sesgos del diagnóstico derivados de esta aproximación debido a las limitaciones por la ausencia de informes verbales (Ferdowsian et al., 2011; Rosati et al., 2013), así como al hecho de utilizar una herramienta de evaluación humana en especies no humanas (Ferdowsian, Durham y Brüne, 2013; Rosati et al., 2013). Por ello, las herramientas de evaluación psicopatológica en animales no humanos deberían adaptarse a la especie de estudio y demostrar una elevada validez y fiabilidad (Campbell y Fiske, 1959; Shrout y Fleiss, 1979). En cualquier caso, las escasas aproximaciones en el ámbito de la psicopatología animal realizadas hasta la fecha, deben servir para promover este tipo de investigaciones. De igual manera, estas metodologías poseen un gran potencial de aplicación en ámbitos como el bienestar animal, la conservación, la protección, la concienciación y la psicopatología comparada (Brüne et al., 2004, 2006; Capaldo y Bradshaw, 2011; Maple y Segura, 2017; Pruetz y McGrew, 2001). Así pues, el emergente campo del estudio de diagnóstico de psicopatologías en animales debería (a) diseñar las herramientas de diagnóstico más adecuadas para cada especie, (b) evaluar los diferentes tipos de trastorno presentes en una especie y (c) aplicarse en un mayor número de especies, con especial interés en aquellas cognitivamente más complejas.

1.6. Bioética animal

En su libro «Sociobiología» (1975, p. 562) Edward O. Wilson sugirió que “Científicos y humanistas deberían considerar conjuntamente la posibilidad de que ha llegado el momento de retirar temporalmente la ética de las manos de los filósofos y biologizarla”. A pesar de las diferentes ideas, aproximaciones y vocabulario, tanto el conocimiento empírico de los científicos estudiando el bienestar animal, como las reflexiones de los filósofos escribiendo sobre ética animal, se están traduciendo en objetivos comunes para encontrar las respuestas adecuadas respecto cuestiones sobre el trato apropiado hacia los animales (Fraser, 1999). Dos grandes perspectivas éticas han dominado las discusiones en relación al estatus moral de los animales no humanos: *animal rights* y *animal welfare* (por su uso en Inglés) (Kreger y Hutchins, 2010). La aproximación absolutista (*animal rights*), sostiene que cualquier tipo de uso de animales es equivocado y debe ser abolido. Por su parte, la aproximación utilitarista (*animal welfare*), sostiene que no hay nada malo en el uso de animales siempre que no sufran un dolor innecesario, sean tratados de manera humanitaria y se vele por su bienestar. Entre los tipos de usos que se les da a los animales, se incluyen además de los alimenticios, de vestimenta y los biomédicos, los usos lúdicos, —que incluyen la tenencia como mascotas o el uso en espectáculos y su mantenimiento en zoológicos y acuarios—. En relación a los usos lúdicos, el uso de especies con un alto grado de domesticación como los perros (Larson et al., 2012), despierta menos controversias (Hens, 2008; McEachern y Cheetham, 2011). No obstante, el uso de especies salvajes —como chimpancés, elefantes, cetáceos o grandes carnívoros como tigres o leones, entre otros—, bien sea como mascotas o en espectáculos —anuncios, películas, uso en televisión, fotografías y

actuaciones circenses, entre otras— presentan un mayor rechazo por parte de la sociedad (Kirkwood, 2003). Entre otros, los principales motivos abogan a la situación en la que estos animales han estado sometidos, que afectan a su bienestar físico y psicológico, tales como: ser capturados en libertad, separados de sus madres, criados en ambientes humanizados, sometidos a entrenamientos forzados, aislados social y sensorialmente, o mantenidos en ambientes desfavorables, entre otros (p.e., Agoramorthy y Hsu, 2005; Freeman y Ross, 2014; Iossa, Soulsbury y Harris, 2009; Marino, 2013). Por su parte, los animales alojados en zoológicos y acuarios no están exentos de polémica, ya que pese a que muchos zoológicos actuales son instituciones que en mayor o menor grado promueven el bienestar, la conservación y la educación (Barongi,–Fisken, Parker y Gusset, 2015; Mellor et al., 2015), mantener animales en cautividad es cuestionado por coartar la libertad y la dignidad de estos, además de por cuestiones relacionadas con su bienestar (Kreger y Hutchins, 2010; Minter y Collins, 2013).

En cualquiera de los casos —tanto si son mantenidas en zoos y acuarios, como si son utilizadas como mascotas o en espectáculos— las especies que despiertan un mayor debate entre el público son aquellas más complejas cognitivamente y emocionalmente hablando. Destacan especialmente los primates, los cetáceos y los elefantes (Kirkwood, 2003). En relación a este aspecto, dos ámbitos de investigación han contribuido en el aumento de la preocupación sobre el bienestar de estas especies mantenidas bajo control humano. Por una parte, (a) los estudios cognitivos y etológicos, que evidencian la presencia de complejas capacidades, entre las que se encuentran el auto-reconocimiento, la teoría de la mente, las capacidades lingüísticas o la habilidad de transmisión de hábitos y comportamientos mediante aprendizaje social (p.e., Byrne, Bates y Moss, 2009; Gomez, 2008; Marino et al., 2007). Por otra parte, (b) los estudios con animales cautivos han revelado las consecuencias negativas de los entornos desfavorables de crianza, con el desarrollo de comportamientos anormales (p.e., Marino y Frohoff, 2011; Mason y Veasey, 2010; Nash, Fritz, Alford y Brent, 1999) e incluso de posibles trastornos mentales (p.e., Bradshaw et al., 2008; Rizzolo y Bradshaw, 2016). Este último punto resulta especialmente relevante, ya que pese a que todavía este tipo de aproximaciones son muy escasas en el ámbito animal, evidencian tanto el daño psicológico, como la complejidad cognitiva y emocional de dichas especies (Bradshaw et al., 2008; Capaldo y Bradshaw, 2011). El caso de los chimpancés utilizados en experimentación biomédica en Estados Unidos, es un ejemplo de como una suma de cuestiones éticas y evidencias científicas pueden derivar en un cambio en el marco de protección legal de una especie. En concreto, fueron los indicios de trastornos mentales derivados de tales usos (p.e., Bradshaw et al., 2008; Bradshaw, Capaldo, Lindner y Grow, 2009; Ferdowsian et al., 2011, 2012), la complejidad cognitiva de la especie (p.e., Tomasello y Call, 1997; Whiten, 2000), las cuestiones éticas (Gagneux, Moore y Varki, 2005; Knight, 2008) e incluso la falta de adecuación para el estudio de ciertas enfermedades humanas (p.e., Bailey, 2005, 2008, 2009, 2010, 2011; Bailey, Balcombe y Capaldo, 2007), las que facilitaron un cambio en la legislación estadounidense. Los hechos acontecieron de la siguiente manera: en el año 2011 había más de 900 chimpancés en instituciones de experimentación biomédica, siendo en ese año cuando se empezó a promover el fin de su uso en experimentos biomédicos (Medicine y Council, 2011), en junio de 2013 se redujo el uso de chimpancés a tan solo 50 individuos para futuras investigaciones (National Institutes of Health [NIH], 2013) y en

noviembre de 2015 el director del NIH anunció que ningún chimpancé podría ser destinado para la investigación biomédica (Collins, 2015). En orcas también encontramos una situación similar a la de los chimpancés. En el año 2013 se proyectó el documental *Blackfish*, cuyo impacto se pasó a conocer como el «efecto *Blackfish*» (p.e., Brammer, 2015). El documental provocó (1) una mayor concienciación del público hacia las orcas en cautividad, (2) la mejora de los procedimientos de seguridad de los entrenadores, (3) la disminución en el número de visitantes a acuarios, (4) el veto de cría de orcas en cautividad en algunos acuarios e incluso (5) la prohibición del uso de cetáceos en cautividad en algunos estados (Parson y Rose, 2018). Dos frases, ejemplifican a la perfección esa doble moral a la que han estado sometidas estas dos especies tan complejas cognitivamente hablando: “Los chimpancés son considerados lo suficientemente similares a nosotros para experimentar en ellos, pero no lo suficiente parecidos a nosotros como para protegerlos” (Capaldo y Bradsaw, 2011, p. 5)³; y “delfines y otros cetáceos son lo suficientemente interesantes como para pagar una entrada para verlos, pero no lo bastante inteligentes y parecidos a nosotros como para dar credibilidad a las preocupaciones que conciernen a su cautividad” (Marino, 2013 p.17)⁴. Y aunque se está produciendo un cambio respecto al trato hacia estas especies, este debe no solo continuar, sino también ampliarse y además extenderse a cambios a nivel legislativo (especialmente respecto a su uso y tenencia).

En cualquier caso, ambos ejemplos muestran cómo las evidencias científicas y las cuestiones éticas se están traduciendo en mejoras en el bienestar, la legislación y las consideraciones morales hacia ciertas especies mantenidas bajo control humano. Huelga decir que para las especies con mayor complejidad cognitiva y emocional, conseguir consideraciones similares será más fácil, pero dichos ejemplos deberían servir para que en un futuro el modelo se extienda a otras especies que en la actualidad siguen estando sometidas a la experimentación biomédica, al uso en espectáculos y su tenencia como mascotas.

1.7. Primates y Cetáceos: Filogenia, similitudes y convergencia

1.7.1. Filogenia de primates: de los plesiadapiformes a la aparición de los chimpancés

La aparición de los primeros primates conocidos como Plesiadapiformes (primates antiguos), se estima hace 72-90 m.a. (en el cretácico tardío) (Pozzi et al., 2014). Las primeras formas, como el *Purgatorius*, son consideradas el antepasado común de los Plesiadapiformes (primates antiguos) y de los Euprimates (primates actuales o verdaderos) (Chester, Bloch, Boyer y Clemens, 2015; Clemens, 1974; Fox y Scott, 2011) (véase Figura 1). La aparición de los Euprimates se sitúa durante el Eoceno entre hace 50 y 65 m.a. (Williams, Kay y Kirk, 2010), diferenciando dos grupos principales: (a) los Adápidos, con una morfología similar a la de los lémures actuales —y considerados como los antecesores de los actuales Estrepsirinos (prosimios)— y (b) los Omómidos, con una morfología similar a la de los tarseros actuales —y considerados como los antecesores de los actuales Haplorrinos (primates modernos)— (véase Figura 2). La aparición de los primeros Simiiformes (anteriormente conocidos

³Artículo previo al fin de la experimentación biomédica con chimpancés en EEUU.

⁴Artículo previo al conocido como «efecto *Blackfish*».

como Anthropoidea) se sitúa en el Oligoceno (34-23 m.a.). A diferencia de los Adápidos y Omómidos, presentaban hábitos diurnos, poligamia social y dimorfismo sexual, aunque continuaban siendo fundamentalmente arborícolas (Williams et al., 2010). Los Simiiformes, incluyen a los Platiirinos (monos del Nuevo Mundo) y a los Catarrinos (monos del Viejo Mundo), diferenciándose estos últimos a su vez en las superfamilias Cercopithecoidea y Hominoidea hace entre 25 y 30 m.a. (Steiper, Young, y Sukarna, 2004; Stevens et al., 2013). Los hominoideos incluyen las especies existentes de pequeños simios (gibones), grandes simios (orangutanes, gorilas, bonobos y chimpancés) y humanos. No obstante, previamente los grandes simios estaban clasificados en la familia Pongidae y separados de la familia Hominidae, que únicamente incluía a humanos y sus antecesores extintos (géneros *Homo*, *Australopithecus*, *Paranthropus*, *Kenyanthropus* y *Ardipithecus*). Gracias a los estudios moleculares (Goodman, Grossman y Wildman, 2005) se han podido clasificar a todos los grandes simios dentro de la familia Hominidae. En el caso de los chimpancés —debido a una mayor proximidad con nuestra especie— están actualmente clasificados en la subfamilia Homininae junto a los humanos (Goodman et al., 2005; Wildman, Grossman y Goodman, 2002), con los que compartieron un ancestro común hace unos 6 m.a. durante el Plioceno (Prado-Martinez et al., 2013) (Figura 3). Hoy en día están descritas cuatro subespecies de chimpancés [oriental (*P. t. schweinfurthii*), occidental (*P. t. verus*), central (*P. t. troglodytes*), y Nigeria-Camerún (*P. t. ellioti*)] (Mittermeier, Wilson y Rylands, 2013).

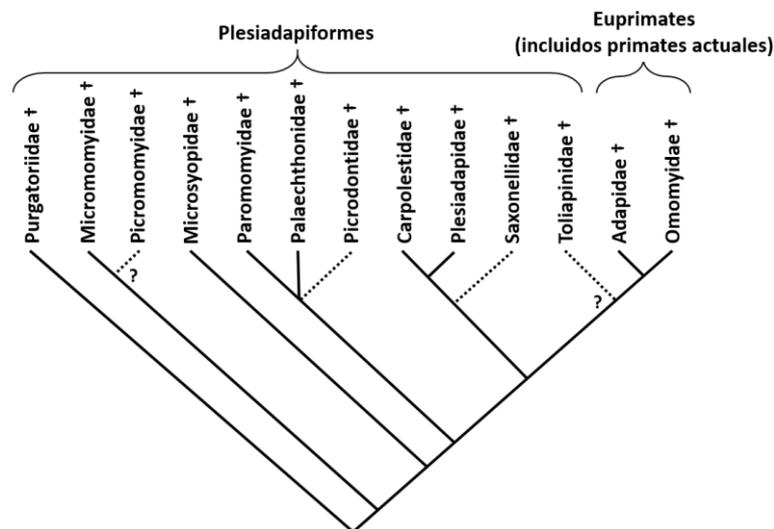


Figura 1. Cladograma simplificado de filogenia de plesiadapiformes y euprimates. Adaptada de: Silcox, Bloch, Boyer, Chester y López-Torres (2017).

Nota: En línea continua se representan las relaciones evolutivas basadas en el cladograma más parsimonioso del análisis de máxima parsimonia de Bloch, Silcox, Boyer y Sargis (2007). La línea discontinua representa las posiciones filogenéticas de las familias no incluidas en dicho análisis y basadas en el Consenso arbóreo de Adams para el análisis de máxima parsimonia de Silcox (2001,2008). La línea discontinua con interrogantes representa aquellas relaciones que son ambiguas o débilmente respaldadas por análisis.

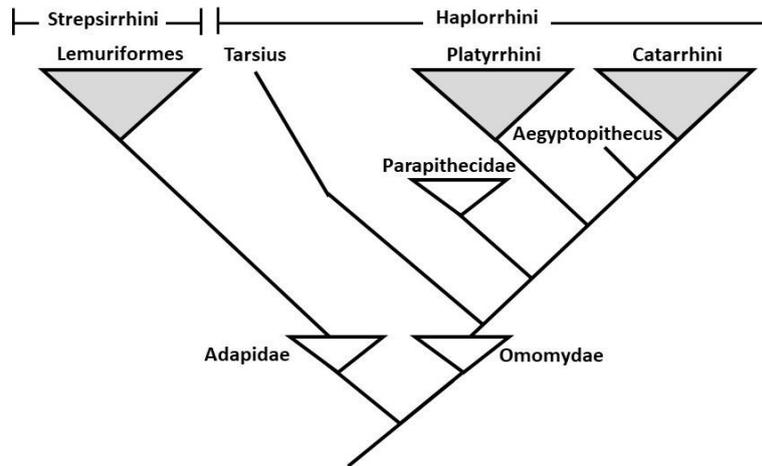


Figura 2. Cladograma simplificado de filogenia de los Euprimates. Adaptada de: Bloch et al. (1997).

Nota: Los clados representados incluyen tanto los extintos, como los actuales (representados en gris).

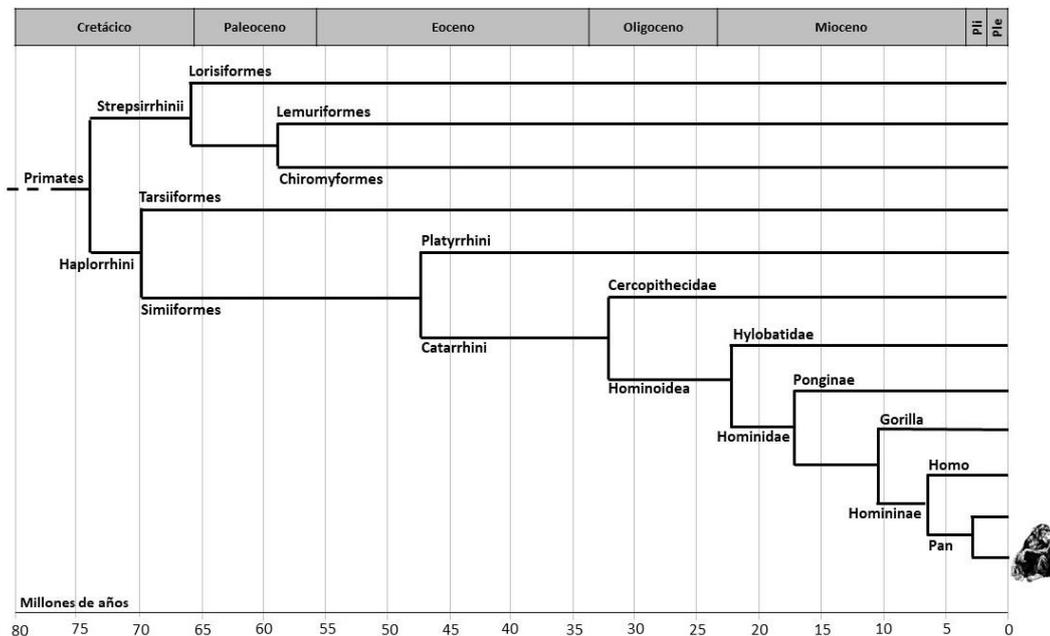


Figura 3. Cladograma simplificado de la filogenia de primates con fechas estimadas de divergencia. Basada en una ilustración simplificada de Pozzi et al. (2014).

Nota: Pli=Plioceno, Ple=Pleistoceno.

1.7.2. Filogenia de cetáceos: de los arqueocetos a la aparición de las orcas

Los Arqueocetos («cetáceos arcaicos», del griego *Archaeoceti*), son un suborden extinto de los cetáceos a partir del cual evolucionaron los dos subórdenes de cetáceos modernos. Debido a la morfología de sus dientes y la anatomía craneal, durante un tiempo se consideró que los Arqueocetos evolucionaron a partir del orden extinto *Condilarthra* (en concreto de la familia *Mesonychidae*), unos ungulados carnívoros similares a lobos con pezuñas (Barnes, Domning y Ray, 1985; Boyden y Gemeroy, 1950; Fordyce y Barnes, 1994; Luo y Gingerich, 1999; O'Leary y Gatesy, 2008). No obstante, los análisis moleculares y morfológicos (Boisserie, Lihoreau y Brunet, 2005; Gatesy, Hayashi, Cronin y Arctander, 1996; Geisler y Uhen, 2003, 2005; Thewissen,

Williams y Hussain, 2001), hacen que en la actualidad se considere que los Arqueocetos evolucionaron a partir de los Artiodáctilos pasando a formar parte del clado denominado Cetartiodactyla (Montgelard, Catzeflis y Douzery, 1997). Ciertas evidencias morfológicas y moleculares consideran a los Hippopotamidae como el grupo hermano de los cetáceos (Geisler y Theodor, 2009; Geisler y Uhen, 2003, 2005; O'Leary y Gatesy, 2008), mientras que evidencias morfológicas los hermanan con la familia extinta Raoellidae (Thewissen, Cooper, Clementz, Bajpai y Tiwari, 2007), estando este conjunto a su vez esta hermanado con los grupos actuales de artiodáctilos: suiformes (cerdos e hipopótamos) y selenodontos (camélidos y rumiantes) (Figura 4). Son por tanto necesarios estudios comparados más detallados de los artiodáctilos para terminar de esclarecer cual es el grupo más emparentado con los cetáceos (Spaulding, O'Leary y Gatesy, 2009). En cualquiera de los casos, tanto los Raoellidae como los Hippopotamidae son ungulados anfibios de agua dulce, por lo que los ancestros artiodáctilos de los cetáceos arcaicos ya eran acuáticos. Por tanto, su origen no fue debido a un cambio del medio terrestre al acuático, sino por un cambio de hábitos en el medio acuático, fundamentalmente relacionados con la anatomía relacionada con la locomoción y con la alimentación (Berta, Sumich, Kovacs, Folkens y Adam, 2006; Thewissen et al., 2007). Existieron seis familias de Arqueocetos: Pakicétidos, Ambulocétidos, Remingtonocétidos, Protocétidos, Dorudóntidos y Basilosauridos (p.e., Thewissen y Williams, 2002). No obstante, fue coincidiendo con la extinción de los Arqueocetos, entre el Eoceno y el Oligoceno hace aproximadamente 34 m.a. (Fordyce y de Muizon, 2001), cuando los últimos Arqueocetos (Dorudontidae) dieron origen a los dos subórdenes modernos de cetáceos (Thewissen y Williams, 2002): (1) los Odontocetos (delfines, ballenas dentadas y marsopas) cuyos representantes poseen dientes y (2) los Mysticetos (ballenas barbadas y rorcuales) o cetáceos barbados (Figura 5). En el caso de los Odontocetos en la actualidad se distinguen seis superfamilias (Delphinoidea, Inioidea, Platanistoidea, Lipotoidea, Physeteroidea y Ziphoidea), pero sus relaciones filogenéticas en base a estudios paleontológicos y genéticos están todavía por determinarse (Fordyce, 2002). Parece que la familia de los delfinoideos se originó a partir de la familia extinta Kentriodontidae —durante el Oligoceno y el Mioceno tardío (Peredo, Uhen y Nelson, 2018)— apareciendo la diferenciación de las orcas durante el mioceno tardío (Vilstrup et al., 2011) (Figura 6).

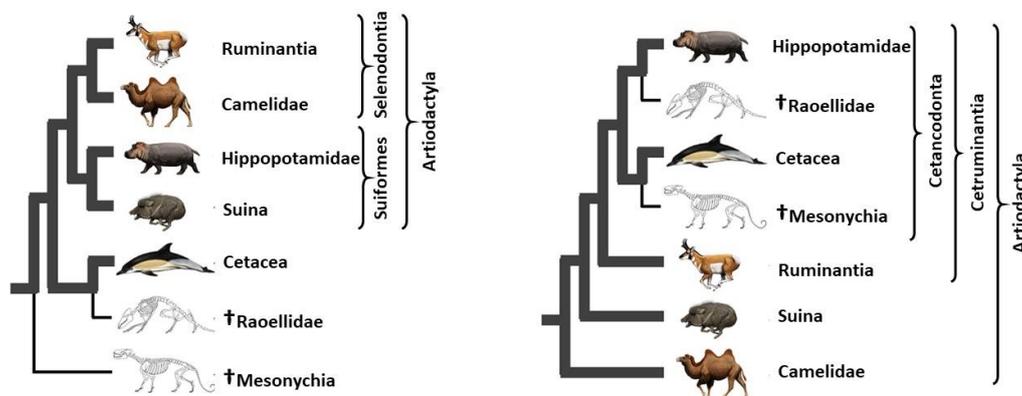


Figura 4. Ilustración simplificada de las relaciones filogenéticas entre cetáceos y artiodáctilos, en base a hipótesis morfológicas (a la izquierda, Thewissen et al. (2007)) y morfológicas y moleculares (a la derecha, O'Leary y Gatesy, (2008)). Imagen obtenida de: Spaulding et al. (2009).

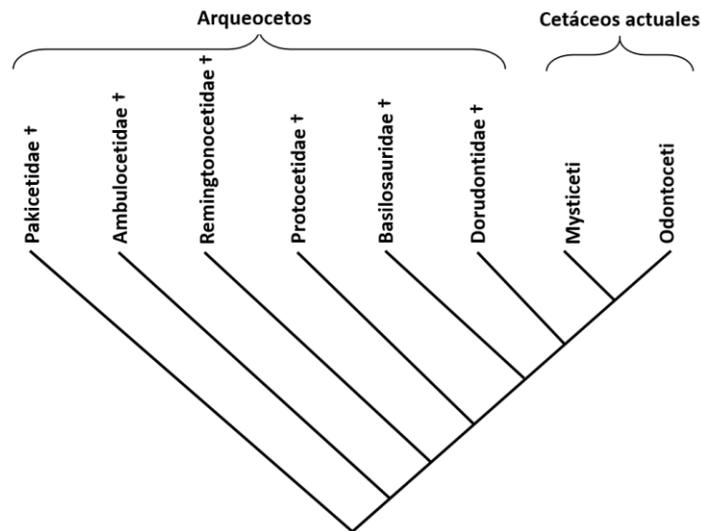


Figura 5. Cladograma simplificado de filogenia de arqueocetos y cetáceos actuales. Adaptada de: Thewissen y Williams (2002).

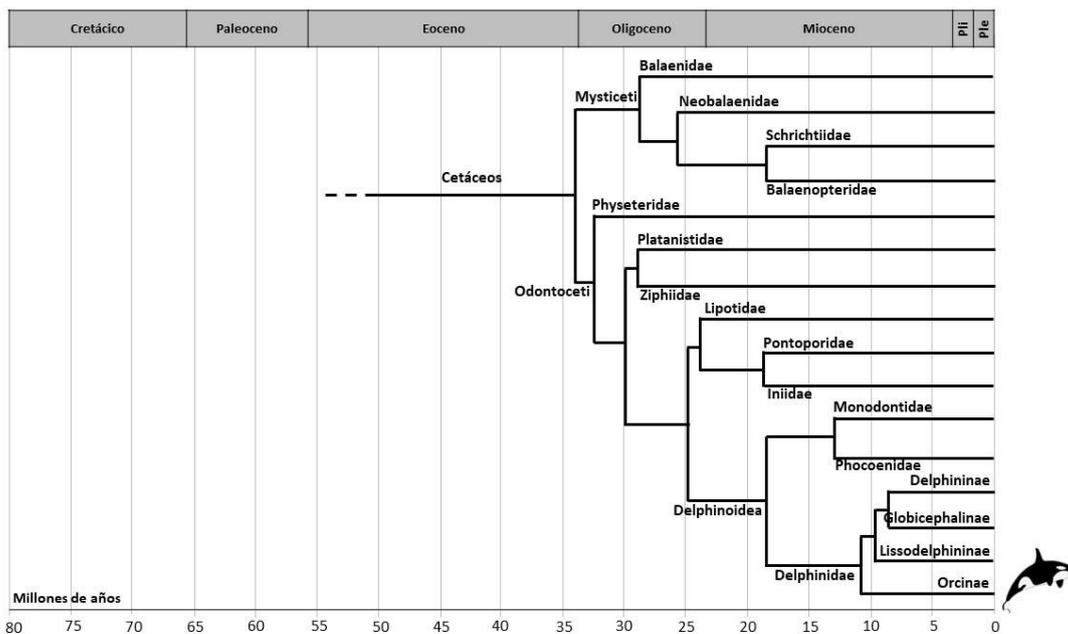


Figura 6. Cladograma simplificado de la filogenia de cetáceos. Basada en: Cunha et al. (2011), Fitzgerald (2012) y McGowen, Spaulding y Gatesy (2009).

Nota: Pli=Plioceno, Ple=Pleistoceno.

1.7.3 Filogenia de primates y cetáceos: la ruptura

Aunque el origen de los mamíferos placentarios no está claro, se cree que fue entre el periodo cretácico y el inicio de la era Cenozoica (Hildebrand, 1995; Martin, 1990). Lo que resulta más evidente es que el linaje de los primates divergió del linaje general de mamíferos placentarios hace unos 92 millones de años (Kumar y Hedges, 1998). Siendo por tanto en el periodo Cretácico, el último momento en el que se compartió un antecesor común entre primates y cetáceos (Figura 7).

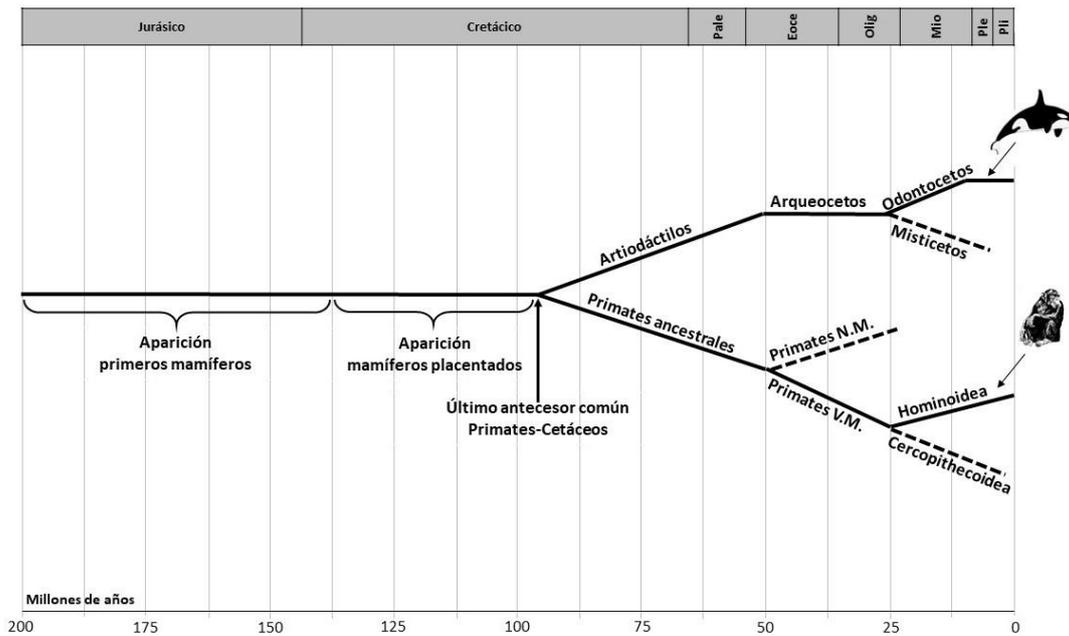


Figura 7. Ilustración simplificada de la relación filogenética entre los principales grupos de primates y cetáceos y su tiempo estimado de divergencia

Nota: Pale=Paleoceno, Eoce=Eoceno, Olig=Oligoceno, Mio=Mioceno, Pli=Plioceno, Ple=Pleistoceno.

1.7.4. Similitudes entre primates y cetáceos

Primates y cetáceos presentan profundas diferencias basadas en dos aspectos fundamentales: (a) una gran divergencia evolutiva, estipulada en unos 92 m.a. (Kumar y Hedges, 1998) y (b) la evolución en medios completamente dispares que ha dado lugar a adaptaciones anatómicas al medio muy diferentes (p.e., presencia de manos en primates, frente a aletas en cetáceos). Pese a ello, primates y cetáceos presentan un gran número de similitudes a nivel comportamental, cognitivo, y neuroanatómico, entre otros, que podrían ser explicadas mediante convergencias evolutivas (p.e., Bearzi y Stanford, 2007; Marino, 2002, 2011, 2017; Marino, Rilling, Lin y Ridgway, 2000; Pearson, 2008, 2011; Reiss y Marino, 2001; Rendell y Whitehead, 2001; Tartarelli y Bisconti, 2006; Thompson y Herman, 1977; Tschudin, 1998). Por tanto, la comparación entre ambos Órdenes evidencia tal vez más que ningún otro, los «caprichosos» derroteros evolutivos que han dado lugar a las similitudes y diferencias presentes entre Órdenes (Marino, 2017).

Las similitudes encontradas entre primates y cetáceos son muy numerosas, incluyendo determinadas estructuras neuroanatómicas, organización social, cuidados parentales, esperanza de vida, dependencia juvenil o capacidades cognitivas, entre otras. Para facilitar el análisis de dichas similitudes entre Órdenes y especialmente entre las especies de estudio (chimpancé y orcas), en este apartado se distinguirán tres ámbitos de análisis comparativo: (1) similitud neuroanatómica: donde se analizarán fundamentalmente el grado de encefalización y el desarrollo del neocórtex (capítulo 1.7.4.1); (2) similitud en la relación con el medio, otros individuos e historia vital: donde se examinarán una serie de aspectos relacionados con el medio, la socialidad, el crecimiento, la reproducción y la supervivencia (capítulo 1.7.4.2) y (3) similitud

cognitiva: donde se detallarán las capacidades de cognición física y social (capítulo 1.7.4.3).

1.7.4.1. *Similitudes compartidas a nivel neuroanatómico entre primates y cetáceos*

El primer ámbito que se pasará a comparar en este análisis es el cerebro, ya que los patrones neuroanatómicos son el punto de partida para las similitudes y diferencias a nivel psicológico y comportamental entre primates y cetáceos.

Pese a que encontramos diferencias a nivel de tamaño, morfología y organización, hay dos aspectos fundamentales a nivel neuroanatómico que son compartidos entre ambos Órdenes: (a) una elevada encefalización (cerebros grandes en relación al volumen corporal), y (b) la presencia de un neocórtex complejo.

1.7.4.1.a. Encefalización

La evolución del grado de encefalización en cetáceos y primates ha sido muy similar (Boddy et al., 2012). Además, sus cocientes de encefalización también son muy similares (Marino, 1998). El cociente de encefalización (*Encephalization Quotient* o EQ, por sus siglas en Inglés) provee el radio del tamaño cerebral observado y esperado en función de la masa corporal del individuo (Jerison, 1973). En humanos, el cociente de encefalización es de 7, indicando que nuestros cerebros son 7 veces más grandes que lo esperado para una especie con nuestro tamaño corporal (Marino, 1995, 1998). En cetáceos, los Odontocetos tienden a tener unos cocientes de encefalización mayores que los Mysticetos. Ello parece ser debido —al menos parcialmente— al hecho de que los Mysticetos tienen mucha mayor masa corporal sin una compensación en el aumento de la masa cerebral (Montgomery et al., 2013). En Odontocetos, el rango de EQ varía entre 0,58 (cachalote, *Physeter macrocephalus*) y 4,56 (delfín tucuxi, *Sotalia fluviatilis*, el segundo EQ más elevado por detrás de los humanos), estando en el caso de varios delfínidos el valor por encima de 4.0 y siendo en el caso de orcas el valor de 2,57 (Marino, 2004). Por su parte, los primates presentan rangos de EQ entre 1,02 y 3,21 (Marino, 1995, 1998), siendo en el caso de los chimpancés un valor de 2,49 (Jerison, 1973). Los cocientes de encefalización revelan que algunos Odontocetos presentan un valor de encefalización solo superado por humanos y significativamente mayor que el de otros primates antropoides.

1.7.4.1.b. Neocórtex

En el neocórtex se localizan la mayoría de funciones psicológicas complejas entre las que se incluyen la autoconsciencia, la resolución de problemas o la comunicación, entre otras. Pese a que el EQ sigue siendo un índice utilizado (Ashwell, 2008; Boddy et al., 2012; Finarelli y Flynn, 2007), los cambios en áreas del cerebro tan relevantes como el neocórtex pueden darse independientemente de los cambios en el tamaño corporal. Por ello, algunos autores sugieren que la variable del tamaño corporal sea excluida de los análisis (Dunbar y Bever, 1998). Por tanto, otros índices de tamaño relativo cerebral (*relative brain size* o RBS por sus siglas en Inglés) están siendo considerados como indicadores de complejidad cerebral y cognitiva, entre los que destacan:

(1) el área de superficie cortical (Jerison, 1982), (2) el tamaño relativo del neocórtex (Sawaguchi y Kudo, 1990) y (3) el radio del neocórtex (Dunbar, 1992). Dichos índices —a diferencia del EQ— utilizan medidas neuroanatómicas en relación a otras medidas cerebrales, por lo que son consideradas como indicadores más precisos del tamaño relativo del cerebro (Tschudin, 1998). Entre ellas, una de las medidas más notables ha sido la del radio de neocórtex (C_R). El C_R compara el volumen relativo del neocórtex respecto al volumen del resto del cerebro (Aiello y Dunbar, 1993; Dunbar, 1992, 1995; Dunbar y Bever, 1998). En el caso de los primates, los humanos presentan el mayor C_R con un valor de 4.1, seguido de los chimpancés con 3.22 y el resto de primates en descenso desde 2.67 (Dunbar, 1992). Por su parte, en los Odontocetos únicamente el delfín girador o acróbata de hocico largo (*Stenella longirostris*) se sitúa por debajo de los chimpancés con 3.06, siendo la media para Odontocetos de 3.50 (Tschudin, 1998). El valor de C_R estimado en orcas de 3.95 (Tschudin, 1998) y podría ser explicado por la complejidad y variedad de estrategias de alimentación y por sus diversas organizaciones sociales en diferentes hábitats (Leatherwood y Reeves, 1983).

Por otra parte, además del tamaño, cabe considerar otros indicadores del neocórtex como su morfología. Tanto primates como cetáceos, presentan una elevada superficie neocortical caracterizada por un gran número de pliegues. La mayoría de especies de cetáceos presentan neocórtex más replegados que los primates (Marino, 2004). Por ejemplo, la superficie neocortical del delfín mular (*Tursiops truncatus*) es de aproximadamente 3.745 cm², insuperable por la mayoría de los mamíferos incluyendo humanos (2.275 cm²; Elias y Schwartz, 1969; Ridgway y Brownson, 1984). No obstante, destaca el caso de las orcas donde encontramos el neocórtex más replegado del reino animal (13.629 cm², Manger, 2006). Este aumento en la superficie neocortical de cetáceos respecto a la de primates, es debida a que el neocórtex es más fino (Haug, 1969; Kesarev, 1971; Ridgway y Brownson, 1984) y a la ausencia de una de las láminas del mismo (Morgane, Glezer y Jacobs, 1988), permitiendo una mayor formación de pliegues. Además, la arquitectura neocortical de cetáceos difiere de la de primates (Marino, 2004; Morgane et al., 1988), siendo más similar a la de sus parientes más cercanos, los artiodáctilos (Glezer, Hof y Morgane, 1998; Hof et al., 1999).

Evidentemente hay muchos otros mecanismos neuroanatómicos implicados en la regulación cognitiva que podrían ser analizados (véase Manger, 2006; Marino et al., 2007). Entre ellos cabe destacar que la corteza cingulada anterior y la corteza insular anterior de cetáceos están expandidas y que presentan un elevado número de neuronas en huso (*spindle neurons*), consideradas responsables de promover los mecanismos neurales de aspectos relacionados con la cognición social (Allman, Watson, Tetreault y Hakeem, 2005). Dichas neuronas fueron consideradas exclusivas de humanos y grandes simios (Nimchinsky et al., 1999; Nimchinsky, Vogt, Morrison y Hof, 1995), hasta que han sido documentadas en elefantes (Hakeem et al., 2009) y en varias especies de cetáceos [orca (*Orcinus orca*), ballena jorobada (*Megaptera novaeanglia*), rorcual común (*Balaenoptera physalus*), cachalote (*Physeter*

macrocephalus), delfín mular (*Tursiops truncatus*), calderón gris (*Grampus griseus*) y beluga (*Delphinapterus leucas*) (Butti, Sherwood, Hakeem, Allman y Hof, 2009; Coghlan, 2006; Hof y Van der Gucht, 2007)], sugiriendo una evolución convergente entre estas distintas especies (Shoshani, Kupsky y Marchant, 2006).

A modo de conclusión, a pesar de las similitudes neuroanatómicas entre primates y cetáceos, también presentan una serie de diferencias a nivel morfológico, de tamaño y de organización del cerebro. No obstante, tales diferencias no desmerecen la compleja estructura neuroanatómica que presentan, ya que en última instancia indican la elevada complejidad cognitiva de ambos Órdenes⁵. Tal y como apunta Marino (2017): “Las similitudes a nivel de expansión y complejidad, frente a las diferencias en arquitectura y morfología entre los cerebros de cetáceos y primates, son un exquisito ejemplo de divergencia en estructura y convergencia en función, un patrón que se ve reflejado en su psicología, comportamiento, e incluso cultura” (p. 229).

1.7.4.2. Características vitales compartidas entre primates y cetáceos

La relación con el medio, otros individuos y la propia historia vital entre otros, juegan indudablemente un rol importante en el desarrollo evolutivo de primates y cetáceos, siendo por tanto un aspecto relevante a la hora de comparar ambos Órdenes. En este apartado se analizarán aquellas similitudes relacionadas con: (a) el medio: hábitat y distribución, (b) la historia vital: aspectos relacionados con el crecimiento, la reproducción y la supervivencia y (c) vida social: aspectos relacionados con la organización social y la comunicación.

1.7.4.2.a. Medio

Cetáceos y primates, están presentes (a) en una gran cantidad de hábitats y (b) a lo largo de una amplia distribución.

(a) En relación con los **usos del medio**, primates y cetáceos muestran una gran adaptabilidad al explotar un considerable rango de hábitats (van Horik, Clayton, y Emery, 2012). Los cetáceos se encuentran en océano abierto, costas y ríos (Ballance, 2018). En el caso de las orcas se encuentran en hábitats costeros, mar abierto y aguas profundas de hasta 300 metros, siendo especialmente comunes en costas, aguas frías y particularmente en áreas de alta productividad marina (Forney y Wade, 2006). El hábitat de los primates abarca desde desiertos a selvas tropicales (Fleagle, 2013). Los chimpancés se distribuyen por una amplia variedad de hábitats, desde bosques pluviales a sabanas secas con pocos árboles (Fleagle, 2013).

(b) Además, primates y cetáceos presentan una amplia **distribución**. Los cetáceos están en algunos ríos y todos los mares y océanos (Ballance, 2018) y las orcas son una especie cosmopolita, presente en todos los océanos y mares del mundo (Dahlheim y Heyning, 1998; Heyning y Dahlheim, 1988; Leatherwood y Dahlheim, 1978; Taylor et al., 2010; Wang, Riehl y Dungan, 2014), siendo después de los humanos (y posiblemente de las ratas, *Rattus norvegicus*), el

⁵ Véase capítulo 1.7.4.3 para una mejor comprensión

mamífero con mayor distribución del planeta (Ford, 2009). Por su parte, los primates se encuentran en cinco de los siete continentes, estando ausentes en la Antártida y Australia. No obstante, en la actualidad solo ocupan áreas marginales de Europa (Gibraltar) y Norte América (América central y sur de México), pese a haber sido mucho más abundantes en ambos continentes hace 50 millones de años. En la actualidad África, Asia, Sudamérica y sus islas cercanas son las principales zonas de distribución de primates, fundamentalmente asociadas a zonas tropicales y subtropicales (Fleagle, 2013). En el caso de los chimpancés, presentan una distribución más reducida que las orcas, estando presentes únicamente en zonas forestales y de sabana de África occidental, central y oriental (Caldecott y Miles 2005).

Por tanto, en relación al medio cabe destacar que pese a que primates y cetáceos presentan una importante diferencia en el tipo de sistema que ocupan (acuático *versus* terrestre), ambos órdenes —y más concretamente chimpancés y orcas— comparten la presencia en un amplio rango de distribución y de hábitats. Dicho aspecto evidencia la elevada capacidad de adaptación ecológica, tanto de los Órdenes, como de las especies que nos ocupan. De hecho, algunos autores han determinado que las variables ecológicas han podido actuar como un importante «motor» evolutivo de la cognición en grandes simios y cetáceos, así como en córvidos, loros y elefantes (van Horik et al., 2012).

1.7.4.2.b. Historia vital

La historia vital hace referencia a cómo las especies distribuyen su tiempo y recursos para: (a) crecer, (b) reproducirse y (c) sobrevivir (Chivers, 2009).

(a) Respecto al **crecimiento**, chimpancés y orcas presentan un largo periodo de lactancia y de dependencia juvenil. En el caso de las orcas el periodo de lactancia es cercano al año (Chivers, 2009), aunque la dependencia juvenil se prolonga hasta los dos años (Heyning y Dahlheim, 1988). En el caso de chimpancés, durante el primer año están en contacto continuo con la madre, al alcanzar el segundo aumentan su independencia y entre los cuatro y seis años se produce el destete y termina la infancia (Bard, 1995).

(b) En relación a la **reproducción**, las hembras de orcas alcanzan la madurez sexual entre los 6 y 10 años, mientras que los machos lo hacen entre los 10 y 13 años (Olesiuk, Ellis y Ford, 2005). Por su parte, las hembras de chimpancés alcanzan la madurez sexual a los 10 años, mientras que los machos lo hacen entre los 9 y 15 años (Goodall, 1986). Por otra parte, tanto las orcas (Mann, Connor, Tyack y Whitehead, 2000; Payne, 1995; Robeck et al., 2004), como los chimpancés (Dixson, 2015) son poliginátricos, es decir, tanto machos como hembras tienen múltiples parejas durante la estación reproductora o la vida. Además, ambas especies comparten un largo periodo de gestación oscilando en el caso de los chimpancés entre 230 y 240 días (Wallis y Lemmon, 1986) y en el caso de las orcas con una media de 17 meses (con un rango de 15 a 18 meses) (Duffield, Odell, McBain y Andrews, 1995). Las orcas dan a luz una cría por cada parto con un periodo promedio entre nacimientos de 5,3 años, en

los animales del noreste del Pacífico y un rango de 3 y 8,3 años en los animales el Atlántico Norte y la Antártida (Wiles, 2004). Por su parte, aunque se han evidenciado partos de gemelos en chimpancés (p.e., Tomilin y Yerkes, 1935), suelen dar a luz una cría con un periodo promedio entre nacimientos de entre 3 y 5 años (Boesch y Boesch-Achermann, 2000; Goodall, 1986; Nishida et al., 2003). Ambas especies producen pocas crías a lo largo de su vida, siendo la media de 5 para orcas (Marsh y Kasuya, 1986) y 9 para chimpancés (Zimmermann y Radespiel, 2013). Tanto las crías de chimpancés (Goodall, 1986), como de orcas (Rendell y Whitehead, 2001), son fundamentalmente cuidadas por las madres, con escasa o nula inversión paterna. No obstante, tanto en orcas (Bigg, Ellis, Ford y Balcomb, 1987) como en chimpancés (Nishida, 1983), así como en diversas especies de primates (Mitani y Watts, 1997) y de cetáceos (Augusto, Frasier y Whitehead, 2017), se han documentado los cuidados alopARENTALES por parte de individuos que no son los progenitores directos.

(c) En relación a la **supervivencia**, cabe destacar que orcas (John, 2009) y chimpancés (Pruetz et al., 2008; Tutin, McGrew y Baldwin, 1981) apenas presentan depredadores naturales más allá de los humanos. Así mismo, ambas especies presentan una larga esperanza de vida. En el caso de chimpancés la esperanza de vida media en libertad bajo circunstancias favorables es de 33 años (Wood, Watts, Mitani y Langergraber, 2017) y la máxima estimada en libertad está por encima de 60 (Thompson et al., 2007), mientras que en cautividad se conoce una hembra de 72 (Ross, 2015). Por su parte, las orcas macho en libertad presentan una media de esperanza de vida de unos 36 años —con un máximo de 50-60—, mientras que las hembras presentan una media de 63 años con un máximo de 80-90 años, aunque se tiene constancia de una hembra que alcanzó los 103 años (de Magalhães, Costa y Toussaint, 2005; Mann et al., 2000). En cautividad la esperanza media de vida es de entre 4,4 y 12 años, dependiendo de la instalación en la que se encuentren (Jett y Ventre, 2015). También en relación a la esperanza de vida cabe destacar que tan solo en humanos, orcas (*Orcinus orca*), belugas (*Delphinapterus leucas*), calderones tropicales (*Globicephala macrorhynchus*) y narvales (*Monodon monoceros*) se ha documentado la presencia de menopausia (Ellis et al., 2018). La explicación desde una perspectiva evolutiva de la presencia de menopausia en estas especies debe justificarse, tanto el por qué dejan de reproducirse, como el por qué siguen viviendo tras perder la capacidad reproductora. Una de las hipótesis para dejar de reproducirse se atribuye a que sus crías —tanto machos como hembras— permanecen con la madre durante toda la vida, por lo que con el paso de los años aumenta el número de hijos y nietos. Por tanto, si una hembra adulta sigue teniendo crías podría entrar en competencia con sus propios descendientes por recursos como la comida. Respecto al por qué seguir viviendo pese al cese de su capacidad reproductora, según algunos autores es debido a que las hembras menopáusicas desempeñarían un importante rol social mediante el apoyo a otras madres jóvenes y el desarrollo de un sistema de vínculo matriarcal (Brault y Caswell, 1993). Además, jugarían un papel clave en el recuerdo de los usos del hábitat aumentando así el éxito y la *fitness* de los miembros de su grupo (Norris y Pryor, 1991).

En conclusión, cabe destacar que los largos periodos de gestación y dependencia juvenil, junto a los cuidados parentales y aloparentales, la esperanza de vida y la presencia de menopausia (en el caso de las orcas), evidencian la complejidad vital en ambas especies. Dichos aspectos de la historia vital han sido evidenciados como prerrequisitos para la presencia de una elevada complejidad cognitiva (Manger, 2013; van Horik et al., 2012).

1.7.4.2.c. Vida social

Cetáceos y primates presentan una serie de similitudes relacionadas con la vida social a nivel de: (a) estructura social y (b) comunicación.

(a) En relación a la **organización social**, los cetáceos presentan una gran diversidad (Connor, 2000). Así, encontramos (1) especies que no viven en grupos estables, pero que forman agregaciones puntuales con otros sujetos para actividades como la alimentación (p.e., ballenas jorobadas, *Megaptera novaeangliae*) o la migración (p.e., ballena gris, *Eschrichtius robustus*), (2) sociedades de «fisión-fusión» como las de los delfines mulares, (3) hasta los considerados como «los grupos más estables de los mamíferos» representados por las orcas con ecotipo «residente» del Pacífico Norte (Simmonds, 2006). Se define como ecotipo a los individuos conoespecíficos o grupos de individuos — que a pesar del parentesco genealógico— cuyas similitudes están fundamentalmente basadas en criterios ecológicos relacionados con las adaptaciones al medio (de Bruyn, Tosh y Terauds, 2013). Se distinguen tres zonas donde las orcas y sus ecotipos han sido más estudiadas: el Pacífico norte, el Atlántico norte y el océano meridional o del sur (de Bruyn et al., 2013). En las orcas del Pacífico norte se diferencian tres ecotipos: «residentes» (*resident*), «transeúntes» o «nómadas» (*transients*) y «marítimas» (*offshore*). Por su parte, las orcas del Atlántico norte, diferencian dos ecotipos: «Tipo 1» y «Tipo 2». Por último, en las orcas del océano sur se distinguen cinco ecotipos: «Tipo A», «Tipo B (grande)», «Tipo B (pequeño)», «Tipo C» y «Tipo D». Cada ecotipo presenta tanto una estructura social única, como una morfología única, una distribución única y una dieta asociada (véanse Tablas 1 y 2 en de Bruyn et al., 2013). Una de las sociedades de orcas más estudiadas a nivel de organización son las orcas del ecotipo residente del Pacífico norte, donde se ha encontrado que presentan cuatro niveles de organización social: «matrilineal», «pod», «clan» y «comunidad», donde las hembras son los miembros dominantes (Heyning y Dahlheim, 1999). Los grupos «matrilineales» están compuestos por una hembra, sus crías y los hijos de estas (Bigg, Olesiuk, Ellis, Ford y Balcomb, 1990). El vínculo social es muy fuerte y estable, y apenas se separan entre ellos (Baird, 2000). El siguiente nivel es el «pod», que está compuesto de «matrilineales» relacionados entre sí con un antepasado común. Los «pods» son organizaciones menos estables que los «matrilineales», ya que se ha observado a «matrilineales» abandonando el «pod» durante largos periodos de tiempo (Baird, 2000). A continuación encontramos el «clan», que consiste en grupos de «pods» que comparten el mismo dialecto y están relacionados entre sí. Los «clanes» no son demasiado estables, y los «pods» de «clanes» diferentes a menudo solapan. El último nivel de organización y menos estable son las «comunidades» formadas por «pods» que comparten un hábitat e interaccionan entre sí (Barrett-Lennard y Ellis, 2001). Los «pods» de una «comunidad» generalmente no migran a otras «comunidades» excepto para criar (Ford, 2002). Por su parte, la

estructura social de las orcas transeúntes del Pacífico Norte no está tan estudiada como las «residentes» de la misma área. No obstante, al igual que las residentes presentan una unidad social básica de tipo matrilineal, aunque más pequeñas que las de las residentes, con crías adultas y juveniles que se dispersan durante largos periodos e incluso de manera permanente presentando comportamiento de fisión-fusión (Baird, 2000; Baird y Whitehead, 2000). No hay patrones de agrupamiento consistentes y las asociaciones son más dinámicas que las de las residentes. Este patrón parece ser el más común entre orcas a nivel mundial (Boran y Heimlich, 1999).

Por su parte los primates presentan un amplio rango de organizaciones sociales, con ejemplos de especies solitarias en algunas especies de estrepsirinos, emparejamientos monógamos en hilobátidos, sociedades multinivel en babuinos y algunas especies de langures, o los grupos unimacho en algunos gorilas y cercopitécidos, entre otros (Smuts, Cheney, Seyfarth, Wrangham y Struhsaker, 1987). Los chimpancés presentan una de las organizaciones más complejas entre los primates, viviendo en grupos multimacho-multihembra con sociedades poliginándricas de fisión-fusión. Estas comunidades son menos cohesivas que los típicos grupos multimacho-multihembra, ya que los miembros de la comunidad crean asociaciones temporales de forrajeo (*parties*) de varios tamaños (Goodall, 1986). El tamaño y composición de las asociaciones temporales varían en función del sitio (Boesch y Boesch-Achermann, 2000; Pruett, 2006), la distribución de comida y la presencia de hembras (Anderson, Nordheim y Boesch, 2006; Anderson, Nordheim, Moermond, Gone Bi y Boesch, 2005; Chapman, White y Wrangham, 1994), variando el tamaño de estas entre 20 hasta más de 100 individuos (Mitani y Watts, 1999; Nishida, 1979). Por otra parte, y a diferencia de las orcas, los chimpancés viven en sociedades patrifocales donde los machos son los individuos dominantes del grupo y los que mantienen lazos familiares entre sí, ya que las hembras emigran en torno a los 12 años de edad (Goodall, 1986; Walker, Walker, Goodall y Pusey, 2018).

(b) Respecto a la **comunicación**, las orcas presentan tres tipos de sonidos: *clicks*, *whistles* y *pulsed calls* (Brown, Hodgins-Davis y Miller, 2006; Ford, 1989). Los *clicks* son usados principalmente para orientarse y localizar presas y objetos a su alrededor, pero los usan también con frecuencia durante las interacciones sociales (Au, Ford, Horne y Allman, 2004; Evans, 1973; Ford, 1989; Simon, Wahlberg y Miller, 2007). Los *whistles* son usados para interactuar con otros, y se emiten únicamente en direcciones específicas y en cercanía con el otro (Deecke, Ford y Slater, 2005; Thomsen, Franck y Ford, 2002). Para distancias largas se usan los *pulsed call*, utilizadas para reconocer otros *pods* o para organizar la formación durante la caza (Thomsen et al., 2002). Los *pulsed calls* son compartidos entre los miembros de un *pod*, creando por tanto dialectos⁶. Además de los sonidos, las orcas usan el lenguaje corporal para comunicar dominancia, agresión o juego (Berta, Sumich y Kovacs, 2006). Asimismo, las orcas presentan ecolocalización. Mediante el uso de *clicks* de alta frecuencia y escuchando el eco que retorna son capaces de localizar objetos y otros individuos (Au et al., 2004).

⁶ Véase capítulo 1.7.4.3.b. para una mejor comprensión

Por su parte, los chimpancés presentan un complejo sistema de comunicación basado en más de 10 vocalizaciones claramente diferenciadas a nivel acústico, funcional y contextual (Slocombe y Zuberbühler, 2010). Entre ellos destacan: los *pant-hoots* utilizados para atraer a aliados cercanos y para anunciar la localización en un área; los *pant-grunt*, *whimpers* y *screams* que son señales de sumisión, estrés y agonísticas respectivamente; los *grunts* que promueven sincronía comportamental en contextos afiliativos; los *rough-grunt* para atraer a otros chimpancés a un sitio donde hay alimento, o los *pant* que son señales afiliativas en contexto de *grooming* o saludo, entre otras (Slocombe y Zuberbühler, 2010). Además, también se han observado patrones variables entre las vocalizaciones de distintas poblaciones (Arcadi, 1996; Mitani, Hasegawa, Gros-Louis, Marler y Byrne, 1992; Mitani, Hunley y Murdoch, 1999), que no obstante parecen ser debidos a factores genéticos y no culturales (Mitani et al., 1999). El repertorio vocal se combina además con 9 expresiones faciales principales (Parr, Waller, Vick y Bard, 2007) y alrededor de 66 gestos (Hobaiter y Byrne, 2011), que son utilizados para amplificar y mejorar la comunicación.

En relación a la vida social, ambas especies difieren en la focalidad y linealidad de sus organizaciones (matrifocales y matrilineales en orcas, *versus* patrifocales y patrilineales en chimpancés). No obstante, ambas especies comparten organizaciones sociales muy complejas y un complejo sistema de comunicación, consecuencia de la elevada complejidad social. La complejidad social ha sido ampliamente sugerida como un prerrequisito para el desarrollo de la inteligencia en primates (Byrne y Whiten, 1988; Humphrey, 1976) y cetáceos (Marino, 1996), pudiendo ser esta el detonante para las similitudes cognitivas que pueden llegar incluso a ser explicadas como convergencias funcionales (Marino, 2017).

A modo de conclusión, las características compartidas respecto a uso y distribución del medio, historia vital, y organización y comunicación en la vida social, evidencian un gran número de similitudes entre chimpancés y orcas en dichos ámbitos. Ciertas de estas similitudes compartidas a nivel de características vitales, podrían incluso considerarse como convergencias de tipo funcional y comportamental (Marino, 2002, 2017).

1.7.4.3. Aspectos cognitivos compartidos entre cetáceos y primates

Para poder analizar de manera más sencilla los diferentes aspectos que afectan a las capacidades cognitivas tanto de primates como de cetáceos, diferenciaremos en este apartado entre: (a) cognición física y (b) cognición social, de acuerdo con la clasificación más utilizada para primates humanos y no humanos (Herrmann, Call, Hernandez-Lloreda, Hare y Tomasello, 2007; Tomasello y Call, 1997), así como para cetáceos (Jaakkola, 2012; Marino, 2017). Los estudios de cognición en cetáceos apenas suponen un 5% de las investigaciones realizadas con estas especies (Hill y Lackups, 2010). Por ello, a lo largo del siguiente apartado partiremos de ejemplos con cetáceos como hilo conductor para ser comparados con los de primates. Conviene destacar además que las investigaciones cognitivas con orcas son muy escasas, mientras que la mayoría de estudios en este ámbito se han desarrollado con delfines mulares (*Tursiops truncatus*) (Hill y Lackups, 2010; Hill, Guarino, Dietrich y St Leger, 2016)⁷. No

⁷ Por tanto, algunos de los ejemplos incluirán a los delfines

obstante, la amplia literatura en delfines mulares, puede servir como un indicador o «prueba de existencia» de las habilidades cognitivas y comportamentales en cetáceos en general (Marino, 2004).

1.7.4.3. a Cognición física

La cognición física alberga aquellas capacidades cognitivas que posibilitan la comprensión y manipulación del mundo físico. Dentro del ámbito de cognición física se incluyen capacidades como: el aprendizaje instrumental, el conocimiento espacial, la comprensión de resultados, el uso y fabricación de herramientas, la representación de objetos, la memoria, el conocimiento causal, el razonamiento analógico, la cognición sensoriomotora, la categorización, el *insight*, la capacidad innovadora, la competencia numérica, la generalización funcional, la formación de conceptos o el razonamiento técnico, entre otros (Emery y Clayton, 2009; Hood y Santos, 2009; Parker y McKinney, 1999; Povinelli, 2000; Reznikova, 2007; Shettleworth, 2010; Tomasello y Call, 1997; Wynne y Udell, 2013).

Los estudios de cognición física en cetáceos son realmente escasos, ya que en una revisión de Hill y Lackups (2010) se determinó que de todos los estudios realizados con cetáceos tan solo un 9,9% del total habían sido realizados con orcas y tan solo un 1,2% del total de estudios estaban desarrollados en cautividad. Por tanto, teniendo en cuenta la escasez de estudios en este ámbito con la especie y que el estudio de la cognición física en animales está también estrechamente relacionada a los estudios en cautividad, apenas se dispone de ejemplos de cognición física en orcas. Únicamente se considera como ejemplo de cognición física en orcas, los avistamientos de sujetos o grupos coordinados que crean ondas en la superficie para hacer caer a sus presas de las placas de hielo (Pitman y Durban, 2012). No obstante, la literatura en delfines mulares puede servir como un indicador o «prueba de existencia» de cognición física en orcas (Marino, 2004). En relación al uso de herramientas, destacaremos como los delfines mulares usan esponjas para protegerse mientras remueven la arena del suelo marino en busca de presas o el uso de anillos de barro para confundir a los peces durante la pesca, entre otras (Mann y Patterson, 2013). Además del uso de herramientas, los delfines presentan otra serie de capacidades relacionadas con la cognición física. A modo de ejemplo, son capaces aprender las características semánticas y sintácticas de un lenguaje artificial acústico y gestual (Herman, Kuczaj y Holder, 1993), de aprender reglas para resolver problemas abstractos como identificar como «igual» o «diferente» pares de objetos presentados (Herman, Pack y Wood, 1994), así como de entender conceptos cuantitativos como el «menos» (Jaakkola, Fellner, Erb, Rodriguez y Guarino, 2005), entre otros (véase Jaakkola, 2012; Marino, 2017).

En el caso de los primates, los ejemplos de cognición física en chimpancés abarcan todos los ámbitos que la componen (para una revisión véase Herrmann et al. 2007; Seed y Tomasello, 2010).

1.7.4.3.b Cognición social

La cognición social comprende un número de capacidades distintivas entre las que se incluyen: el aprendizaje social, la cultura, la cooperación y prosocialidad, la comunicación, las estrategias sociales, los conocimientos y creencias, y aquellos conceptos relacionados con la teoría de la mente como la empatía cognitiva y la comprensión de los estados mentales de otros individuos (percepción, intención y atención, creencias, deseos o el engaño, entre otras) (Byrne y Bates, 2010; Herrmann et al., 2007; Reznikova, 2007; Seed y Tomasello, 2010; Tomasello y Call, 1994, 1997).

A diferencia de la cognición física, las evidencias de cognición social en orcas son más numerosas, aunque siguen siendo mucho más escasas si las comparamos con las de los primates. En nuestra exposición nos centraremos en el análisis de las categorías de: (a) transmisión cultural (centrándonos en la presencia de dialectos y técnicas de caza, así como en la inclusión de nuevos patrones mediante imitación y pedagogía/instrucción), (b) auto-reconocimiento y (c) comprensión de estados emocionales de otros sujetos.

(a) El término **cultura** presenta un gran número de definiciones (véase Tabla 1 de Rendell y Whitehead, 2001), no obstante podría resumirse como aquella información o comportamiento adquirido de conspecíficos a través de aprendizaje social (Boyd y Richerson, 1996). Un elevado número de evidencias culturales han sido identificadas en varias especies de cetáceos, pero principalmente en aquellas especies mayormente estudiadas: el delfín mular (*Tursiops truncatus*), la orca (*Orcinus orca*), el cachalote (*Physeter macrocephalus*) y la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) (Rendell y Whitehead, 2001). Las muestras de cultura en cetáceos incluyen sofisticadas capacidades de aprendizaje social y transmisión cultural basadas en imitación e instrucción tanto a nivel motor como vocal, reflejadas fundamentalmente con los patrones y técnicas de forrajeo y con la presencia de dialectos (Simmonds, 2006). En el caso de las orcas, hay fuertes evidencias de que poseen tradiciones culturales (Rendell y Whitehead, 2001), que hasta hace poco solo habían sido descritas en humanos y chimpancés (Whiten et al., 1999). Un ejemplo que evidencia la compleja cultura de las orcas la encontramos en la costa Oeste de Canadá, donde los ecotipos de orcas residentes y transeúntes viven en simpatria. Es decir, comparten el mismo hábitat, pudiendo relacionarse y aparearse entre sí, teniendo descendencia fértil, pero sin embargo, se evitan constantemente sin siquiera ser agresivas entre ellas o competir por el territorio o el alimento (Morin et al., 2015). De hecho, dichos ecotipos podrían ser considerados especies incipientes (Riesch, Barret-Lennaard, Ellis, Ford y Deecke, 2012), aunque la división entre ellas ha sido esencialmente cultural (Baird, 2000). La cultura comportamental y vocal de los grupos de orcas es considerada por algunos autores (Rendell y Whitehead, 2001) como más avanzada que la de los chimpancés (Norris, 2000) y sin igual exceptuando la humana.

Respecto a la cultura basada en los dialectos, los *Pods*⁸ de orcas residentes presentan entre 7 y 17 llamadas discretas características del *pod* al que pertenecen (Ford, 1991; Strager, 1995). Estos persisten durante al menos seis años (Ford, 1991), creando por tanto dialectos dentro de los *Pods* (Ford, 2002). Curiosamente, dichas llamadas se mantienen constantes pese a que haya asociaciones entre diferentes *Pods*, e incluso, se ha observado a *Pods* diferentes compartiendo hasta 10 llamadas (Ford, 1991), formando otro tipo de estructura poblacional denominada clanes acústicos (Ford, 1991)⁹. Por tanto, las variaciones de llamadas entre clanes son el resultado de dialectos transmitidos mediante aprendizaje vocal y modificados a través del tiempo (Ford, 1991). Así mismo, también se han observado diferencias en los saludos cuando se conocen los grupos residentes de una comunidad (Hoyt, 1990; Osborne, 1986). No obstante, es importante terminar de esclarecer hasta qué punto las vocalizaciones vienen determinadas genéticamente o son transmitidas culturalmente (Rendell y Whitehead, 2001). Un estudio realizado con una cría separada de su padre y alojada con su madre y otros dos individuos (Bowles, Young y Asper, 1988), evidenció —al igual que otros estudios (Deecke, 1998)— que los dialectos no vienen determinados de manera exclusivamente genética (Rendell y Whitehead, 2001), ya que la cría no presentaba trazas del dialecto del padre tras ser separado de este.

Respecto a la transmisión cultural relacionada con el forrajeo, se han encontrado diferencias a nivel de técnicas de forrajeo entre los diferentes *Pods*. Por ejemplo de entre los *Pods* de las orcas residentes de la Columbia británica solo se ha observado a uno especializado en cazar mamíferos marinos (Ford et al., 1998; Osborne, 1986) y a otro utilizando una técnica cooperativa de caza conocida como «alimentación en carrusel» (Similä y Ugarte, 1993), distinciones no compartidas por ninguno de los otros *Pods* presentes en la zona. También en las orcas residentes simpátricas de la Columbia británica se han encontrado diferencias de distribución entre *Pods* en relación a las zonas de abundancia de diferentes especies de salmón (*Oncorhynchus sp.*), sugiriendo que el conocimiento adquirido de las diferentes distribuciones de especies de salmón se traduce en el uso de áreas específicas por los diferentes *Pods* (Nichol y Shackleton, 1996). Así mismo, algunos *Pods* de orcas transeúntes se han especializado en cazar focas comunes (*Phoca vitulina*) en las zonas y periodos de cría, mientras que otros *Pods* cazan en las zonas y periodos no asociados a la cría (Baird y Dill, 1995). Además de los comentados, se han observado otros tipos de técnicas complejas y cooperativas de caza que evidencian la presencia de transmisión cultural (Bearzi y Stanford, 2007; Rendell y Whitehead, 2001).

Cuando hablamos de transmisión cultural hay dos formas particularmente importantes que permiten la inclusión de nuevos patrones en el repertorio de un animal y que posteriormente podrían ser transmitidas culturalmente: la imitación y la pedagogía o instrucción (Rendell y Whitehead, 2001). En relación a la imitación varios ejemplos evidencian que las orcas, al igual que los delfines

⁸ Véase capítulo 1.7.4.2.c. para una mejor comprensión

⁹ Véase capítulo 1.7.4.2.c. para una mejor comprensión

(Herman, 2002; Janik y Slater, 1997; Janik, Todt y Dehnhardt, 1994; Ralston et al., 1987; Richards, Wolz y Herman, 1984; Tyack, 1986), son capaces de realizar imitación vocal. Bain (1986) describió como tras tres años compartiendo instalación, una orca de Islandia aprendió el repertorio vocal de su compañera proveniente de la Columbia británica. Así mismo, otra serie de estudios han evidenciado tanto en cautividad como en libertad que las orcas han aprendido llamadas nuevas de conspecíficos (Deecke, Ford y Spong, 2000; Foote et al., 2006; Ford, 1991; Kremers, Lemasson, Almunia y Wanker, 2012; Weiß, Symonds, Spong y Ladich, 2011) e incluso de otras especies (Abramson, Hernandez-Lloreda, Call y Colmenares, 2013; Foote et al., 2006). Los ejemplos de imitación motora o de acciones son mucho más escasos. En la actualidad apenas encontramos una investigación en orcas (Abramson et al., 2013) y algunos pocos trabajos realizados en delfines (Bauer y Johnson, 1994; Herman, 2002; Kuczaj, Gory y Xitco, 1998; Tayler y Saayman, 1973; Xitco, 1988).

Por su parte, se entiende como pedagogía o instrucción, a aquellos comportamientos que se realizan en presencia de un observador inexperto con la finalidad de motivarlo, presionarlo, aportarle experiencia y un número de ejemplos para que el observador adquiera ciertas competencias o lo haga de manera más rápida que en ausencia de la instrucción (Caro y Hauser, 1992). De nuevo, debido al medio, las observaciones pedagógicas en libertad en cetáceos son escasas. En el caso de las orcas, apenas encontramos un par de ejemplos relacionados con las técnicas de caza en focas. En las islas Crozet, las madres empujan a las crías a la playa, esperándolas para llevarlas de vuelta si fuera necesario (Guinet y Bouvier, 1995), mientras que en Península Valdés las madres capturan y debilitan a las focas para que las crías puedan practicar las técnicas de caza lejos de la costa (Lopez y Lopez, 1985). También en el delfín moteado atlántico (*Stenella frontalis*), se ha observado como un grupo de madres ayudaban en las técnicas de forrajeo a sus crías (Bender, Herzog y Bjorklund, 2009).

A diferencia de los cetáceos, las evidencias de cultura en primates y en concreto en chimpancés son mucho más numerosas (Matsuzawa et al., 2008; Whiten, 2011). Tal y como ha sido comentado previamente, los ítems más relevantes en relación a la tradición cultural en orcas están relacionados con la presencia de dialectos y las técnicas de forrajeo (Rendell y Whitehead, 2001). No obstante, a diferencia de las orcas, los dialectos no están documentados como tradiciones culturales en chimpancés. Ello es debido a que a pesar de que hay variaciones geográficas entre grupos (Arcadi, 1996; Mitani et al., 1992; Mitani et al., 1999) éstas son debidas a factores de tipo genético y no cultural (Mitani et al., 1999). Respecto a los patrones de forrajeo, a diferencia de las orcas, los chimpancés no presentan especialización cultural en el tipo de alimento a consumir, aunque sí presentan variaciones de forrajeo relacionadas con la obtención del alimento, fundamentalmente relacionadas con el uso de herramientas. Algunos ejemplos los encontramos en la obtención de nueces u hormigas, entre otras (Whiten et al., 1999). Así, en chimpancés se han documentado tradiciones en el comportamiento de acicalamiento social y en el cortejo, pero fundamentalmente a nivel de cultura material relacionada con el

uso de herramientas. En la actualidad no se ha podido documentar un nivel semejante de tradiciones culturales en ninguna especie de cetáceo que presente tan amplia evidencia de comportamientos culturales como los observados en chimpancés (Rendell y Whitehead, 2001). Sin duda, los chimpancés son los animales —a excepción de los humanos— con mayor diversidad de tradiciones culturales. Algunos estudios cifran en 39 los patrones culturales — relacionados con el *grooming* (acicalamiento), el cortejo o el uso de herramientas— (Whiten et al., 1999), aunque este número se ha incrementado sustancialmente en los últimos veinte años (véase Hicks et al., 2019). En la revisión de Whiten y colegas (1999), se evidenció la presencia y ausencia de variaciones culturales entre las comunidades analizadas —por ejemplo, la rotura de nueces es observada solo en algunas poblaciones de chimpancés, a pesar de la disponibilidad de nueces y herramientas en otras—, así como también las diferentes formas de desarrollar un patrón cultural entre dos comunidades que lo presentan —como la pesca de hormigas o la manipulación de los ectoparásitos durante el *grooming* (acicalamiento)—.

Respecto a los mecanismos de transmisión cultural es difícil discernir si son perpetuados por instrucción o mediante otros mecanismos de aprendizaje social como la imitación. Sin embargo, los estudios experimentales de uso de herramientas y procesamiento de la comida en niños y chimpancés indican que hay una mezcla compleja de imitación, instrucción y aprendizaje individual (Nagell, Olguin y Tomasello, 1993; Paquette, 1992; Sumita, Kitahara-Frisch y Norikoshi, 1985; Tomasello, Davis-Dasilva, Camak y Bard, 1987; Whiten, 1998; Whiten, Custance, Gomez, Teixidor y Bard, 1996). En cualquier caso tanto la imitación como la pedagogía o instrucción, han sido observadas en chimpancés con un rango mucho mayor que los observados en orcas. Por ejemplo, en relación a la imitación se ha observado que los chimpancés copian los métodos usados por otros para manipular y abrir frutas artificiales (Whiten, 1998). Mientras que en relación a la instrucción —aunque anecdóticas—, podrían destacar las observaciones en el Parque Nacional de Tai en Costa de Marfil (Boesch, 1991, 1993; Greenfield, Maynard, Boehm y Schmidtling, 2000) donde las madres facilitaron el desarrollo de las habilidades de rotura de nueces de las crías mediante estimulación, facilitación y pedagogía activa.

(b) El primer estudio experimental de **autoconsciencia** en animales fue llevado a cabo por Gordon Gallup (1970). En aquel trabajo seminal, se documentaron las primeras evidencias de auto-reconocimiento en chimpancés, mediante el «test de la marca». Según Gallup, la prueba del espejo refleja un sentido del «yo» y es una evidencia de introspección, y por ende está relacionado con la habilidad para atribuir potencialmente estados mentales a otros. Además de en chimpancés, en primates se ha evidenciado auto-reconocimiento en orangutanes (Lethmate y Dücker, 1973) y bonobos (Walraven, van Elsacker y Verheyen, 1995). En gorilas y gibones algunos autores han documentado una ausencia de esta capacidad (Hyatt, 1998; Ledbetter y Basen, 1982), mientras que otros encontraron resultados positivos en al menos un individuo (Patterson y Cohn, 1994; Posada y Colell, 2007; Ujhelyi, Merker, Buk y Geissmann, 2000). Cabe destacar que incluso en los chimpancés

—la especie más estudiada y con resultados más convincentes (Anderson y Gallup, 2015)— la prevalencia de auto-reconocimiento es del 75% en jóvenes adultos y considerablemente menor en jóvenes y ancianos (Povinelli, Rulf, Landau y Bierschwale, 1993). También se ha detectado auto-reconocimiento en el elefante asiático (*Elephas maximus*) (Plotnik, de Waal y Reiss, 2006) y recientemente en urracas (*Pica pica*) (Prior, Schwarz y Güntürkün, 2008). En cetáceos, se ha evidenciado auto-reconocimiento en delfines mulares (Reiss y Marino, 2001), orcas y posiblemente falsas orcas (*Pseudorca crassidens*) (Delfour y Marten, 2001). En el caso de las orcas, una hembra marcada presentó indicadores de auto-reconocimiento y de conductas auto-dirigidas enfrente del espejo (Delfour y Marten, 2001). Por su parte, dos delfines mulares mostraron signos inequívocos de auto-reconocimiento mediante la expresión de comportamientos auto-exploratorios frente al espejo y cuando estaban marcados usaron el espejo para explorar las partes de su cuerpo marcadas. Además, no mostraron ningún intento de comportamiento social hacia la imagen reflejada en el espejo y pasaron más tiempo frente al espejo cuando presentaban la marca que en ausencia de ella (Reiss y Marino, 2001). En cambio, Praschnik, Buchman y Reiss (2003), reportaron que las belugas (*Delphinapterus leucas*, familia Monodontidae, una especie no delfínida) fallaron en el test del espejo, sugiriendo limitaciones filogenéticas en esta capacidad.

(c) La **comprensión de los estados emocionales de otros sujetos** son un indicador de funciones cognitivas muy elevadas relacionadas con la Teoría de la mente (ToM, *Theory of Mind*) (Premack y Woodruff, 1978). Pese a que la ToM en chimpancés ha sido sujeto de activas investigaciones (p.e., Call y Tomasello, 2008; Krupenye y Call, 2019; Penn y Povinelli, 2007) la presencia de este tipo de estudios en cetáceos son realmente anecdóticas. Aunque preliminar, únicamente un estudio en delfines mulares (Tomonaga, Uwano, Ogura y Saito, 2010) apunta la presencia de Teoría de la mente a partir de las respuestas de los sujetos ante el lenguaje corporal que manifestaban sus entrenadores. No obstante, y pese a la falta de estudios, las evidencias de complejidad cognitiva y social, sumada a la complejidad neuroanatómica, hacen presuponer la posibilidad de capacidades relacionadas con la ToM en cetáceos (Marino, 2011). En relación a este último aspecto, cabe destacar además que en varios cetáceos se han encontrado neuronas en huso (*spindle neurons*) en las mismas regiones cerebrales que en humanos e incluso en proporciones mayores que en estos (Butti et al., 2009; Coghlan, 2006; Hof y Van der Gucht, 2007). Dichas regiones están asociadas con la organización social y la empatía cognitiva, entre otros, por lo que se cree que también los cetáceos podrían ser capaces de comprender los estados emocionales de otros sujetos (Coghlan, 2006; Connor y Norris, 1982; Pierce, 2013). En conclusión, aunque las evidencias apuntan a ello, son necesarias más investigaciones en el ámbito de la Teoría de la Mente en cetáceos, para dilucidar su presencia o no en este Orden biológico.

En el caso de los primates, nuestra cercanía y similitud de medio hace más fácil la interpretación y observación de evidencias de comprensión de los estados emocionales de otros sujetos relacionados con la ToM tales como: la empatía (Koski y Sterck, 2010; Preston y de Waal, 2002), el sentido de justicia y la

equidad (Brosnan, 2013), la compasión (Spikins, Rutherford y Needham, 2010), la inteligencia maquiavélica (de Waal, 2007; Nishida y Hosaka, 1996) o la falsa creencia (Krupenye, Kano, Hirata, Call y Tomasello, 2016), entre otros.

En este apartado hemos podido ejemplificar la elevada complejidad cognitiva de primates y cetáceos. Tal como hemos observado, son diversos los estudios que documentan diversas capacidades relacionadas con la cognición física y social en estas especies. En los últimos años —y debido al enorme desarrollo de la Primatología Cognitiva— se han podido documentar nuevas y sorprendentes capacidades en los grandes simios. No obstante, —tal y como ha sido comentado anteriormente— los estudios cognitivos en cetáceos siguen siendo escasos —especialmente en orcas—, por lo que las investigaciones futuras podrían aportar nuevos e interesantes datos. En cualquiera de los casos, las similitudes cognitivas compartidas entre primates y cetáceos parecen apuntar a la presencia de una convergencia cognitiva entre ambos Órdenes (p.e., Marino, 2002, 2011, 2017; Reiss y Marino, 2001; Rendell y Whitehead, 2001).

1.7.5. Primates y cetáceos, ¿Un ejemplo de convergencia evolutiva?

Los ejemplos de similitudes entre chimpancés y orcas se podrían considerar un ejemplo de convergencia evolutiva. Se entiende como homología cuando dos especies relacionadas presentan el mismo rasgo, y por tanto se asume que está presente en el ancestro común más reciente. En cambio, cuando dos especies filogenéticamente distantes presentan un rasgo común —del que las especies intermedias a ellas, en términos evolutivos, carecen— hablamos de convergencia evolutiva o simplemente convergencia (Nishikawa, 2002; Ridley, 1993) (Figura 8). Una convergencia evolutiva entre dos especies puede darse en cualquier dominio de la biología, pudiendo ser de tipo funcional (Madsen y Surlykke, 2013), comportamental (Marino, 2002), cognitiva (Reiss y Marino, 2001), anatómica (Pabst, 2015), o molecular (McGowen, Gatesy y Wildman, 2014), entre otros.

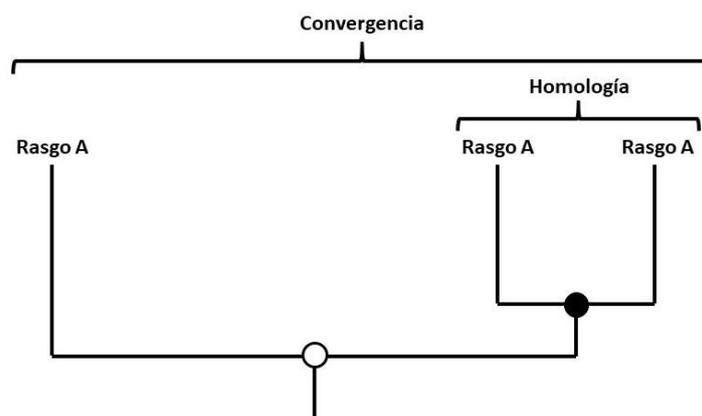


Figura 8. Rasgo compartido por homología o convergencia representada en un árbol filogenético esquemático. Adaptado de: Brosnan, Newton-Fisher y van Vugt (2009).

Nota: En homología, las especies comparten un rasgo porque el ancestro común (representado por un círculo negro) lo presenta. En convergencia, las especies comparten un rasgo pese a que el ancestro común (representado con un círculo abierto) no lo presenta.

Aunque escasos, algunos estudios han categorizado como convergentes algunas de las similitudes compartidas entre primates y cetáceos. Entre ellas destacan: (a) similitudes neuroanatómicas relacionadas con el tamaño cerebral relativo (Marino et al., 2000; Tartarelli y Bisconti, 2006), tamaño del neocórtex (Tschudin, 1998) y la estructura cerebral (Hof, Chavis y Marino, 2005; Marino, 2017; Shoshani et al., 2006); (b) similitudes sociales relacionadas con el sistema social (Connor, Mann, Tyack y Whitehead, 1998; Pearson, 2011) y la socio-ecología (Bearzi y Stanford, 2007) y (c) similitudes cognitivas relacionadas con el auto-reconocimiento (Reiss y Marino, 2001), la inteligencia (Marino, 2002, 2011), la autoconsciencia (Marino, 2011), la memoria (Thompson y Herman, 1977), la pedagogía o instrucción (Bender et al., 2009) y la cultura (Rendell y Whitehead, 2001).

No obstante, ninguno de estos estudios ha abordado desde un punto de vista convergente la presencia de los constructos psicológicos incluidos en el presente trabajo. En el caso de los primates se han realizado numerosas investigaciones sobre la personalidad (p.e., Freeman y Gosling, 2010; Uher y Asendorpf, 2008), la felicidad (p.e., King y Landau, 2003; Weiss et al., 2002), los trastornos mentales (p.e., Bradshaw et al., 2008; Ferdowsian et al., 2012; Ferdowsian et al., 2011), o el bienestar (Justice et al., 2017; Robinson et al., 2017), entre otros. Sin embargo, en el orden de los cetáceos apenas se han realizado unos pocos estudios en el ámbito de la personalidad (p.e., Brown, 2018; Highfill y Kuczaj, 2007, 2010) y del bienestar (Clegg et al., 2015), siendo inexistentes los estudios de felicidad o de trastornos mentales en la especie. Por tanto, el estudio desde una perspectiva convergente entre los constructos compartidos entre primates y cetáceos resultaría muy interesante desde una perspectiva comparada, evolutiva, ecológica e incluso de bienestar.

2. OBJETIVOS Y JUSTIFICACIÓN DE LA INVESTIGACION

2.1. Objetivos de la investigación

2.1.1. Objetivos generales

El objetivo de la presente investigación es la de evaluar mediante herramientas cualitativas basadas en cuestionarios, una serie de constructos psicológicos en primates y cetáceos: chimpancés (*Pan troglodytes*) y orcas (*Orcinus orca*). Los constructos evaluados han sido la **personalidad** (en chimpancés y orcas), el **bienestar** (en orcas), la **felicidad** (en orcas) y los **trastornos mentales** (en chimpancés). Además, una aproximación teórica analiza el diagnóstico de trastornos mentales como argumento para un **trato ético** relacionado con el bienestar, la concienciación y la legislación (chimpancés) (véase Figura 9).

Adicionalmente, se pretende aumentar el conocimiento respecto a la aplicabilidad de herramientas cualitativas novedades en dichos animales. Del mismo modo, resulta interesante aumentar los estudios de constructos en especies que han sido escasas o nulumamente estudiadas. Finalmente, mediante dichas evaluaciones, se persigue la obtención de evidencias que puedan ser argumentadas como convergencias entre ambas especies.

2.1.2. Objetivos específicos

Los objetivos específicos del presente proyecto de investigación han sido los siguientes:

- a. **Evaluar la personalidad en una muestra de chimpancés** mediante la aplicación de dos métodos cualitativos: el modelo de cinco factores (*Five Factor Model*, FFM) y el modelo psicobiológico de Eysenck (Psicoticismo-Extraversión-Neuroticismo, PEN) [Estudio 1].
- b. **Valorar la utilidad del modelo psicobiológico de Eysenck** para evaluar personalidad en chimpancés [Estudio 1].
- c. **Comparar la estructura de personalidad entre chimpancés y humanos** a través del modelo FFM y PEN [Estudio 1].
- d. **Evaluar la estructura de personalidad de una muestra de orcas** en cautividad [Estudio 2].
- e. **Comparar la estructura de personalidad de orcas, chimpancés y humanos** en base al FFM [Estudio 2].
- f. **Analizar bienestar subjetivo (*Subjective well-being*, SWB) en orcas** [Estudio 3].
- g. **Diseñar una herramienta para evaluar el bienestar de orcas** [Estudio 3].
- h. **Analizar bienestar en orcas** usando una nueva herramienta cualitativa [Estudio 3].
- i. Determinar las **relaciones entre personalidad, bienestar y felicidad en orcas** [Estudio 3].
- j. **Diseñar una herramienta para la evaluación de trastornos mentales en chimpancés** [Estudio 4].
- k. **Evaluar el repertorio de trastornos mentales en chimpancés** [Estudio 4].

1. Traducir el diagnóstico de trastornos mentales en chimpancés en consideraciones éticas relacionadas con el bienestar, la concienciación y la legislación [Estudio 5].

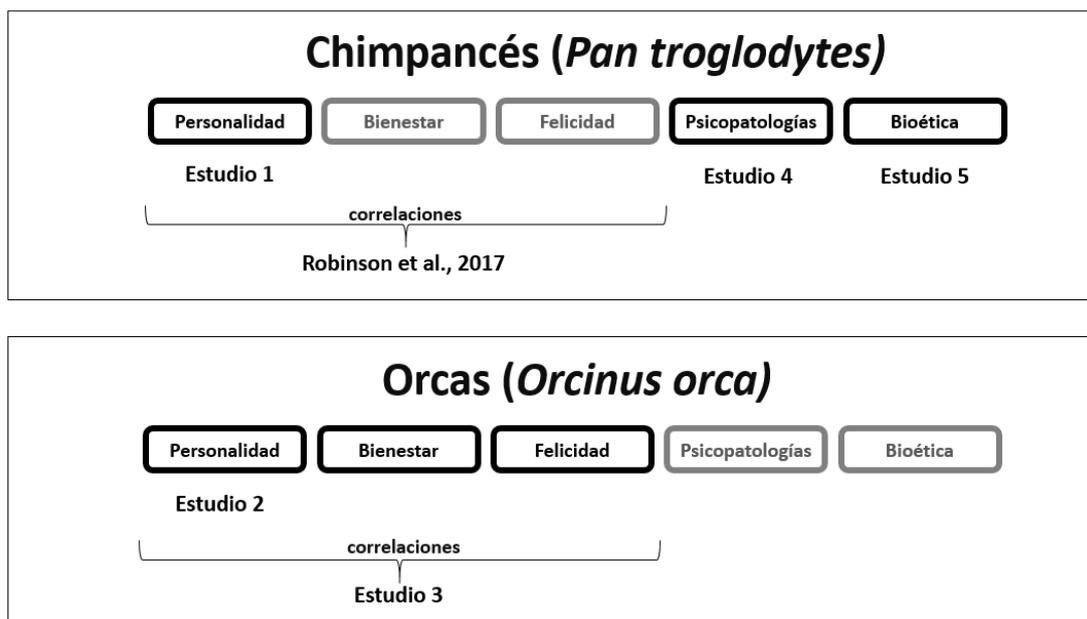


Figura 9. Esquema simplificado sobre los ámbitos de estudio de esta Tesis doctoral

2.2. Justificación de la investigación

Dos ámbitos principales justifican esta tesis: en primer lugar, la evaluación de constructos psicológicos en la mayoría de casos asociados a la aplicación de herramientas novedas; en segundo lugar, la evaluación de dichos constructos en especies escasa o nulamente estudiadas en estos aspectos. Finalmente y en tercer lugar, el eminente enfoque comparado del proyecto de investigación nos permite valorar las similitudes compartidas entre las especies estudiadas. De manera específica, la presente Tesis doctoral aporta una serie de aspectos novedosos en los siguientes puntos:

a. Los ámbitos de estudio y el uso de herramientas novedas de evaluación

Los estudios relacionados con la cognición animal han estado fundamentalmente enfocados a la evaluación de capacidades cognitivas del ámbito físico y social como la memoria, la formación de conceptos, la resolución de problemas, el aprendizaje, la teoría de la mente o la transmisión cultural, entre otras (Griffin, 2013; Premack, 2007; Roitblat, Terrace y Bever, 2014). No obstante, algunos constructos psicológicos como la personalidad, el desarrollo de trastornos mentales, la presencia de estados emocionales complejos o los patrones de bienestar o felicidad, entre otros, también pueden informarnos sobre la complejidad psicológica de una especie (Bradshaw et al., 2008; Grandin y Hauser, 2002; Morris et al., 2008; Nettle, 2006; Weiss et al., 2006). Pese a ello, este tipo de aproximaciones son generalmente excluidas de la ecuación de los estudios cognitivos, a pesar de que la estructura, la amplitud y la prevalencia de ciertos de estos constructos pueden ser indicadores indirectos de las elevadas habilidades cognitivas y adaptativas de aquellas

especies que las presentan. En cualquiera de los casos, y pese a que el estudio en estas áreas cada vez recibe un mayor interés en el ámbito de la etología y la psicología comparada, siguen siendo necesarias nuevas aproximaciones metodológicas y teóricas. Fundamentalmente aquellas relacionadas con: (a) la creación de nuevas herramientas de evaluación para animales, (b) la adaptación de herramientas de evaluación humanas a animales y (c) la búsqueda de relaciones entre los diferentes constructos. De manera específica, en la presente Tesis doctoral se han desarrollado por primera vez en el ámbito del comportamiento animal y la primatología los siguientes procesos y ámbitos de estudio:

- Adaptación del modelo psicobiológico de Eysenck (PEN) para evaluar personalidad en un animal no humano (chimpancés) [Estudio 1].
- Creación de una herramienta de evaluación cualitativa de bienestar para orcas [Estudio 3].
- Análisis de las relaciones entre personalidad, bienestar y bienestar subjetivo (o felicidad) en una especie de cetáceo (orcas) [Estudio 3].
- Adaptación de una herramienta de diagnóstico de trastornos mentales de humanos a animales no humanos (chimpancés) [Estudio 4].

Por otra parte —y pese a que no han sido incluidos en esta Tesis doctoral— la doctoranda ha participado como coautora en dos publicaciones científicas relacionadas con algunos de los temas novedosos desarrollados en esta investigación. En primer lugar, en un estudio donde se analizaron por primera vez las relaciones existentes entre personalidad, bienestar y felicidad en chimpancés (Robinson et al., 2017). En segundo lugar, también ha participado como coautora en una investigación donde se ha aplicado por primera vez el modelo factorial de personalidad «16PF» de Cattell, y donde se investigaban además las relaciones existentes entre factores de personalidad e historia vital en chimpancés huérfanos en santuarios africanos (Ortín, Úbeda, Garriga y Llorente, 2019).

b. Las especies de estudio

Cetáceos y primates —junto con elefantes, córvidos y loros— son posiblemente los órdenes más complejos del reino animal desde un punto de vista cognitivo (véase van Horik et al., 2012). De hecho, son numerosos los estudios que evidencian la elevada complejidad cognitiva de estas especies (primates: Tomasello y Call, 1997; cetáceos: Marino, 2017; elefantes: Byrne et al., 2009; córvidos y loros: Emery y Clayton, 2004a). Todo ello se explica a través de posibles mecanismos de evolución convergente en aquellas especies lejanas filogenéticamente entre sí (p.e., Emery y Clayton, 2004b; Marino, 2002; Seed, Emery y Clayton, 2009; van Horik et al., 2012; Weilgart, 1996).

En el caso de los cetáceos, dos especies pertenecientes a la familia Delphinidae (orcas y delfines mulares), destacan respecto a otros cetáceos por su elevada complejidad cognitiva. Dicha asunción está basada fundamentalmente en aspectos neuroanatómicos (Chinea, 2017; Marino, 2004; Ridgway y Brownson, 1984), en su diversidad cultural (Rendell y Whitehead,

2001) y en diferentes evidencias de inteligencia (Marino et al., 2007; Morisaka, 2007; Rendell y Whitehead, 2001), acumuladas en ambas especies. No obstante hay que tener en cuenta que el acúmulo de evidencias relacionadas con el desarrollo cognitivo en dichas especies puede deberse a que las orcas, pero especialmente los delfines mulares, son las especies de cetáceos más estudiadas (Rendell y Whitehead, 2001). En el caso de los primates, destaca la complejidad cognitiva de las especies pertenecientes a la familia Hominidae (grandes simios): orangutanes (*Pongo pygmaeus*, *Pongo abelii* y *Pongo tapanuliensis*), gorilas (*Gorilla gorilla* y *Gorilla beringei*), bonobos (*Pan paniscus*) y chimpancés (*Pan troglodytes*). Conviene resaltar especialmente a las dos últimas especies por ser nuestros parientes vivos más cercanos, habiéndose separado de nuestro antecesor común hace unos 6 millones de años (Prado-Martinez et al., 2013). Los estudios realizados durante las últimas dos décadas han revelado que los chimpancés son una de las especies más inteligentes y complejas del reino animal (para una revisión véase Lonsdorf, Ross, Matsuzawa y Goodall, 2010).

Orcas y chimpancés son por tanto ejemplos de las especies más inteligentes en sus respectivos órdenes biológicos¹⁰. Sin embargo, las investigaciones acerca de algunos constructos psicológicos complejos —tales como la personalidad, los trastornos mentales, los estados emocionales complejos, el bienestar y bienestar subjetivo, entre otros— son realmente escasos en algunas estas especies. Así pues, pese a que la personalidad (p.e., Freeman y Gosling, 2010; Uher y Asendorpf, 2008), el bienestar (Robinson et al., 2017) y el bienestar subjetivo (King y Landau, 2003; Weiss et al., 2002) han sido ampliamente estudiados de manera cualitativa en chimpancés, apenas han sido estudiados en cetáceos y son inexistentes en orcas. De manera específica, en la presente Tesis doctoral se han desarrollado por primera vez las siguientes aportaciones en las especies de estudio:

- Evaluación de la estructura de personalidad de una especie de cetáceo [Estudio 2].
- Análisis del bienestar en orcas mediante metodologías cualitativas [Estudio 3].
- Análisis del bienestar subjetivo (SWB) en cetáceos [Estudio 3].
- Diagnóstico de trastornos mentales en una especie no humana (chimpancés) [Estudio 4]

c. Las similitudes a nivel de constructos entre ambas especies

Una serie de estudios han abordado el análisis comparativo entre cetáceos y primates, justificándolo como convergencias adaptativas. Entre ellos cabe destacar la explicación convergente para el autorreconocimiento (Reiss y Marino, 2001), la inteligencia (Marino, 2011), la autoconsciencia (Marino,

¹⁰ Véanse capítulos 1.7.4.2. y 1.7.4.3. de esta Tesis para una mejor comprensión de la complejidad cognitiva, social, vital y ecológica de ambas especies.

2011), las habilidades cognitivas complejas (Marino, 2002), el tamaño cerebral relativo (Marino et al., 2000; Tartarelli y Bisconti, 2006), la estructura cerebral (Hof et al., 2005; Marino, 2017; Shoshani et al., 2006), el sistema social (Connor et al., 1998; Pearson, 2011), el tamaño del neocórtex (Tschudin, 1998), la memoria (Thompson y Herman, 1977), la socialidad (Pearson, 2008), la socioecología (Bearzi y Stanford, 2007), el aprendizaje mediante instrucción (Bender et al., 2009) y la cultura (Rendell y Whitehead, 2001), entre otras.

No obstante, ninguno de estos estudios ha analizado desde un punto de vista comparado la convergencia de constructos psicológicos como la personalidad, la felicidad, los trastornos mentales o el bienestar. Por tanto, las principales aportaciones novedosas de esta Tesis doctoral en relación a la perspectiva comparada entre primates y cetáceos son las siguientes:

- Presentación de similitudes en la estructura de personalidad entre un cetáceo y un primate [Estudio 2]
- Análisis de las similitudes entre las relaciones de personalidad, bienestar y bienestar subjetivo de primates y cetáceos [Estudio 3].

3. ESTUDIOS

3.1. Estudio 1

Úbeda, Y., y Llorente, M. (2015). Personality in sanctuary-housed chimpanzees: A comparative approach of psychobiological and penta-factorial human models. *Evolutionary Psychology*, 13(1), 182-196. doi: 10.1177/147470491501300111



Toto. Jesús José Úbeda (2013)

“When, in the early 1960s, I brazenly used such words as 'childhood', 'adolescence', 'motivation', 'excitement', and 'mood' I was much criticised. Even worse was my crime of suggesting that chimpanzees had 'personalities'. I was ascribing human characteristics to nonhuman animals and was thus guilty of that worst of ethological sins -anthropomorphism.”
(Goodall, 1993, p.12)

Evolutionary Psychology

www.epjournal.net – 2015. 13(1): 182-196

Original Article

Personality in Sanctuary-Housed Chimpanzees: A Comparative Approach of Psychobiological and Penta-Factorial Human Models

Yulán Úbeda, Unitat de Recerca i Etologia, Fundació Mona, Riudellots de la Selva (Girona), Spain; Facultat d'Educació i Psicologia, Universitat de Girona, Girona, Spain.

Miquel Llorente, Unitat de Recerca i Etologia, Fundació Mona, Riudellots de la Selva (Girona), Spain; IPHES, Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social, Tarragona, Spain. Email: mlllorente@fundacionmona.org (Corresponding author).

Abstract: We evaluate a sanctuary chimpanzee sample ($N = 11$) using two adapted human assessment instruments: the Five-Factor Model (FFM) and Eysenck's Psychoticism-Extraversion-Neuroticism (PEN) model. The former has been widely used in studies of animal personality, whereas the latter has never been used to assess chimpanzees. We asked familiar keepers and scientists ($N = 28$) to rate 38 (FFM) and 12 (PEN) personality items. The personality surveys showed reliability in all of the items for both instruments. These were then analyzed in a principal component analysis and a regularized exploratory factor analysis, which revealed four and three components, respectively. The results indicate that both questionnaires show a clear factor structure, with characteristic factors not just for the species, but also for the sample type. However, due to its brevity, the PEN may be more suitable for assessing personality in a sanctuary, where employees do not have much time to devote to the evaluation process. In summary, both models are sensitive enough to evaluate the personality of a group of chimpanzees housed in a sanctuary.

Keywords: chimpanzees, personality, five-factor model, Eysenck, sanctuary

Introduction

In the most complete study to date, Gosling (2001) identified 187 personality studies conducted with 64 different animal species. The studies ranged from mollusks or arthropods, to amphibians, reptiles, birds, and fish, but the majority of studies (84%) were carried out with mammals (29% of which were primates). The results of these studies indicate that inter-individual behavioral differences grant adaptive and fitness advantages to these species (Dall, Houston, and McNamara, 2004; Dingemanse and Wolf, 2010; Smith and Blumstein, 2008; Wolf and Weissing, 2010). This does not necessarily mean that the

personalities of phylogenetically distant species are homologous to human personalities. However, the similarities found among human and non-human primates could be explained as evolutionary conserved features (Weiss, Inoue-Murayama, King, Adams, and Matsuzawa, 2012). The conservation of behavioral dispositions across species suggests that processes of balancing selection (environmental heterogeneity, negative frequency-dependent selection, and migration) that have been implicated in the evolution of human personality (Penke, Denissen, and Miller, 2007) have also maintained variation in chimpanzee personality.

The instruments used for the assessment of personality have varied over the years (Briffa and Weiss, 2010). Most of the non-human animal (Gosling, 2001) and primate (Freeman, Gosling, and Schapiro, 2011) studies have employed some type of coding, but the rating method has been the most widely used with chimpanzees (Freeman and Gosling, 2010). In the rating method, keepers, researchers, or volunteers who are familiar with the animals are responsible for evaluating the personality of the individuals, usually using Likert scale adjectives lists (Vazire and Gosling, 2004). Considering that many of these animals are in captive conditions (such as zoos, sanctuaries or laboratories), an assessment tool is needed that will aid in the rapid and effective assessment of personality by employees of these centers, who do not have much time to undertake assessments. The ultimate goal is to find practical applications in the field of animal management, welfare, wellbeing, and health.

Our research employs a “top-down” rating assessment (Freeman et al., 2013; Uher, 2008) with two of the major models used to study human personality: the Five-Factor Model (FFM) (Goldberg, 1990) and Eysenck’s Psychoticism-Extraversion-Neuroticism model (PEN) (Eysenck and Eysenck, 1964). The first is a hierarchical model with five bipolar factors: Neuroticism, Extraversion, Agreeableness, Conscientiousness, and Openness to Experience (Goldberg, 1990; McCrae and Costa, 1999). This model suggests that human personality is classified into these five dimensions (John and Srivastava, 1999). The model (1) has demonstrated high reliability and predictive ability in humans, describing most individual differences in personality (Digman, 1990); (2) has revealed a genetic basis for these traits (Bouchard and Loehlin, 2001); and (3) is widely applicable to different situations and cultures (McCrae and Terracciano, 2005). Therefore, it describes traits that are most likely biologically based and that may exist in some of our primate relatives. This model has been one of the most widely used to organize and integrate the studies of animal personalities in general, and primates in particular (Freeman and Gosling, 2010). Using the FFM as a framework, some studies have determined the most common personality dimensions in primates (King and Figueredo, 1997; Konečná, Weiss, Lhota, and Wallner, 2012; Lilienfeld, Gershon, Duke, Marino, and de Waal, 1999; Morton et al., 2013; Weiss et al., 2009; Weiss, King, and Perkins, 2006). It has been concluded that most of the traits studied in animals essentially correspond to the first three dimensions of the model, whereas the Conscientiousness factor seems to be restricted to chimpanzees (Gosling, 2001; Gosling and John, 1999; Gosling and Vazire, 2002). Although the five factors of the model are proposed as temperament dimensions, the first three could be regarded as more “basic” traits—i.e., dimensions associated more with emotional reactivity and individual physiological processes. The first two dimensions of the FFM coincide with those postulated by Eysenck (Eysenck and Eysenck, 1963), who later added a third factor called “Psychoticism” (Eysenck and Eysenck, 1964). Curiously, the Eysenck model (PEN)

has not been applied previously in chimpanzees, despite the fact that it has an empirical psychobiological base. Eysenck used it only in rhesus monkeys (Chamove, Eysenck, and Harlow, 1972). So, given the success that researchers have had in adapting the Five-Factor Model for use with non-human species, we wanted to examine whether the PEN could be employed with non-human species as well in order to gain a better understanding of their personalities. As with other top-down models applied in animals (e.g., Emotions Profile Index [EPI]: Buirski, Kellerman, Plutchik, Weininger, and Buirski, 1973; Interpersonal Circumplex: Zeigler-Hill and Highfill, 2010), it is essential to test the usefulness and consistency of the method in chimpanzees. In any case, determining whether all or some of the factors in the Psychoticism-Extraversion-Neuroticism model or the Five-Factor Model are expressed in chimpanzees could be very important for the understanding of human behavior from a phylogenetic perspective.

The primary objective of this study was to evaluate the factor structure of personality in a group of sanctuary chimpanzees employing the top-down method (Freeman et al., 2013) of two of the main models used in humans: the Five-Factor Model (FFM) and the Psychoticism-Extraversion-Neuroticism model (PEN). We have evaluated the usefulness of the PEN and have attempted to determine which of the two theoretical personality models proposed is best suited to assess personality in chimpanzees housed in a sanctuary—i.e., in animals previously used for entertainment and as pets, which is unlike most studies conducted with laboratory and zoo chimpanzees (Brittain and Corr, 2009; Freeman and Gosling, 2010; King, Weiss, and Farmer, 2005). Additionally, unlike other sanctuary samples, because these animals have been previously used for commercial purposes or as pets, they may provide interesting data when compared to other types of samples (King et al., 2005; Weiss, King, and Hopkins, 2007). Although their living conditions have likely improved, it is important to consider that these animals may have misaligned personality patterns and possibly even mental disorders (Bradshaw, Capaldo, Lindner, and Grow, 2008; Ferdowsian et al., 2011, 2012; Lilienfeld et al., 1999; Martin, 2005) due to traumatic captive conditions prior to their arrival at the primate rescue center.

Materials and Methods

Study site and sample

Since 2000, the Fundació Mona (FM) (Girona, north-eastern Spain, 41°54'N, 2°49'E) has been dedicated to the rescue, recovery, rehabilitation, re-socialization, and sheltering of primates that have been exploited or abused. FM seeks to provide these primates with the best captive conditions through naturalized environments and stable social groups in order to help the animals develop patterns of behavior common to their species, thus promoting their welfare. Two females and nine males with a mean age of 22.90 years ($SD = 13.43$) were included in the study sample. The sample included individuals from early adolescence to old age. We conducted this research in accordance with all national and institutional guidelines for the care and management of primates established by FM.

Raters

The questionnaires were evaluated by 28 raters (25% men and 75% women) who knew all of the chimpanzees for at least 6 months and who fell into one of three different

profiles: researchers (50%), keepers (43%), and volunteers (7%). All of the raters evaluated all subjects with both questionnaires. Raters were instructed to base their judgments on their general impressions of the chimpanzees, not on frequency estimates of past behaviors. The instructions also warned the evaluators to avoid discussing their ratings with other raters. Raters were classified into three categories according to the length of time they had known their study subjects: those who knew the sample for less than 1 year (35%), for between 1 and 3 years (27%), and for more than 3 years (38%).

Questionnaires

The Eysenck questionnaire (PEN) was created based on a previous study (Totusaus and Llorente, 2011) and consists of a total of 12 adjectives rated on a 7-point Likert scale. Each adjective has an antonym, and according to the degree to which the adjective described the chimpanzee, the evaluation came closer to one pole or the other. Meanwhile, the FFM questionnaire was based on a questionnaire previously used by King and Figueredo (1997), which was based on Goldberg's study (1990) in humans. In our case, two of the adjectives that were used by King and Figueredo ("submissive" and "independent") were eliminated because the adjectives "dominant" and "dependent" included in the list represented the same trait. In addition, three other adjectives were not included in this study: "clumsy," "autistic," and "manipulative." The first two were eliminated because they were not represented in any factor in the study by King and Figueredo (1997), and the third was discarded because it received low scores in the same study. Thus, the total number of adjectives used in the FFM questionnaire in our study was 38, with a rating scale of 1 to 7. As in Eysenck's questionnaire, in the FFM questionnaire, we decided to use the synonym-antonym evaluation, so the antonyms were deduced from the adjectives used in the King and Figueredo (1997) study. In some cases, additional adjectives were included for both poles in order to clarify the definition of the trait.

Inter-rater reliability of items

The reliability of the 28 raters was assessed for each item using two intraclass correlation coefficients (ICC) (Shrout and Fleiss, 1979). The first ICC (3, 1) indicates the reliability of the scores for a single evaluator. The second ICC (3, k) indicates the reliability for the mean scores of the evaluators (in our case, based on an average of 28 raters per chimpanzee).

Data reduction: PCA and REFA for both models

To determine the personality trait domains, we first transformed our data into z -scores using a principal-components analysis (PCA) to identify the dimensions underlying the mean ratings. To determine the number of factor components to extract (only the factors that exceeded the 95th percentile of the values derived from random matrices were extracted), we examined the scree plot and used parallel analysis (Horn, 1965; O'Connor, 2000). After determining the number of components, we subjected those components to an orthogonal (varimax) and oblique (promax) rotation. For the purpose of interpreting and scoring factors, we defined absolute loadings greater than or equal to 0.50 as salient. The component scores were unit-weighted, thus the z -scores of items with salient primary loadings were assigned weights of +1 or -1, depending on the direction of the loading. Items with nonsalient loadings were assigned weights of 0. Unit-weighted scores are more

generalizable across studies and are highly correlated with differentially weighted scores (Gorsuch, 1983). Moreover, due to the small sample, we used regularized exploratory factor analysis (REFA), a new technique specifically designed to derive factors when the sample size is very small (Jung and Lee, 2011; Jung and Takane, 2008). For this analysis we used quartimax rotation and specified unweighted least squares for factor extraction.

Results

Inter-rater reliability of items

The ICCs for the single (3, 1) and average (3, k) ratings were generally strong and there were no unreliable coefficients equal to or less than zero to eliminate from the analysis, indicating that raters tended to agree in their judgments about the personality traits of the chimpanzees. In the case of the PEN, the ICC (3, 1) coefficients ranged from .20 (cruel) to .54 (active), with a mean reliability of .37. The ICC (3, k) coefficients ranged between .87 (cruel) and .97 (active) with a mean reliability of .94.

In the case of the FFM, the ICC (3, 1) coefficients ranged from .09 (laborious) to .60 (active), with a mean reliability of .35, while the ICC (3, k) coefficients ranged between .74 (laborious) and .97 (active), with a mean reliability of .92.

Data reduction: PCA and REFA results for the PEN model

Visual inspection of the scree plot for the 11 mean ratings suggested three components to extract, and a parallel analysis of the 11 mean ratings also suggested three components. Because no differences were found between the two methods, we decided not to use orthogonal Procrustes rotation (McCrae, Zonderman, Costa, Bond, and Paunonen, 1996). The three components identified by the abovementioned instruments were extracted using PCA. The components were subjected to varimax rotation ($K.M.O = 0.792$) so as to obtain an interpretable orthogonal structure. The three components based on the 11 mean ratings accounted for 64.91% of variance. We were more restrictive than prior studies (e.g., Konečná et al., 2008, 2012; Weiss, Adams, and Johnson, 2011), defining $\geq |.5|$ loadings as salient (see Table 1). We extracted three factors from the 11 mean ratings using REFA and subjected these factors to a quartimax rotation. As REFA loadings are shrunk toward zero (Jung and Lee, 2011), they are more conservative than loadings obtained via PCA. We also defined $\geq |.5|$ loadings as salient. The dimensions extracted by REFA and those extracted by PCA were highly comparable (see Table 1). With little exception, none of the extractions led to differences in how the dimensions were interpreted.

The first factor loaded positively on the items “spontaneous,” “active,” “social,” and “creative,” and negatively on the item “sad.” We therefore labeled this factor Extraversion. The second factor is characterized by the adjectives “aggressive,” “anxious,” “impulsive,” “cruel,” and “bad-tempered,” which reflect a Neuroticism factor with a Psychoticism component. We labeled this Neuropsychoticism. Finally, the third factor loaded the adjective “dominance,” so it was labeled Dominance.

From the three components extracted, the promax rotation produced quite weak correlations, with a mean absolute intercorrelation value of .17 (see Table 2).

Table 1. Factor loadings obtained according to the PEN model

| | Principal Component Analysis | | | Regularized Exploratory Factor Analysis | | |
|--------------|------------------------------|------------|-------------|-----------------------------------------|------------|------------|
| | Factor 1 | Factor 2 | Factor 3 | Factor 1 | Factor 2 | Factor 3 |
| Spontaneous | .79 | .01 | .25 | .79 | .02 | .08 |
| Active | .78 | .06 | .30 | .80 | .07 | .11 |
| Sad | -.78 | .25 | -.13 | -.76 | .23 | .03 |
| Social | .70 | -.12 | .31 | .71 | -.10 | .12 |
| Creative | .57 | .10 | -.27 | .37 | .06 | -.10 |
| Aggressive | .06 | .85 | .17 | .08 | .82 | .12 |
| Anxious | -.00 | .78 | -.16 | -.06 | .69 | -.08 |
| Impulsive | .47 | .70 | .05 | .43 | .65 | -.03 |
| Cruel | -.22 | .66 | -.09 | -.22 | .56 | -.04 |
| Bad tempered | -.50 | .66 | .08 | -.46 | .61 | .13 |
| Dominant | .07 | .10 | .88 | .23 | .07 | .97 |
| Fearful | -.36 | .12 | -.68 | -.46 | .11 | -.38 |

Table 2. Factor intercorrelation matrix for the PEN model

| Factor | Extraversion | Neuropsychoticism | Dominance |
|-------------------|--------------|-------------------|-----------|
| Extraversion | - | | |
| Neuropsychoticism | -.11 | - | |
| Dominance | .32 | -.07 | - |

Data reduction: PCA and REFA results for the Five Factor Model

Visual inspection of the scree plot for the 11 mean ratings suggested four components, as did the parallel analysis of the 11 mean ratings. We therefore decided to continue with the PCA without applying orthogonal Procrustes rotation. After determining that there were four components to extract, these components were extracted using PCA and were subjected to varimax rotation (K.M.O. = 0.915) so as to obtain an interpretable orthogonal structure. The four components accounted for 60.67% of variance based on the 11 mean ratings. We therefore determined loadings of $\geq|.5|$ as salient (see Table 3). We extracted four factors from the 11 mean ratings using REFA and subjected these factors to a quartimax rotation. As REFA loadings are shrunk toward zero (Jung and Lee, 2011), they are more conservative than loadings obtained via PCA. We also defined loadings of $\geq|.5|$ as salient. The dimensions extracted by REFA and those extracted by PCA were highly comparable (see Table 4). There were some exceptions, although none led to differences in how the dimensions were interpreted.

The first factor positively loaded on items such as “sociable,” “playful,” “gregarious,” “friendly,” “bold,” “affectionate,” “cheerful,” “active,” and “sympathetic,” among others. We thus labeled this factor Extraversion. The second factor loaded on items related to “not defiant,” “peaceable,” “patient,” “not bullying,” “patient,” “reflexive,” and “generous,” among others. We therefore labeled this factor Conscientiousness with a component of Agreeableness. The third factor loads the items “fearful,” “submissive,” “emotional,” and “dependent.” We thus labeled this component Dominance (although it has a component of Neuroticism). Finally, on the fourth factor we found the items “laborious,” “intelligent,” “inventive,” “organized,” and “constant,” making it a factor of Conscientiousness with a component of Openness to Experience.

Table 3. Factor loadings obtained according to the FFM

| | Principal Component Analysis | | | | Regularized Exploratory Factor Analysis | | | |
|--------------|------------------------------|-------------|------------|------------|-----------------------------------------|-------------|------------|------------|
| | Factor 1 | Factor 2 | Factor 3 | Factor 4 | Factor 1 | Factor 2 | Factor 3 | Factor 4 |
| Sociable | .86 | -.12 | .11 | .04 | .87 | -.07 | .04 | -.05 |
| Friendly | .84 | .19 | -.04 | -.05 | .83 | .23 | -.12 | -.03 |
| Affectionate | .83 | .15 | -.11 | .02 | .81 | .18 | -.18 | -.05 |
| Cheerful | .81 | -.11 | .19 | .07 | .83 | -.07 | .13 | -.01 |
| Playful | .78 | -.31 | -.13 | .07 | .78 | -.29 | -.18 | -.00 |
| Gregarious | .77 | -.22 | .15 | .04 | .79 | -.17 | .09 | -.04 |
| Sympathetic | .75 | .31 | -.04 | .00 | .72 | .35 | -.12 | -.07 |
| Active | .73 | -.40 | .13 | .14 | .77 | -.36 | .09 | .06 |
| Bold | .70 | -.30 | .33 | .07 | .74 | -.25 | .29 | -.01 |
| Sensitive | .68 | .28 | -.15 | .16 | .66 | .30 | -.21 | .10 |
| Inquisitive | .67 | -.26 | -.00 | -.32 | .71 | -.23 | -.04 | .25 |
| Gentle | .63 | .46 | -.04 | .05 | .61 | .48 | -.11 | -.00 |
| Trustful | .62 | .07 | .46 | -.11 | .64 | .12 | .40 | -.19 |
| Helpful | .59 | .26 | .11 | .25 | .61 | .30 | .05 | .19 |
| Not decisive | -.45 | .23 | -.40 | -.40 | -.53 | .18 | -.39 | -.34 |
| Imitative | .41 | -.15 | -.32 | .23 | .41 | -.15 | -.34 | .20 |
| Protective | .40 | .37 | .24 | .30 | .43 | .40 | .19 | .26 |
| Not defiant | -.16 | .80 | -.19 | -.12 | -.23 | .78 | -.21 | -.09 |
| Peaceable | .16 | .80 | -.00 | -.15 | .11 | .80 | -.06 | -.17 |
| Patient | .12 | .77 | .10 | -.10 | .08 | .78 | .05 | -.12 |
| Not bullying | -.14 | .73 | -.14 | -.13 | -.20 | .71 | -.17 | -.11 |
| Responsible | -.27 | .70 | -.04 | .21 | -.28 | .68 | -.04 | .24 |
| Predictable | .11 | .69 | .15 | .29 | .12 | .70 | .11 | .27 |
| Impulsive | .47 | -.69 | -.10 | -.02 | .49 | -.67 | -.11 | -.07 |
| Calm | .17 | .62 | .49 | -.22 | .16 | .66 | .43 | -.26 |
| Generous | .36 | .61 | -.04 | -.02 | .32 | .62 | -.10 | -.05 |
| Prudent | -.40 | .61 | -.01 | .13 | -.41 | .59 | -.01 | .17 |
| Constant | .03 | .61 | .32 | .37 | .07 | .63 | .30 | .35 |
| Stable | .30 | .58 | .53 | .03 | .31 | .62 | .47 | -.02 |
| Fearful | .37 | -.09 | .71 | .26 | .45 | -.04 | .69 | .20 |
| Dominant | .17 | -.27 | .67 | .30 | .26 | -.22 | .68 | .26 |
| Emotional | -.17 | .37 | .60 | .10 | -.13 | .40 | .60 | .09 |
| Dependent | -.28 | .06 | .57 | .13 | -.22 | .08 | .60 | .14 |
| Laborious | .36 | .01 | .18 | .58 | .43 | .04 | .17 | .53 |
| Intelligent | .23 | -.10 | .23 | .58 | .31 | -.07 | .23 | .54 |
| Inventive | .28 | -.22 | -.04 | .57 | .34 | -.21 | -.04 | .54 |
| Organized | -.16 | .43 | .21 | .56 | -.11 | .44 | .22 | .56 |
| Constant | -.09 | .13 | .02 | .55 | -.04 | .13 | .05 | .55 |

From the four factors extracted, the promax rotation produced relatively weak correlations, evidencing discriminant validity, with a mean absolute value intercorrelation of .15 (see Table 4).

Table 4. Factor intercorrelation matrix for the FFM

| Factor | Extraversion | Consc-Agreeableness | Dominance | Consc-Openness |
|---------------------|--------------|---------------------|-----------|----------------|
| Extraversion | - | | | |
| Consc-Agreeableness | -.12 | - | | |
| Dominance | .35 | .05 | - | |
| Consc-Openness | .13 | .02 | .25 | - |

Discussion

This study revealed some very interesting results. First of all, the sample of sanctuary-housed chimpanzees presents a clear personality structure, developed with three factors for the PEN model and four factors for the FFM, with acceptable standards of inter-observer reliability and validity. Secondly, it has been demonstrated that the PEN model can be used to measure the personality of chimpanzees in a sanctuary. The use of the PEN yielded an idiosyncratic factor for chimpanzees related to dominance, and a characteristic compound factor of Neuroticism and Psychoticism. With the FFM, Conscientiousness was combined with the Agreeableness and Openness factors, and the Dominance factor was very close to Neuroticism. Finally, the results obtained with both methods in a sanctuary chimpanzee sample are similar to those obtained in humans.

The constructive validity for the data obtained in this study is expressed from the convergent and discriminant validity of the factors (Campbell and Fiske, 1959). Convergent validity can be estimated using the magnitudes of the item loadings onto the factors to which they are assigned. Regarding the 12 items evaluated for the PEN model, all of them loaded with values superior to .50 in the PCA, but two of them (“fearful” and “creative”) did not load in the REFA. In relation to the 38 items evaluated for the FFM, two of them did not have salient loading on any of the factors, even though the ICC values were not low. In any case, the overall pattern of factor loadings revealed good evidence of convergent validity. On the other hand, discriminant validity has been demonstrated with the factorial independence shown by the low intercorrelation values when an oblique factor solution was obtained (i.e., approaching .50), and although there was a moderate interfactor correlation for each theory (.32 [PEN] and .35 [FFM]), it is important to remember that human studies (Borkenau and Ostendorf, 1990; Costa Jr., McCrae, and Dye, 1991; Graziano and Ward, 1992) typically show at least two or three moderately high interfactor correlations.

It was not difficult to identify factors for both models, as most of them are similar to those found in humans (see Table 5). Nevertheless, there are some distinctive features. With the PEN model we found a peculiar factor that includes aspects of neuroticism and aspects of psychoticism, which we labeled Neuropsychoticism. The PEN model also yielded a factor related to dominance. Although this cannot be compared with humans due to the idiosyncrasy of this factor for chimpanzees, the two adjectives loaded in our study for the PCA (see Table 1) are the same as those in the study by King and Figueredo (1997) loaded under the factor that they called “Dominance” (see Table 5). For this reason, and in

spite of the fact that the REFA (see Table 1) loads just one of these adjectives (the differences found between PCA and REFA are probably due to the small sample), we also decided to call the third factor “Dominance.” In fact, many authors have emphasized the importance of intraspecific dominance in chimpanzee personality (de Waal, 1989; Freeman and Gosling, 2010; King and Figueredo, 1997). The factor of dominance was found by King and Figueredo (1997) with the FFM and maintained in later studies (see Freeman and Gosling, 2010, for a review). This factor (with the Extraversion factor) is one of the most commonly identified in chimpanzees and gets the highest levels of inter-rater reliability and the strongest validity coefficients in primates (Freeman and Gosling, 2010). With the FFM, we found a factor of Dominance that was very close to the Neuroticism factor (see Table 5), but we decided to call it Dominance because of the reasons given above. Also with the FFM, the factors of Agreeableness and Openness to Experience were found to have a component of Conscientiousness. This can be explained by the fact that although all the other factors are generally found in animals, (Gosling, 2001; Gosling and Vazire, 2002), Conscientiousness seems to be restricted to chimpanzees (Gosling and John, 1999). So, this factor may have become part of the above factors in the specific case of sanctuary chimpanzees. For these reasons, we decided to call the factors: Conscien-Agreeableness and Conscien-Openness, respectively.

Table 5. Personality structure obtained in this study (according to REFA) for chimpanzees using the PEN model (compared to humans [Eysenck and Eysenck, 1964]¹) and the FFM (compared to humans [Goldberg, 1990] and a previous study with chimpanzees [King and Figueredo, 1997]²)

| Psychoticism-Extraversion-Neuroticism Model | | |
|---------------------------------------------|-----------------------------|-------------------|
| | Humans | Chimpanzees |
| | E. and E. 1964 ¹ | This study |
| Spontaneous | Extraversion | Extraversion |
| Active | Extraversion | Extraversion |
| Sad | Neuroticism | Extraversion |
| Social | Extraversion | Extraversion |
| Creative | Extraversion | -- |
| Aggressive | Psychoticism | Neuropsychoticism |
| Anxious | Neuroticism | Neuropsychoticism |
| Impulsive | Psychoticism | Neuropsychoticism |
| Cruel | Psychoticism | Neuropsychoticism |
| Bad tempered | Neuroticism | Neuropsychoticism |
| Dominant | Extraversion | Dominance |
| Fearful | Neuroticism | -- |

Personality in sanctuary-housed chimpanzees

| | Five Factor Model | | |
|--------------|-------------------|---------------------------------------|-----------------------------|
| | Humans | Chimpanzees | |
| | Goldberg, 1990 | This study | K. and F. 1997 ² |
| Sociable | Extraversion | Extraversion | Extraversion |
| Friendly | Agreeableness | Extraversion | Extraversion |
| Affectionate | Agreeableness | Extraversion | Extraversion |
| Cheerful | Extraversion | Extraversion | Extraversion |
| Playful | Extraversion | Extraversion | Extraversion |
| Gregarious | Extraversion | Extraversion | Extraversion |
| Sympathetic | Agreeableness | Extraversion | Agreeableness |
| Active | Extraversion | Extraversion | Extraversion |
| Bold | Extraversion | Extraversion | Dominance |
| Sensitive | Agreeableness | Extraversion | Agreeableness |
| Inquisitive | Openness | Extraversion | Openness |
| Gentle | Agreeableness | Extraversion | Agreeableness |
| Trustful | Neuroticism | Extraversion | Conscientiousness |
| Helpful | Agreeableness | Extraversion | Agreeableness |
| Not decisive | Conscientiousness | Extraversion | Dominance |
| Imitative | Openness | -- | Extraversion |
| Protective | Conscientiousness | -- | Conscientiousness |
| Not defiant | Agreeableness | Conscien-Agreeableness | Conscientiousness |
| Peaceable | Agreeableness | Conscien-Agreeableness | Dominance/Conscientiousness |
| Patient | Agreeableness | Conscien-Agreeableness | Conscientiousness |
| Not bullying | Agreeableness | Conscien-Agreeableness | Dominance |
| Responsible | Conscientiousness | Conscien-Agreeableness | Conscientiousness |
| Predictable | Conscientiousness | Conscien-Agreeableness | Conscientiousness |
| Impulsive | Extraversion | Conscien-Agreeableness ⁽⁻⁾ | Conscientiousness |
| Calm | Neuroticism | Conscien-Agreeableness | Neuroticism ¹ |
| Generous | Agreeableness | Conscien-Agreeableness | Dominance |
| Prudent | Conscientiousness | Conscien-Agreeableness | Conscientiousness |
| Constant | Conscientiousness | Conscien-Agreeableness | Conscientiousness |
| Stable | Neuroticism | Conscien-Agreeableness | Neuroticism |
| Fearful | Neuroticism | Dominance | Dominance |
| Dominant | Neuroticism | Dominance | Dominance |
| Emotional | Neuroticism | Dominance | Neuroticism |
| Dependent | Neuroticism | Dominance | Dominance |
| Laborious | Openness | Conscien-Openness | Extraversion |
| Intelligent | Openness | Conscien-Openness | Dominance |
| Inventive | Openness | Conscien-Openness | Openness |
| Organized | Conscientiousness | Conscien-Openness | Conscientiousness |
| Constant | Conscientiousness | Conscien-Openness | Conscientiousness |

The reason for the differences found between our results and studies on humans and previous studies with chimpanzees (King and Figueredo, 1997) could be the idiosyncrasy not only of the species, but also of the sample type. For example, the adjectives “friendly” and “affectionate” in humans have connotations of warmth with conspecifics. These are related to the Agreeableness factor in humans (Goldberg, 1990), whereas our study in chimpanzees and King and Figueredo’s (1997) studies with the FFM load in the Extraversion factor. For that reason, the top-down methodology could be controversial because it can include features that are not important or that do not include relevant aspects of the personality in the studied species. On the other hand, in relation to differences due to the sample type, the differences found between Western and non-Western cultures in human FMM studies could be considered (Church and Katigbak, 1989; Narayanan, Menon, and Levine, 1995; Yang and Bond, 1990), but the differences found in chimpanzees associated with sample type (King et al., 2005; Weiss et al., 2007) are more relevant. As we compared our results with a zoological sample, we have to take into account that the sample analyzed in this study is housed in a sanctuary with naturalized enclosures and no exposure to visitors, so the only source of stress is the readjustment of groups. Moreover, the subjects analyzed in this study had been hosted in this center since a mean age of 8.63 years (at the time of the study). So, we could say that they are showing personality patterns more similar to wild members of the species than a zoological sample, although due to the scarcity of studies in this area, a comparison cannot be made. A zoological sample, compared with sanctuary chimpanzees, exhibits more aberrant behaviors and fewer species-typical behaviors (Wobber and Hare, 2011).

In answer to the question of which model is better to assess the personality of sanctuary chimpanzees, we have found that both models are equally valid because both highly coincide with the results obtained for humans and have high levels of total variance and mean reliability for the ICCs. However, it is important to emphasize the brevity of the PEN model in comparison with the FFM. Because of its shorter length, we believe that this type of assessment would be useful in sanctuaries, where the workers cannot devote much time to evaluating the personality of the subjects.

In conclusion, our research demonstrates the validity of the application of both of the human personality models studied in related species such as chimpanzees, indicating that the similarities may possibly be explained as evolutionarily conserved traits. However, we want to highlight that these measures concern chimpanzees housed in a sanctuary. In future research, this type of study should be replicated and extended to include other subjects housed in rescue centers, with large sample sizes, similar to those used in other studies. These considerations could be very important in order to increase the ecological validity of this study and to gain further insight into chimpanzee personalities and their implications for the management and welfare of these rehabilitated animals in sanctuaries.

Acknowledgements: This research has been funded by the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad (HAR2012-32548) and Generalitat de Catalunya AGAUR (2009 SGR-188). The authors wish to thank all the raters for helping in the personality questionnaire assessment. Our thanks as well go to Oluwafunmilayo Folashade for the English revision of this article, and Iván García-Nisa for his statistics and REFA advice.

Received 25 March 2014; Revision submitted 09 October 2014; Accepted 12 October 2014

References

- Borkenau, P., and Ostendorf, F. (1990). Comparing exploratory and confirmatory factor analysis: A study on the 5-factor model of personality. *Personality and Individual Differences, 11*, 515-524.
- Bouchard, T. J., and Loehlin, J. C. (2001). Genes, evolution, and personality. *Behavior Genetics, 31*, 243-273.
- Bradshaw, G. A., Capaldo, T., Lindner, L., and Grow, G. (2008). Building an inner sanctuary: Complex PTSD in chimpanzees. *Journal of Trauma Dissociation, 9*, 57-69.
- Briffa, M., and Weiss, A. (2010). Animal personality. *Current Biology, 20*, R912-R914.
- Brittain, R. S. A., and Corr, J. A. (2009). Determining personality in sanctuary chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Student Summer Scholars*, Paper 21.
- Buirski, P., Kellerman, H., Plutchik, R., Weininger, R., and Buirski, N. (1973). A field study of emotions, dominance, and social behavior in a group of baboons (*Papio anubis*). *Primates, 14*, 67-78.
- Campbell, D. T., and Fiske, D. W. (1959). Convergent and discriminant validation by the multitrait-multimethod matrix. *Psychological Bulletin, 56*, 81-105.
- Chamove, A. S., Eysenck, H. J., and Harlow, H. F. (1972). Personality in monkeys: Factor analyses of rhesus social behaviour. *Quarterly Journal of Experimental Psychology, 24*, 496-504.
- Church, T. A., and Katigbak, M. S. (1989). Internal, external, and self-report structure of personality in a non-Western culture. An investigation of cross-language and cross-cultural generalizability. *Journal of Personality and Social Psychology, 57*, 857-872.
- Costa, P. T., Jr., McCrae, R. R., and Dye, D. A. (1991). Facet scales for agreeableness and conscientiousness: A revision of the NEO personality inventory. *Personality and Individual Differences, 12*, 887-898.
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., and McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters, 7*, 734-739.
- de Waal, F. B. M. (1989). Dominance "style" and primate social organization. In V. Standen and R. A. Foley (Eds.), *Comparative socioecology* (pp. 243-264). Oxford: Blackwell.
- Digman, J. M. (1990). Personality structure: Emergence of the five-factor model. *Annual review of psychology, 41*, 417-440.
- Dingemans, N. J., and Wolf, M. (2010). Recent models for adaptive personality differences: A review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 365*, 3947-3958.
- Eysenck, H. J., and Eysenck, S. (1963). *Eysenck Personality Inventory*. San Diego, CA: Educational and Industrial Testing Service.
- Eysenck, H. J., and Eysenck, S. B. G. (1964). *Manual of the Eysenck Personality Inventory*. London: University of London Press.

- Ferdowsian, H. R., Durham, D. L., Johnson, C. M., Brüne, M., Kimwele, C., Kranendonk, G., . . . Ajarova, L. (2012). Signs of generalized anxiety and compulsive disorders in chimpanzees. *Journal of Veterinary Behavior*, *7*, 353-361.
- Ferdowsian, H. R., Durham, D. L., Kimwele, C., Kranendonk, G., Otali, E., Akugizibwe, T., . . . Johnson, C. M. (2011). Signs of mood and anxiety disorders in chimpanzees. *PLOS ONE*, *6*, e19855.
- Freeman, H. D., Gosling, S. D., and Schapiro, S. J. (2011). Comparison of methods for assessing personality in nonhuman primates. In A. Weiss, J. E. King, and L. Murray (Eds.), *Personality and temperament in nonhuman primates* (pp. 17-40). New York: Springer.
- Freeman, H. D., Brosnan, S. F., Hopper, L. M., Lambeth, S. P., Shapiro, S. J., and Gosling, S. D. (2013). Developing a comprehensive and comparative questionnaire for measuring personality in chimpanzees using a simultaneous top-down/bottom-up design. *American Journal of Primatology*, *75*, 1042-1053.
- Freeman, H. D., and Gosling, S. D. (2010). Personality in nonhuman primates: A review and evaluation of past research. *American Journal of Primatology*, *71*, 1-9.
- Goldberg, L. R. (1990). An alternative “description of personality”: The Big-Five structure. *Journal of Personality and Social Psychology*, *59*, 1216-1229.
- Gorsuch, R. L. (1983). *Factor analysis*. Hillsdale, NJ: L. Erlbaum Associates.
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, *127*, 45-86.
- Gosling, S. D., and John, O. P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*, *8*, 69-75.
- Gosling, S. D., and Vazire, S. (2002). Area we barking up the right tree? Evaluating a comparative approach to personality. *Journal of Research in Personality*, *36*, 607-614.
- Grazlano, W. G., and Ward, D. (1992). Probing the Big Five in adolescence: Personality and adjustment during a developmental transition. *Journal of Personality*, *60*, 425-439.
- Horn, J. (1965). A rationale and test for the number of factors in factor analysis. *Psychometrika*, *30*, 179-185.
- John, O. P., and Srivastava, S. (1999). The Big-Five trait taxonomy: History, measurement, and theoretical perspectives. In L. A. Pervin and O. P. John (Eds.), *Handbook of personality: Theory and research* (Vol. 2) (pp. 102-138). New York: Guilford Press.
- Jung, S., and Lee, S. (2011). Exploratory factor analysis for small samples. *Behavior Research Methods*, *43*, 701-709.
- Jung, S., and Takane, Y. (2008). Regularized common factor analysis. In K. Shigemasu, A. Okada, T. Imaizumi, and T. Hoshino (Eds.), *New trends in psychometrics* (pp. 141-149). Tokyo: Universal Academy Press.
- King, J. E., and Figueredo, A. J. (1997). The five-factor model plus dominance in chimpanzee personality. *Journal of Research in Personality*, *31*, 257-271.
- King, J. E., Weiss, A., and Farmer, K. H. (2005). A chimpanzee (*Pan troglodytes*) analogue of cross-national generalization of personality structure: Zoological parks and an African sanctuary. *Journal of Personality*, *73*, 389-410.

- Konečná, M., Lhota, S., Weiss, A., Urbanek, T., Adamova, T., and Pluhacek, J. (2008). Personality in free-ranging Hanuman langur (*Semnopithecus entellus*) males: Subjective ratings and recorded behavior. *Journal of Comparative Psychology*, *122*, 379-389.
- Konečná, M., Weiss, A., Lhota, S., and Wallner, B. (2012). Personality in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): Temporal stability and social rank. *Journal of Research in Personality*, *46*, 581-590.
- Lilienfeld, S. O., Gershon, J., Duke, M., Marino, L., and de Waal, F. B. M. (1999). A preliminary investigation of the construct of psychopathic personality (psychopathy) in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, *113*, 365-375.
- Martin, J. E. (2005). The influence of rearing on personality ratings of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Applied Animal Behaviour Science*, *90*, 167-181.
- McCrae, R. R., and Costa, P. T. (1999). A five-factor theory of personality. In L. A. Pervin and O. P. John (Eds.), *Handbook of personality theory and research* (pp. 139-153). New York: Guilford Press.
- McCrae, R. R., and Terracciano, A. (2005). Universal features of personality traits from the observer's perspective: Data from 50 cultures. *Journal of Personality and Social Psychology*, *88*, 547-561.
- McCrae, R. R., Zonderman, A. B., Costa, P. T., Bond, M. H., and Paunonen, S. V. (1996). Evaluating replicability of factors in the revised NEO Personality Inventory: Confirmatory factor analysis versus Procrustes Rotation. *Journal of Personality and Social Psychology*, *70*, 552-566.
- Morton, F. B., Lee, P. C., Buchanan-Smith, H. M., Brosnan, S. F., Thierry, B., Paukner, A., . . . Weiss, A. (2013). Personality structure in brown capuchins (*Sapajus apella*): Comparisons with chimpanzees (*Pan troglodytes*), orangutans (*Pongo spp.*), and rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, *127*, 282-298.
- Narayanan, K., Menon, S., and Levine, E. L. (1995). Personality structure: A culture-specific examination of the five-factor model. *Journal of Personality Assessment*, *64*, 51-62.
- O'Connor, B. P. (2000). SPSS and SAS programs for determining the number of components using parallel analysis and Velicer's MAP test. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, *32*, 396-402.
- Penke, L., Denissen, J. J. A., and Miller, G. F. (2007). The evolutionary genetics of personality. *European Journal of Personality*, *21*, 549-587.
- Shrout, P. E., and Fleiss, J. L. (1979). Intraclass correlations: Uses in assessing rater reliability. *Psychological Bulletin*, *86*, 420-428.
- Smith, B. R., and Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality: A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, *19*, 448-455.
- Totusaus, C., and Llorente, M. (2011). *La Personalitat com a indicador de benestar en primats en captivitat. Optimització d'un mètode d'identificació de personalitat en ximpanzés*. Research Report. Fundació Mona. Riudellots de la Selva (Girona, Spain).
- Uher, J. (2008). Comparative personality research: Methodological approaches. *European Journal of Personality*, *22*, 427-455.

- Vazire, S., and Gosling, S. D. (2004). Personality and temperament: A comparative perspective. In M. Bekoff (Ed.), *Encyclopedia of animal behavior* (pp. 818-822). Westport, CT: Greenwood Publishing Group.
- Weiss, A., Inoue-Murayama, M., King, J. E., Adams, M. J., and Matsuzawa, T. (2012). All too human? Chimpanzee and orang-utan personalities are not anthropomorphic projections. *Animal Behaviour*, *83*, 1355-1365.
- Weiss, A., Adams, M. J., and Johnson, W. (2011). The big none: No evidence for a general factor of personality in chimpanzees, orangutans, or rhesus macaques. *Journal of Research in Personality*, *45*, 393-397.
- Weiss, A., Inoue-Murayama, M., Hong, K.-W., Inoue, E., Udono, T., Ochia, T., . . . King, J. E. (2009). Assessing chimpanzee personality and subjective well-being in Japan. *American Journal of Primatology*, *71*, 283-292.
- Weiss, A., King, J. E., and Hopkins, W. D. (2007). A cross-setting study of chimpanzee (*Pan troglodytes*) personality structure and development: zoological parks and Yerkes National Primate Research Center. *American Journal of Primatology*, *69*, 1264-1277.
- Weiss, A., King, J. E., and Perkins, L. (2006). Personality and subjective well-being in orangutans (*Pongo pygmaeus* and *Pongo abelii*). *Journal of Personality and Social Psychology*, *90*, 501-511.
- Wobber, V., and Hare, B. (2011). Psychological health of orphan bonobos and chimpanzees in African Sanctuaries. *PLOS ONE*, *6*, e17147.
- Wolf, M., and Weissing, F. J. (2010). An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *365*, 3959-3968.
- Yang, K., and Bond, H. M. (1990). Exploring implicit theories with indigenous or imported constructs: The Chinese case. *Journal of Personality and Social Psychology*, *58*, 1087-1095.
- Zeigler-Hill, V., and Highfill, L. (2010). Applying the interpersonal circumplex to the behavioral styles of dogs and cats. *Applied Animal Behaviour Science*, *124*(3-4), 104-112.

3.2. Estudio 2

Úbeda, Y., Ortín, S., St. Leger, J., Llorente, M., y Almunia, J. (2018). Personality in captive killer whales (*Orcinus orca*): A rating approach based on the five-factor model. *Journal of Comparative Psychology*, 133(2):252-261. doi: 10.1037/com0000146



Orcas en Marineland, Francia. Yulán Úbeda (2019)

“When we speak of falling in love, of friendship, personal enmity, or jealousy in these or other animals, we are not guilty of anthropomorphism. These terms refer to functionally determined concepts . . .”
(Lorenz 1974 p. 236).

This paper's published version cannot be shared publicly

Úbeda, Y., Ortín, S., St. Leger, J., Llorente, M., y Almunia, J. (2018). Personality in captive killer whales (*Orcinus orca*): A rating approach based on the five-factor model. *Journal of Comparative Psychology*, 133(2):252-261. doi: 10.1037/com0000146

<https://doi.org/10.1037/com0000146>

Supplemental materials: <http://doi.org/10.1037/com0000146.supp>

©2018 American Psychological Association. All rights reserved

Abstract

The comparative study of animal personality has received great interest in recent years. Some studies have analyzed personalities in cetaceans (exclusively in dolphins), but none have analyzed the factorial structure of personality of any species in this order. Our objective was to evaluate a sample of captive killer whales ($n = 24$) adapting one of the most widely used models of personality in humans and nonhuman animals: the five-factor model. A total of 38 personality descriptive adjectives were rated by 55 raters (mainly trainers and curators). Principal components analysis and regularized exploratory factor analysis revealed four statistically significant factors with acceptable standards of interrater reliability and validity, accounting for 49.85% of the variance. The first factor indicated an Extraversion factor, the second one revealed a combined factor of Conscientiousness and Agreeableness, the third one yielded in a Dominance factor, and the fourth one reflected a Careful factor very close to a combination of Conscientiousness and Agreeableness factor. The results were compared with the results obtained for humans and chimpanzees in prior studies. The similarities could be explained as a result of convergent adaptive traits despite a deep evolutionary divergence, adaptation to physically dissimilar environments, and very different neuroanatomical organization

Keywords

Keywords: killer whale,orca,personality,temperament,fivefactormodel

3.3. Estudio 3

Úbeda, Y. Ortin, S. Llorente, M. y Almunia, J. (2019) Welfare of captive killer whales is related with personality and subjective well-being.
Manuscrito enviado para publicación a *Animal Welfare*



Kasatka. Yulán Úbeda (2019)

“Animal welfare encompasses many variables that can be studied scientifically and objectively. However, our decisions about which variables to study, and how to interpret them in terms of an animal’s welfare, involve normative judgements about what we consider better or worse for the quality of life of animals. The resulting assessment of an animal’s welfare will presumably influence, but does not by itself determine, our ethical decisions about how animals ought to be treated. Viewing animal welfare in this way allows us to acknowledge the inherent role of values in the study of animal welfare, while still recognizing that scientific study alone cannot answer ethical questions about animal use.”

(Fraser, 1999 p.180)

This paper has been submitted for publication and it will be embargoed until its publication date

3.4. Estudio 4

Úbeda, Y., Crailsheim, D., Gomara, A., Fatjó, J., Rostán, C., Almunia, J., y Llorente, M. (2019). Diagnosing psychopathologies in ex-pet and ex-performer chimpanzees: A comparative procedure based on the Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders (DSM).

Manuscrito enviado para publicación a *Journal of Comparative Psychology*



Depression. Yulán Úbeda (2019)

“However, rather than using humans as gold standards in comparison with apes, one can do the reverse: use apes and their behavioral irregularities as a point of vision to look at human syndromes. It involves inverting restrictions and admonitions against speciesism and anthropomorphism and adopting a “pongimorphic” slant on psychiatric phenomena in the two species.”

(Fabrega 2006, p.1270)

This paper has been submitted for publication and
it will be embargoed until its publication date

3.5. Estudio 5

Úbeda, Y. y Llorente, M. (2016) Bioética en Primates no humanos. Diagnóstico de trastornos mentales como argumento para un trato ético completo hacia chimpancés utilizados en espectáculos y como mascotas. En libro: El mejoramiento humano. Avances, investigaciones y reflexiones éticas y políticas, Publisher: Editorial Comares, Editors: César Ortega, Andrés Richart Piqueras, Víctor Páramo, Christian Ruiz, pp.761-777. doi: 10.13140/RG.2.1.5021.9280



África. Jesús José Úbeda y Yulán Úbeda (2019)

*“They are considered enough like us to experiment on,
but not enough like us to protect”
(Capaldo y Bradshaw, 2011, p. 5)*

*“The least I can do is speak out for the hundreds of chimpanzees who, right now, sit
hunched, miserable and without hope, staring out with dead eyes from their metal
prisons. They cannot speak for themselves.”
(Lindsey y Goodall, 1999, p. 6)*

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

BIOÉTICA DE PRIMATES NO HUMANOS.

DIAGNÓSTICO DE TRASTORNOS MENTALES COMO ARGUMENTO PARA UN TRATO ÉTICO COMPLETO HACIA CHIMPANCÉS UTILIZADOS EN ESPECTÁCULOS Y COMO MASCOTAS

Yulán Úbeda¹ & Miquel Llorente^{1,2}

*1 Unitat de Recerca i Laboratori d'Etologia, Fundació Mona, Riudellots de la Selva –
Girona, Spain*

*2 Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES), Tarragona,
Spain*

Resumen: Los escasos estudios sobre Psicopatologías de PNH se han desarrollado principalmente en chimpancés utilizados para experimentación biomédica. Por ello, es necesario analizar si pueden encontrarse también estos trastornos en animales utilizados en espectáculos o como mascotas. Consideramos que estos estudios contribuirían a (1) encontrar las terapias adecuadas y (2) a aportar fundamentos éticos que promuevan la finalización de tales usos. Para en consecuencia, (3) crear una regulación legislativa en relación a dichos usos. Sin olvidar, (4) que estos estudios pueden aportar resultados interesantes desde una perspectiva filogenética y comparada, sobre los orígenes evolutivos de la enfermedad mental humana.

Palabras clave: primates, ética, psicopatologías, bienestar

Abstract: So far, the scarce studies of psychopathology in NHP has been mainly focused on chimpanzees used in biomedical research. Therefore, it is necessary to analyze if it can be equally applied in pet or performer chimpanzees. We believe that these studies will contribute to (1) find the right therapies and (2) to provide ethical fundaments that promote the ending of this procedures. To therefore (3), create a legislative regulation regarding such uses. Taking into account finally, (4) that these studies can provide interesting results from a phylogenetic and comparative perspective on the evolutionary origins of human psychopathology.

Keywords: primates, ethics, psychopathologies, welfare.

Estado de la cuestión

Durante mucho tiempo un amplio espectro de capacidades neuropsicológicas han sido consideradas exclusivamente humanas. No obstante, desde hace años numerosas investigaciones han contribuido al conocimiento de las habilidades cognitivas y emocionales de los primates no humanos. Dichos estudios han servido para evidenciar en primates no humanos capacidades como: el uso de herramientas (Goodall, 1980; Nishida & Hiraiwa, 1982), la presencia de cultura (McGrew, 1992; Whiten et al., 1999), la predisposición para la capacidad lingüística (Fouts, 1973, Fouts et al., 1982, 1984), existencia de teoría de la mente (Tomasello, Call & Hare, 2003, Call & Tomasello, 2008), evidencias de autoconsciencia (Bard et al., 2006), presencia de engaño táctico (Flack & de Waal, 2000), constatación de presencia de memoria numérica (Inoue & Matsuzawa, 2007), percepción de un sentido de la justicia (Proctor et al., 2013), cooperación entre individuos (Suchak et al., 2014), muestras de empatía (Preston & de Waal, 2002), apego materno infantil (Kalcher et al., 2008; Bowlby, 1969), o altruismo entre individuos (Warneken et al., 2007), entre otras. Igualmente, se ha revelado que aventajan en ciertas capacidades cognitivas a los humanos, como en el caso de la memoria a corta plazo (Inoue & Matsuzawa, 2007) y en el de habilidades matemáticas como el “juego de inspección” (Martin et al., 2014). Este tipo de trabajos, han servido en última instancia para evidenciar, que los primates no humanos - y en especial los chimpancés - son animales muy complejos con amplias necesidades cognitivo-emocionales.

En relación al bienestar de estos primates en situaciones de cautividad las investigaciones son cada vez más numerosas. Estos trabajos están enfocados principalmente al estudio de variables biológicas, ecológicas y etológicas, en relación a aspectos sanitarios (Weiss et al., 2011), fisiológicos (Behringer et al., 2013), físicos (Rothman et al., 2008), nutricionales (National Research Council of the National Academies, 2003), comportamentales (Hosey 2005), éxito de cría (Shepherdson, 1994), programas de enriquecimiento (Buchanan-Smith 2011), o de manejo (Gold & Maple, 1994), entre otros. No obstante, además de las anteriores, entre la literatura empieza a aparecer un interés por el bienestar psicológico de estos animales (Novak & Suomi, 1988; Wobber & Hare, 2011, Institute for Laboratory Animal Research (U.S.). 1998;

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

Fagen, 2007). Desde esta aproximación, una serie de estudios están evidenciando que además de trastornos comportamentales (Mason 1991; Anderson, 2010 Birkett & Newton-Fisher 2011), los primates pueden desarrollar trastornos mentales homólogos a los del ser humano (Brüne et al., 2006; Brüne, 2009). Siguiendo esta perspectiva comparada se han podido identificar en primates no humanos: trastorno por estrés postraumático (Ferdowsian et al., 2011), trastorno por estrés postraumático complejo (Bradshaw et al., 2008), depresión (Goodall, 1986; Sapolsky et al., 1997; Ferdowsian et al., 2011), trastorno obsesivo-compulsivo (Ferdowsian et al., 2012), trastornos del control de impulsos (Melhman et al., 1994, 1995; Higley et al., 1996), trastornos somatomorfos (Caine & Reite, 1983; de Waal, 1982), psicopatía o trastorno de la personalidad antisocial (de Waal, 1982; Goodall, 1986; Lilienfeld et al., 1989), y ansiedad generalizada (Ferdowsian et al., 2012), entre otros.

Por otra parte, hay que tener en cuenta que un elevado número de estudios han detectado similitudes a nivel neuroanatómico entre primates no humanos y humanos (Gomez-Robles et al., 2014). Entre otras, algunas semejanzas en los sistemas relacionados con las emociones y las motivaciones localizadas a nivel subcortical (MacLean, 1970, Panksepp, 1998). Pero es especialmente importante destacar, que los patrones neuroetológicos y las estructuras neurobiológicas que resultan afectadas por los traumas también se conservan entre especies (Schore 2002; 2003; Bremner, 2005; Bradshaw & Schore, 2007). Estas son fundamentalmente las áreas corticales y subcorticales del hemisferio derecho del cerebro, incluyendo la corteza orbitofrontal derecha, la corteza cingulada anterior, la amígdala, el hipocampo y las áreas posteriores del hemisferio derecho.

A la hora de categorizar los trastornos mentales es importante tener en cuenta los factores a los que haya estado expuesto el individuo además de las manifestaciones que presente. Los posibles desencadenantes de este tipo de trastornos son de origen diverso, entre los que destacan: la separación maternal (Latham & Mason, 2008, Martin, 2002), el aislamiento social (Novak & Suomi, 1991; Sackett, 1970), la cautividad prolongada (Rodríguez-Rodríguez et al., 2010), el ambiente humanizado (Freeman & Ross, 2014; Llorente, et al., 2005; Bradshaw et al., 2009), la privación sensorial (Reisin & Colombo, 2004), el entrenamiento forzado (Mallapur & Choudhury, 2003) o el uso para experimentación biomédica (Bradshaw, et al., 2008, Kalcher et al., 2008, 2013). Además, la propia vulnerabilidad individual (Ijichi et al., 2013) y las condiciones

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

actuales del cautiverio del animal (International Primatological Society, 2007), son otros factores etiológicos a tener en cuenta.

En el caso de los primates en libertad, los desencadenantes para la aparición de trastornos son mucho más limitados y están asociados a situaciones traumáticas específicas. La pérdida parental (Goodall, 1986) o la subordinación debida a la jerarquía social (Sapolsky et al., 1997) son algunas de las más documentadas. Por tanto, la aparición de este tipo de trastornos de conducta depende en gran medida de la experiencia vital de los individuos y de los factores ambientales a los que han estado expuestos (además de los factores biológicos y los factores individuales y psicológicos). Los estudios realizados en este ámbito con chimpancés utilizados como mascotas o en el mundo del espectáculo son escasos. Sin embargo, la historia biográfica de estos animales presenta una serie características etiológicas comunes a las descritas anteriormente (Freeman & Ross, 2014). En primer lugar, los sujetos son separados de sus madres a una edad temprana que apenas supera los meses de edad. Se produce de esta manera, una interrupción del vínculo y apego emocional madre-cría, que en libertad se prolonga durante los primeros cinco años de vida (Goodall, 1986). Además, aquellos individuos que son capturados en libertad presencian la muerte de la madre y el resto de componentes del grupo (Teleki 1980). En segundo lugar, estos animales viven en un ambiente muy humanizado, siendo cuidados por personas que carecen de la experiencia y el conocimiento necesario para mantener a estos animales en unas condiciones básicas de bienestar y salud. La extrema humanización supone criar y tratar a estos primates como a niños humanos, tanto en lo que a aspectos de alimentación (p.e. comer en la mesa) como por ejemplo de rutinas (p.e. llevar ropa) se refiere. En relación con los chimpancés utilizados en el mundo del espectáculo, participan frecuentemente en actividades como la realización de películas, programas televisivos, anuncios, espectáculos circenses o reclamos turísticos, entre otros. En estos casos, pueden ser sometidos a entrenamientos forzados, que en ocasiones incluyen maltrato físico. Además, durante todo este periodo, los sujetos suelen permanecer aislados del contacto con otros individuos de su especie. Por último, cuando los sujetos tienen entre 5 y 7 años de edad, suelen ser retirados del núcleo familiar o de las actividades comerciales, debido a que su fuerza y tamaño pueden resultar peligrosos (McCann et al., 2007). El consecuente aislamiento se produce en habitaciones o jaulas de reducidas dimensiones, donde carecen de los estímulos sensoriales y sociales mínimos para poder cubrir las

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

necesidades etológicas básicas. Este cautiverio en aislamiento y privación en muchas ocasiones perdura hasta el fallecimiento del individuo. Sin embargo, en el mejor de los casos, estos animales tendrán la oportunidad de ser rescatados y realojados en un centro de recuperación u otro tipo de núcleo zoológico.

Como vemos, los animales utilizados para el mundo del espectáculo o como mascotas están expuestos a una serie de factores que pueden derivar en la aparición de trastornos mentales o problemas de comportamiento.

Criterios para la evaluación psiquiátrica en animales

Los criterios para poder realizar una correcta evaluación psiquiátrica o del perfil psicopatológico en animales no-humanos están claramente establecidos. La sintomatología se califica como patológica cuando los estados de comportamiento y psicológicos son (1) relativamente persistentes y se muestran exclusivos de cualquier contexto específico; (2) provocan una interrupción o un cambio significativo en la trayectoria vital de un individuo; (3) constituyen un estrés psicológico y somático identificable; y/o (4) constituyen importantes alteraciones de comportamiento en relación con una norma aceptada (Fabrega, 2006). Hasta la fecha, los chimpancés sometidos a experimentación biomédica han sido el tipo de muestra sobre los que únicamente se han evaluado de manera completa los posibles trastornos mentales. Los estudios que constatan la ineficacia de dicha especie como modelo de investigación biomédica (Institute of Medicine 2011a, 2011b), junto con las similitudes neuroanatómicas y cognitivo-emocionales evidenciadas, así como el diagnóstico de trastornos mentales en dichos sujetos, se han traducido en una drástica disminución del número de chimpancés destinados para tales fines en Estados Unidos (Capaldo et al., 2012; de Waal, 2012). No obstante, en relación a los chimpancés utilizados como mascotas o para el entretenimiento, no se han llevado hasta la fecha estudios de diagnóstico de este tipo de trastornos. Resultaría primordial evaluar este tipo de perfiles psicopatológicos con el fin de asegurar un correcto tratamiento, además de aportar datos científicos y objetivos que promuevan una correcta regulación jurídica del comercio, tenencia y uso de estas especies.

Aplicaciones del estudio de psicopatologías en PNH

El interés acerca del estudio de trastornos mentales en primates es de origen diverso. Por una parte, (I) es una oportunidad para profundizar en las raíces evolutivas del comportamiento humano. Por tanto, tales estudios pueden aportar resultados novedosos e interesantes desde un punto de vista comparado, sirviendo como modelo animal para este tipo de desórdenes (Brune et al., 2006; Brune 2009), especialmente al utilizar herramientas de evaluación idénticas a la de los humanos (Bradshaw et al., 2008, 2009; Ferdowsian et al., 2011, 2012). Uno de los objetivos principales de este tipo de estudios (II), es que pueden ser aplicados para favorecer la mejora del bienestar de estos primates alojados en santuarios o zoológicos. Así pues, tras una correcta evaluación del trastorno, se podría proceder a la búsqueda del tratamiento psicoterapéutico (Bradshaw et al., 2008; Brune et al., 2004) e incluso el psicofarmacológico (Brune et al., 2004) más adecuado para dichos individuos. Por otra parte, (III) el interés de este tipo de investigaciones reside en la necesidad de denunciar las condiciones a las que se ven sometidos muchos primates mantenidos en cautividad. Según la cual están a expuestos a situaciones estresantes tales como su tenencia como mascotas, la utilización en laboratorios de experimentación biomédica, el uso en el mundo del espectáculo e incluso condiciones sub-óptimas en determinados zoológicos. El reconocimiento del daño sobre el bienestar psicológico y emocional en los primates sujetos a tales fines, ayudaría por tanto a evidenciar el maltrato derivado de este tipo de prácticas y a fundamentar éticamente su regulación (Capaldo & Bradshaw, 2011). E incluso, dada la similitud en cuanto a diagnóstico y capacidades psicológicas, implícitamente podrían aplicarse similares criterios éticos y legales a los desarrollados para proteger el bienestar y la dignidad humana (Quigley, 2007). Si analizamos la situación jurídica en nuestro país, además del CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres), encontramos la ley nacional de protección animal (artículos 337.1 a 337.4, del Código Penal), según la cual se establecen penas de cárcel e inhabilitación para el ejercicio de la profesión, oficio o comercio que tenga relación con los animales, si se maltrata a un animal causándole la muerte o lesiones que menoscaben gravemente su salud. Son diversos los problemas que plantea la legislación actual. El primero de ellos radica en una definición inexacta sobre qué supone “dañar gravemente su salud”, al omitir el daño psicológico. El segundo, hace referencia a la

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

disparidad de consensos derivada de las leyes de Protección Animal desarrolladas por cada Comunidad Autónoma. Existe a la vez una Ley Nacional de Animales Potencialmente Peligrosos (Ley 50/1999, de 23 de diciembre, sobre el régimen jurídico de la tenencia de animales potencialmente peligrosos) donde de nuevo, cada Comunidad Autónoma articula su propia legislación. En relación a los primates, el Real decreto 1881/1994, de 16 de septiembre, impide su tenencia en manos de particulares. En cualquiera de los casos dichas leyes y decretos no regulan su uso a mano de particulares. Por otra parte, en el año 2006 el *Proyecto Gran Simio* defendió una proposición No de Ley ante el congreso de los diputados para que se legislara una Ley de Grandes Simios en España que prohibiera su utilización en espectáculos y su tenencia como mascotas. No obstante, si bien en 2008 se aprobó esa proposición No de Ley, pasaron los dos años de plazo sin ser incluida en el orden del día de ninguna Comisión de Medio Ambiente. Por último (IV), hay que tener en cuenta también, que además del malestar directo provocado como consecuencia de su uso equivocado, la utilización de primates con fines comerciales se traduce en percepciones erróneas a nivel de conservación y manejo. En el caso de los chimpancés que son utilizados como mascotas o actores, diversos trabajos (Ross et al., 2008, 2011; Schroepfer et al., 2011) han evidenciado que (a) los chimpancés son considerados por el público con un estado de conservación menos crítico que el que le corresponde (catalogados como "Amenazados" según la lista roja del UICN, listado en el Apéndice I del CITES y en la Case A bajo la convención africana (Oates et al., 2008)); y además (b), son percibidos de manera errónea como animales fácilmente manejables como si de una especie doméstica se tratase. Conviene recordar que la tenencia de dichos animales supone también un riesgo para la salud y la seguridad pública (McCann et al., 2007). Este tipo de estudios evidencian por tanto, que la forma en la que los chimpancés son retratados en los medios puede influir en el apoyo a los esfuerzos de conservación *in-situ* y a la percepción de los mismos como mascotas. La aparición del convenio CITES no ha conseguido que todavía en el siglo XXI se extinga completamente la comercialización de chimpancés, por lo que el posible efecto negativo de estas representaciones por parte de los medios de comunicación, es digna a tener en cuenta. Además, estudios como el que nos ocupa demuestran el tipo de traumas derivados de tales usos, proporcionando un apoyo empírico a las organizaciones científicas y de conservación que están pidiendo el fin del uso de chimpancés en la industria del entretenimiento.

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

Por último, hay que tener en cuenta que tras ser requisados a sus anteriores propietarios, estos sujetos suelen terminar sus días en centros de recuperación o santuarios que deben asumir de por vida los costes derivados de su rehabilitación y cuidado. Tales costes derivados del mantenimiento y cuidado de un chimpancé pueden ascender a más de 7.000 euros/año (Llorente, 2014). Por tanto, sería necesario por parte de las administraciones públicas la aplicación de penalizaciones económicas a los propietarios, con la finalidad de obtener fondos para la manutención de los individuos y además promover la extinción de este tipo de usos.

Direcciones futuras

Como conclusión, en relación con las direcciones futuras a investigar en el ámbito que nos ocupa cabe destacar que (a) es necesario determinar los posibles trastornos mentales que desarrollan los primates utilizados como mascotas o en el mundo del espectáculo para, (b) poder encontrar el tratamiento adecuado. En consecuencia (c) es necesario la creación de medidas legislativas que regulen la tenencia y uso de estos animales. Por otra parte, hasta la fecha los estudios de trastornos mentales, así como la regulación, han sido llevados a cabo principalmente con chimpancés del ámbito biomédico. No obstante, este tipo de estudios y actuaciones deberían extenderse también a otros primates que son sometidos a experimentación biomédica (d), como es el caso de los macacos Rhesus. Pero además, (e) este tipo de análisis deberían extrapolarse a todo tipo de animales expuestos a situaciones de abuso o maltrato con el fin de no caer en una protección de tipo especista. Finalmente (f), es especialmente importante la labor de difusión de dichos resultados, con el fin de concienciar y educar a la sociedad sobre los problemas derivados de este tipo de usos en los primates.

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

Bibliografía

- Anderson, James R. (2010). Behavioral Pathologies in Nonhuman Primates. En: Koob G.F., Le Moal M. and Thompson R.F. (eds.) *Encyclopedia of Behavioral Neuroscience*, volume 1, (pp. 139–144). Oxford: Academic Press.
- Bard, Kim A.; Todd, Brenda K.; Bernier, Chris; Love, Jennifer y Leavens, David A. (2006). Self-awareness in human and chimpanzee infants: What is measured and what is meant by the mark and mirror test? *Infancy*, 9(2), 191-219.
- Behringer, Verena; Borchers, Claudia; Deschner, Tobias; Möstl, Erich; Selzer, Dieter y Hohmann, Gottfried. (2013). Measurements of salivary alpha amylase and salivary cortisol in hominoid primates reveal within-species consistency and between-species differences. *PlosOne* 8(4), e60773
- Birkett, Lucy P. y Newton-Fisher, Nicholas E. (2011). How Abnormal Is the Behaviour of Captive, Zoo-Living Chimpanzees? *PlosOne* 6(6): e20101.
- Bowlby, John (1969). *Attachment and Loss*, vol. 1, Attachment, New York: Basic.
- Bradshaw, Gay A.; Capaldo, Theodora; Lindner, Lorin y Grow, Gloria. (2008). Building an inner sanctuary: Complex PTSD in chimpanzees. *Journal of Trauma and Dissociation*, 9(1), 9-34.
- Bradshaw, Gay A.; Capaldo, Theodora; Lindner, Lorin y Grow, Gloria. (2009). Developmental Context Effects on Bicultural Posttrauma Self Repair in Chimpanzees. *Developmental Psychology*, 45, 1376-1388.
- Bradshaw, Gay. A. y Schore, Allan N. (2007). How Elephants are Opening Doors: Developmental Neuroethology, Attachment and Social Context. *Ethology*, 113, 426–436.
- Bremner, J. Douglas. (2005). Effects of traumatic stress on brain structure and function: relevance to early response. *Journal of Trauma and Dissociation*, 6(2), 51-68.
- Brüne, Martin; Brüne-Cohrs, Ute; McGrew, William C. y Preuschoft, Signe. (2006). Psychopathology in great apes: Concepts, treatment options and possible homologies to human psychiatric disorders. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30, 1246–1259

- Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.
- Brüne, Martin (2009). Are psychiatric disorders specifically human? German.[Sind psychische Störungen etwas spezifisch Menschliches?] *Nervenarzt*, 80, 252–262.
- Brüne, Martin; Brüne-Cohrs, Ute y McGrew, William (2004). Psychiatric treatment for great apes? *Science*, 306, 2039.
- Buchanan-Smith, Hannah M. (2011). Environmental Enrichment for Primates in Laboratories. *Advances in Science and Research, Open Access Proceedings*, 5, 41-56.
- Caine, N. G. y Reite, M. (1983). Infant abuse in captive pigtailed macaques: Relevance to human child abuse. En M.Reite & N. G. Caine (Eds), *Child abuse: The Non-human Primate data*. New York: Liss.
- Call, Josep y Tomasello, Michael (2008). Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(5),187–192.
- Capaldo, Theodora; Bailey, Jarrod y Groff, Katherine (2012). Implementing the CHIMP Act: The Case for federally Promulgated Criteria to Immediately Retire Chimpanzees from Laboratories to Sanctuary. *Journal of Animal Welfare Law*, Autumn 2012/Winter 2013
- Capaldo, Theodora y Bradshaw, Gay A. (2011). The bioethics of great ape well-being Psychiatric injury and duty of care. Ann. Arbor, MI: Animals and Society Institute.
- de Waal, Frans B.M. (1982). *Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- de Waal, Frans B.M. (2012). Research Chimpanzees May Get a Break. *PLoS Biology* 10(3), e1001291.
- Fabrega, Horacio (2006). Making sense of behavioral irregularities of great apes. *Neuroscience & Biobehavioral Review*, 30, 1260-1279.
- Fagen, Ariel, "Assessing the Psychological Well-being of Chimpanzees" (2007). Honors Theses - All. Paper 28.

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

Ferdowsian, Hope R.; Durham, Debra L.; Kimwele, Charles; Kranendonk, Godelieve; Otali, Emily; Akugizibwe, Timothy; Mulcahy, J.B.; Ajarova, Lilly y Johnson, Cassie M. (2011). Signs of Mood and Anxiety Disorders in Chimpanzees. *PLoS ONE* 6(6): e19855.

Ferdowsian, Hope R.; Durham, Debra L.; Johnson, Cassie M.; Brüne, Martin; Kimwele, Charles; Kkranendonk, Godelieve; Otali, Emily; Akugizibwe, Timothy; Mulcahy, J.B. y Ajarova, Lilly (2012). Signs of generalized anxiety and compulsive disorders in chimpanzees. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*. 7, 353-61.

Flack, Jessica C. y de Waal, Frans B.M. (2000). “Any animal whatever:” Darwinian building blocks of morality in monkeys and apes. *Journal of Consciousness Studies*, 7, 1–29.

Fouts, Roger S. (1973). Acquisition and testing of gestural signs in four young chimpanzees. *Science*, 180, 978-980.

Fouts, Roger S.; Fouts, Deborah H. y Schoenfeld, Donna. (1984). Sign language conversational interaction between chimpanzees. *Sign Language Studies*, 42, 1-12.

Fouts, Roger S.; Hirsch, Alan D. y Fouts, Deborah H. (1982). Cultural transmission of a human language in a chimpanzee mother-infant relationship. En H. E. Fitzgerald, J. A. Mullins & P. Page (Eds.), *Psychobiological perspectives: Child nurturance*, (Vol. 3,(159-193). New York: Plenum Press.

Freeman, Hani D. y Ross, Stephen R. (2014). The impact of atypical early histories on pet or performer chimpanzees. *PeerJ*: e579.

Gold, Kenneth C. y Maple, Terry L. (1994). Personality assessment in the gorilla and its utility as a management tool. *Zoo Biology*, 13, 509–522.

Gomez-Robles, Aida; Hopkins, William D. y Sherwood, Chet C. (2014). Modular structure facilitates mosaic evolution of the brain in chimpanzees and humans. *Nature Communications*.

- Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.
- Goodall, Jane (1980). Tool-using in primates and other vertebrates. En Lehrman DS, Hinde RA, Shaw E (Eds): *Advances in the Study of Behavior*. New York, Academic Press, 1980, vol 3, (pp 195-429).
- Goodall, Jane (1986). *The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior*. Belknap Press of Harvard University Press
- Higley James D; King S, Jr, Hasert M, Champoux, Maribeth; Suomi, Stephen J. y Linnoila, Markku. (1996). Stability of interindividual differences in serotonin function and its relationship to severe aggression and competent social behavior in rhesus macaque females. *Neuropsychopharmacology*. 14, 67–76.
- Hosey, Geoffrey R. (2005). How does the zoo environment affect the behavior of captive primates?. *Applied Animal Behaviour Science*, 109, 105-27.
- Ijichi, Carrie L.; Collins, Lisa M. y Elwood, Robert W. (2013). Evidence for the role of personality in stereotypy predisposition. *Animal Behaviour*. 85, 1145-1151.
- Inoue, Sana. y Matsuzawa, Tetsuro. (2007). Working memory of numerals in chimpanzees, *Current Biology*, 17(23), R1004-R1005.
- Institute for Laboratory Animal Research (U.S.). (1998). *The psychological well-being of nonhuman primates*. Washington, D.C: National Academy Press.
- Institute of Medicine. (2011a). *Chimpanzees in Biomedical and Behavioral Research: Assessing the Necessity*. The National Academies Press.
- Institute of Medicine. (2011b). *IOM Public Workshop of the Committee on the Use of Chimpanzees in Biomedical and Behavioral Research*. Washington, D.C.
- International Primatological Society (IPS). (2007). *IPS International Guidelines for the Acquisition, Care and Breeding of Nonhuman Primates*.
- Kalcher, Elfriede; Franz, Cornelia; Crailsheim, Karl, y Preuschoft, Signe. (2008). Differential onset of infantile deprivation produces distinctive long-term effects in adult ex-laboratory chimpanzees. *Developmental Psychobiology*, 50, 777-788.
- Kalcher-Sommersguter, Elfriede; Franz-Schaidler, Cornelia; Preuschoft, Signe y Crailsheim, Karl. (2013). Long-term evaluation of abnormal behavior in adult

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

ex-laboratory chimpanzees (*Pan troglodytes*) following re-socialization. *Behavioral Sciences*, 3, 99-119.

Latham, Naomi R. y Mason, G.J. (2008). Maternal separation and the development of stereotypies: a review *Applied Animal Behaviour Science*, 110, 84 - 108.

Lilienfeld, Scott O.; Gershon, Jonathan; Duke, Marshall; Marino, Lori; de Waal, Frans B. M. (1999). A preliminary investigation of the construct of psychopathic personality (psychopathy) in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, Vol 113(4), 365-375.

Llorente, M. (2014). Humanizando chimpancés: Salud mental y bienestar en primates no humanos. SciLogs. Recuperado de www.investigacionyciencia.es

Llorente, Miquel, Feliu, Olga, Carbonell, Eudald, Mosquera, Marina, Riba, David, Lorenzo, C., et al. (2005). Mona Project: rehabilitation, resocialisation and dehumanisation of state owned primates. *Folia Primatologica*, 76(1), 55-56.

MacLean, Paul D. (1970). The triune brain, emotion and scientific bias. En F. O. Schmitt, Ed., *The Neurosciences: Second Study Program*. New York: Rockefeller University Press, (pp. 336-348).

Mallapur, Avanti y Choudhury, B. C. (2003). Behavioral abnormalities in captive non-human primates. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 6, 275–284.

Martin, Joanne E. (2002). Early life experiences: activity levels and abnormal behaviours in captive chimpanzees. *Animal Welfare*, 11, 419-436.

Martin, Christopher Flynn; Bhui, Rahul; Bossaerts, Peter; Matsuzawa, Tetsuro y Camerer, Colin. (2014) Chimpanzee choice rates in competitive games match equilibrium game theory predictions. *Scientific Reports*, 4, 2045-2322.

Mason, Georgia J. (1991). Stereotypies: a critical review. *Animal Behaviour*, 41, 1015–1037.

McCann, Colleen; Buchanan-Smith, Hannah; Jones-Engel, Lisa; Farmer, Kay; Prescott, Mark; Fitch-Snyder, Helena y Taylor, Silvia. (2007). IPS international guidelines for the acquisition care and breeding of nonhuman primates. International Primatological Society. Available at

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

http://www.internationalprimatologicalsociety.org/docs/IPS_International_Guidelines_for_the_Acquisition_Care_and_Breeding_of_Nonhuman_Primates_Second_Edition_2007.pdf .

McGrew WC. (1992). *Chimpanzee material culture: implications for human evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Mehlman, Patrick T; Higley, S. Dee; Faucher, I; Lilly, A. A.; Taub, David M.; Vickers, James et al. (1994). Low CSF 5-HIAA concentrations and severe aggression and impaired impulse control in non-human primates. *American Journal of Psychiatry*, 151,1485–1491.

National Research Council of the National Academies. (2003). *Nutrient requirements of nonhuman primates: Second revised edition*: National Academies Press.

Nishida, Toshisada, y Hiraiwa, Mariko. (1982). Natural history of a tool- using behaviour by wild chimpanzees in feeding upon wood-boring ants. *Journal of Human Evolution*, 11,73- 99.

Novak, Melinda A. y Suomi, Stephen J. (1988). Psychological well-being of primates in captivity. *American Psychologist*, 43, 765-773

Novak, Melinda A.y Suomi, Stephen J. (1991). Social interaction in nonhuman primates: An underlying theme for primate research? *Laboratory Animal Science*, 41, 308-314.

Oates, J.F., Tutin, C.E.G., Humle, T., Wilson, M.L., Baillie, J.E.M., Balmforth, Z., Blom, A., Boesch, C., Cox, D., Davenport, T., Dunn, A., Dupain, J., Duvall, C., Ellis, C.M., Farmer, K.H., Gatti, S., Greengrass, E., Hart, J., Herbinger, I., Hicks, C., Hunt, K.D., Kamenya, S., Maisels, F., Mitani, J.C., Moore, J., Morgan, B.J., Morgan, D.B., Nakamura, M., Nixon, S., Plumptre, A.J., Reynolds, V., Stokes, E.J. & Walsh, P.D. (2008). *Pan troglodytes*. IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org

Panksepp, Jaak. (1998) *Affective neuroscience: The foundations of human and animal emotions*. New York: Oxford University Press.

- Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.
- Preston, Stephanie D. y de Waal, Frans B.M. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and Brain Sciences*, 25(1), 1-20.
- Proctor, David; Williamson, Rebecca A; de Waal, Frans B.M., y Brosnan, Sarah F. (2013). Chimpanzees play the ultimatum game. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110(6):2070–2075.
- Quigley, Morgan. (2007). Non-human primates: The appropriate subjects of biomedical research? *Journal of Medical Ethics*, 33(11), 655-658.
- Reisin, Hernan D. y Colombo, Jorge A. (2004). Glial changes in primate cerebral cortex following long-term sensory deprivation. *Brain Res.* 1000, 179–182.
- Rodríguez-Rodríguez, Alejandra; Llorente, Miquel; Feijoo, Laura y Feliu, Olga. (2010). Consecuencias de la privación social sobre el proceso de resocialización de chimpancés: un estudio de caso. Paper presented at the XIII Congreso Nacional y X Iberoamericano de Etología, Ciudad Real (Spain). Rodríguez-Rodríguez et al., 2010
- Ross, Stephen R; Lukas, Kristen E; Lonsdorf, Elisabeth V; Stoinski, Tara S; Hare, Brian; Shumaker, Robert W. y Goodall, Jane. (2008). Inappropriate use and portrayal of chimpanzees. *Science* 319: 1487.
- Ross, Stephen R; Vreeman, Vivian M. y Lonsdorf, Elisabeth V. (2011) Specific image characteristics influence attitudes about chimpanzee conservation and use as pets. 6. (7).*PLoS One*. e22050 p.
- Rothman, Jessica M; Chapman, Colin A; Twinomugisha, Denis; Wasserman, Michael D.; Lambert, Joanna E. y Goldberg, Tony L. (2008). Measuring physical traits of primates remotely: the use of parallel lasers. *American Journal of Primatology*, 70, 1191-1195.
- Sackett, Gene P. (1970). Unlearned responses, differential rearing experiences, and the development of social attachments by rhesus monkeys. En: Rosenblum LA (ed) *Primate behavior: Developments in fields and laboratory research*, vol. 1. Academic Press, New York, pp 111–140

- Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Trastorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.
- Sapolsky, Robert; Alberts, Susan C. y Altmann, Janne. (1997). Hypercortisolism associated with social isolation among wild baboons. En: *Archives of general Psychiatry* 54, 1137-1143.
- Schore, Allan N. (2002). Dysregulation of the right brain: a fundamental mechanism of traumatic attachment and the psychopathogenesis of posttraumatic stress disorder. *Australian and New Zealand Journal of Psychiatry*, 36, 9-30.
- Schore, Allan N. (2003) *Affect dysregulation and disorders of the self*: Mahwah, N.J.: Erhbaum.
- Schroepfer, Kara K; Rosati, Alexandra G; Chartrand, Tania y Hare, Brian (2011). Use of “Entertainment” Chimpanzees in Commercials Distorts Public Perception Regarding Their Conservation Status. *PLoS ONE* 6(10): e26048.
- Shepherdson, David J. (1994). The role of environmental enrichment in the captive breeding and re-introduction of endangered species. En: P.J.S. Olney, G.M. Mace and A.T.C. Feistner (eds.), *Creative Conservation: Interactive Management of Wild and Captive Animals*, pp. 167-177, Chapman and Hall, London.
- Suchak, Malini; M. Eppley, Timothy W.; Campbell, Matthew y de Waal, Frans B.M. (2014). Ape duos and trios: spontaneous cooperation with free partner choice in chimpanzees. *PeerJ*, 2: e417.
- Teleki, Geza. (1980). Hunting and Trapping Wildlife in Sierra Leone: Aspects of Exploitation and Exportation. Unpublished report for Office of President, Sierra Leone.
- Tomasello, Michael; Call, Josep y Hare, Brian. (2003). Chimpanzees understand psychological states – The question is which ones and to what extent. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(4), 153–156.
- Warneken, Felix; Hare, Brian; Melis, Alicia P.; Hanus, Daniel y Tomasello, Michael (2007). Spontaneous Altruism by Chimpanzees and Young Children. *PLoS Biol* 5(7): e184.

Bioética de Primates no Humanos. Diagnóstico de Transtorno Mentales como Argumento para un trato Ético Completo hacia Chimpancés Utilizados en Espectáculos y como Mascotas.

Weiss, Alexander; Adams, Mark J. y King, James E. (2011). Happy orang-utans live longer lives. *Biology Letters* 7(6), 872–874.

Whiten, Andrew; Goodall, Jane; McGrew, William C.; Nishida, Toshisada; Reynolds, Vernon; Sugiyama, Yukimaru; Tutin, Caroline E.G.; Wrangham, Richard W. y Boesch, Christophe. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature* 399, 682–685.

Wobber, Victoria y Hare, Brian. (2011). Psychological Health of Orphan Bonobos and Chimpanzees in African Sanctuaries. *PLoS ONE* 6(6): e17147

4. DISCUSIÓN GENERAL, CONCLUSIONES Y DIRECCIONES FUTURAS

4.1. Discusión general

La perspectiva comparada al estudio del comportamiento resulta fundamental para comprender los mecanismos evolutivos que han ido moldeando nuestra conducta, cognición y emoción. A lo largo de la presente Tesis hemos pretendido abordar desde esta perspectiva cuatro constructos clave en nuestra especie: la personalidad, el bienestar, la felicidad y los trastornos mentales. Dichos constructos resultan especialmente interesantes porque conforman no solo la identidad de un individuo, sino también los constructos psicológicos característicos de una especie. Por ello, hemos estudiado a dos especies que comparten con el ser humano una elevada complejidad etológica, social, cognitiva y emocional¹¹: los chimpancés y las orcas. Investigando ambas especies, podemos detectar las similitudes y las diferencias que mantienen con los humanos para así establecer hipótesis sobre la evolución de las características psicológicas estudiadas en la presente Tesis.

La discusión general de esta Tesis doctoral tendrá la siguiente estructura: En el primer apartado, (4.1.1) se analizará individualmente y de manera breve, la discusión para cada uno de los estudios presentados como parte de esta Tesis doctoral; a continuación, (4.1.2) se discutirán las nuevas herramientas aplicadas en el estudio, en relación a su validez, fiabilidad y resultados obtenidos; en el siguiente apartado, (4.1.3) se reflexionará sobre las especies utilizadas en la investigación; por último (4.1.4), y como parte de una discusión conjunta, se abordarán las similitudes encontradas entre ambas especies para cada uno de los ámbitos analizados en esta Tesis doctoral desde una perspectiva evolutiva y comparada.

4.1.1. Discusión de los estudios realizados en la Tesis doctoral

En el primer estudio (*Personality in sanctuary-housed chimpanzees: A comparative approach of psychobiological and penta-factorial human models*), hemos detectado una clara estructura de personalidad en chimpancés a través de las dos herramientas de evaluación utilizadas. En primer lugar, según la adaptación del modelo de los Cinco Factores (FFM, por sus siglas en Inglés) se han determinado 4 factores de personalidad. En segundo lugar, a través del modelo psicobiológico de Eysenck (PEN, por sus siglas en Inglés) —aplicado por primera vez en chimpancés— hemos identificado 3 componentes de personalidad. En ambos casos —y con niveles elevados de fiabilidad y validez— los resultados son similares a los obtenidos para humanos.

Los resultados obtenidos para FFM evidenciaron cuatro factores: Dominancia, Extraversión, Responsabilidad-Amabilidad y Responsabilidad-Apertura. Aunque en nuestro estudio, algunos de los factores se han combinado (ejemplo: Responsabilidad-amabilidad= responsabilidad + amabilidad), son coincidentes con los factores más comúnmente obtenidos para chimpancés: Dominancia, Extraversión, Amabilidad y Responsabilidad (King y Weiss, 2011). Sin embargo, difieren en el número de factores obtenidos con otros estudios en chimpancés, que a partir del FFM identifican 6 factores para la especie (p.e., King y Figueredo, 1997; King y Landau, 2003; Pederson et al., 2005; Weiss, King y Figueredo, 2000). No obstante, dichos estudios fueron llevados a cabo con chimpancés de zoológico, a diferencia de nuestro estudio desarrollado con chimpancés de santuario. Por tanto, las diferencias encontradas en el número y

¹¹ Véanse capítulos 1.7.4.2 y 1.7.4.3.

composición de los factores de nuestra investigación, podrían deberse al tipo de muestra que hemos utilizado para nuestro estudio (King, Weiss y Farmer, 2005; Weiss, King y Hopkins, 2007). Por su parte, los resultados obtenidos para PEN en chimpancés revelaron 3 factores: Extraversión, Neuro-psicoticismo y Dominancia. Al igual que para la teoría de FFM, se detectó un factor combinado (Neuro-psicoticismo= neuroticismo y psicoticismo) y un factor idiosincrático para la especie (Dominancia). El interés de este modelo radica no solo en su novedad, sino también en la brevedad de su evaluación — el cuestionario está compuesto únicamente por doce adjetivos—. Este último aspecto hace que pueda resultar una herramienta especialmente interesante para los cuidadores de zoológicos y santuarios que no disponen de mucho tiempo (Tetley y O'Hara, 2012; Watters y Powell, 2012).

Dado que chimpancés y humanos presentan una gran proximidad filogenética (Raaum, Sterner, Noviello, Stewart y Disotell, 2005; Steiper y Young, 2006), las similitudes entre ambos perfiles de personalidad podrían ser explicadas como rasgos homólogos (King y Figueredo, 1997; King y Weiss, 2011; Uher, 2011; Weiss, Adams, Widdig, et al., 2011). En ambos modelos —FFM y PEN— los factores de Dominancia y Extraversión se mantuvieron, coincidiendo con dos de los componentes de la personalidad más ampliamente descritos en chimpancés (King y Weiss, 2011). Asimismo, ambos modelos identificaron componentes de personalidad especie-específicos ligeramente diferentes a los de humanos, ya que los adjetivos que definen un factor pueden variar entre especies (King y Weiss, 2011; Uher, 2011; Weiss et al., 2006).

A través del segundo estudio (*Personality in captive killer whales (Orcinus orca): A rating approach based on the Five-Factor Model*), hemos podido constatar la presencia de una estructura de personalidad en orcas formada por cuatro factores: Extraversión, Responsabilidad-amabilidad, Dominancia y Cuidado. Los tres primeros factores identificados, coinciden con los factores más comúnmente documentados en chimpancés: Dominancia, Extraversión, Responsabilidad y Amabilidad (King y Weiss, 2011). Dicha similitud podría reflejar que al igual que para chimpancés, estos aspectos también podrían ser importantes para las orcas desde una perspectiva ecológica (Dall, Houston y McNamara, 2004; Wolf y Weissing, 2012).

A pesar de que hay aproximadamente unas 35 especies diferentes de cetáceos mantenidos en cautividad (May, 1998), los estudios realizados en estos entornos son muy escasos (Hill y Lackups, 2010). En concreto, las investigaciones de personalidad en este Orden son realmente limitadas, estando fundamentalmente enfocadas a un escaso número de estudios en delfines (para una revisión véase Frick, de Vere y Kuczaj, 2017). No obstante, ninguna de estas investigaciones ha utilizado técnicas de reducción de datos (como un análisis factorial) para determinar cuál es la estructura de personalidad de la especie. Ello además impide compararlas estructuras de personalidad de las diferentes especies del Orden de los cetáceos (Hill et al., 2017). Únicamente una reciente Tesis doctoral de personalidad en belugas (*Delphinapterus leucas*)¹², ha aplicado una reducción de datos a los comportamientos recogidos (Brown, 2018). No obstante, el estudio fue realizado con crías, por lo que tanto los datos comportamentales recogidos (relacionados fundamentalmente con aspectos como las interacciones con la madre, juego, exploración o independencia, entre otros), como los factores de

¹² Publicada posteriormente al estudio que nos ocupa

personalidad obtenidos, están estrechamente relacionados con el tipo de muestra de estudio, dificultando por tanto su comparación con otros cetáceos. Por tanto, y debido a las similitudes cognitivas, neuroanatómicas y vitales¹³ compartidas entre primates y cetáceos, los datos de la estructura de personalidad de orcas obtenidos en nuestro estudio fueron comparados con primates (chimpancés y humanos). Esta perspectiva comparada, evidenció a través de los resultados obtenidos, que dichas similitudes podrían sumarse a los estudios que las argumentan como convergencias entre ambos Órdenes¹⁴.

Por medio del tercer estudio (*Welfare of captive killer whales is related with personality and subjective well-being*), se determinó la relación entre personalidad, bienestar y felicidad en orcas. Se encontró que las orcas con una personalidad más Dominante, son más felices y presentan mayores valores para los factores de Bienestar general, Sociabilidad, Nerviosismo y Comunicación —del cuestionario de bienestar—, mientras que las orcas más felices presentan valores más elevados para los factores de Bienestar general y Sociabilidad —del cuestionario de bienestar—. Además también se demostró la utilidad del cuestionario de bienestar por la validez convergente y discriminante (Campbell y Fiske, 1959) y la fiabilidad (Shrout y Fleiss, 1979).

Desde que los estudios en humanos evidenciaron que la felicidad está fuertemente relacionada con algunos factores de personalidad (Costa y McCrae, 1980; DeNeve y Cooper, 1998; Diener, 1998; Emmons y Diener, 1985, 1986; McCrae y Costa, 1991), su interés se ha trasladado a la investigación con animales. Así, diversos trabajos también han detectado una asociación entre felicidad y determinados rasgos de personalidad en felinos (Gartner et al., 2016; Gartner y Weiss, 2013b) y primates (King y Landau, 2003; Robinson et al., 2016, 2017; Schaefer y Steklis, 2014; Weiss, Adams, Widdig, et al., 2011; Weiss et al., 2002, 2006, 2009). Asimismo, en dos estudios con monos capuchinos marrones (*Sapajus apella*) y chimpancés (Robinson et al., 2016, 2017), además de entre felicidad y bienestar, se han encontrado relaciones con el bienestar, similares a las obtenidas en nuestro estudio con orcas. A modo de ejemplo, la correlación obtenida en orcas entre la felicidad y el factor Bienestar general —del cuestionario de bienestar— es similar a la detectada en capuchinos (Robinson et al., 2016) y en chimpancés (Robinson et al., 2017). De igual manera, la correlación entre la felicidad y el factor de Sociabilidad —del cuestionario de bienestar— en orcas, es comparable a la documentada en monos capuchinos (Robinson et al., 2016), macacos Rhesus (Weiss, Adams, Widdig, et al., 2011), orangutanes (Weiss et al., 2006), gorilas (Schaefer y Steklis, 2014), chimpancés (King y Landau, 2003; Robinson et al., 2017; Weiss et al., 2009) y humanos (Steel et al., 2008). Dicha correlación indicaría que la sociabilidad jugaría un papel crucial en el bienestar de animales con una elevada complejidad social como son los primates y los cetáceos¹⁵. Por otra parte, la correlación obtenida en orcas entre el factor de Dominancia —del cuestionario de personalidad— y el factor Bienestar general —del cuestionario de bienestar— es similar a los resultados obtenidos para orangutanes (Weiss et al., 2006), gorilas (Schaefer y Steklis, 2014) y chimpancés (King y Landau, 2003; Weiss et al., 2009). Todo este conjunto de correlaciones detectadas entre personalidad y bienestar nos podrían estar indicando que

¹³ Véase capítulo 1.7.4.

¹⁴ Véase capítulo 1.7.5.

¹⁵ Véanse capítulos 1.7.4.2 y 1.7.4.3.

las orcas con mayor dominancia son probablemente más asertivas y decisivas, mejores logrando objetivos y haciendo aliados, más expertas en decisiones tácticas y menos propensas a ser intimidadas, por lo que su bienestar en general es mayor. Por tanto, y tal y como apuntan otros estudios¹⁶, las similitudes encontradas a nivel de correlaciones entre estos tres constructos —personalidad, bienestar y felicidad— entre primates y cetáceos podrían tratarse de convergencias evolutivas debidas a presiones ecológicas similares en el transcurso de la evolución de estas especies.

En el cuarto estudio (*Diagnosing psychopathologies in ex-pet and ex-performer chimpanzees: A comparative procedure based on the Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders (DSM)*), se diseñó una nueva herramienta de diagnóstico de psicopatologías en chimpancés basada en el DSM. Se identificaron ocho factores de diagnóstico psiquiátrico con valores aceptables de fiabilidad y validez, que fueron altamente comparables a ciertas categorías de diagnóstico humanas.

Las escasas aproximaciones en el ámbito del diagnóstico de psicopatologías en primates no humanos han puesto de relieve diversas limitaciones teóricas y metodológicas relacionadas con el reto de evaluar a especies no verbales y no humanas (Brüne et al., 2004, 2006; Fabrega, 2006; Rosati et al., 2013). Por ello, con el diseño de un instrumento como el *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire* (CPQ) se pretende crear una herramienta que además de práctica, intente superar las críticas y debilidades de aproximaciones similares. La utilidad de una herramienta para diagnosticar trastornos mentales solo puede ser obtenida si produce datos fiables y válidos (Meagher, 2009), tal y como sucedió en nuestro estudio. Tras la reducción de datos se identificaron cinco factores —«Trastornos destructivos del control de los impulsos y de la conducta», «Trastornos de ansiedad», «Trastornos bipolares y trastornos relacionados», «Trastornos parafilicos» y «Trastornos depresivos»— compuestos exclusivamente por los ítems pertenecientes a las categorías equivalentes para humanos. Mientras que los otros tres factores —«Trastornos relacionados con ansiedad, traumas y factores estresantes», «Trastornos derivados de traumas» y «Trastornos desinhibidos»— estaban basados en las categorías de diagnóstico equivalentes humanas, aunque con algunas características distintivas. Dichos factores representan las primeras categorías de diagnóstico mediante metodología *top-down* descritas para una especie no humana. Además, este tipo de herramientas podrían utilizarse para determinar el impacto sobre la salud mental de determinadas situaciones de abuso y maltrato en chimpancés, tales como su uso como mascotas y en el mundo del espectáculo, así como su mantenimiento en unos entornos empobrecidos en cautividad. Todo ello podría ayudar a fomentar una mayor concienciación y sensibilización, pudiendo incluso transformarse en un cambio legislativo que repercutiera positivamente sobre la protección y bienestar de estas especies.

Finalmente, en el quinto estudio (*Bioética de primates no humanos. Diagnóstico de trastornos mentales como argumento para un trato ético completo hacia chimpancés utilizados en espectáculos y como mascotas*), se analiza el marco del diagnóstico de trastornos mentales en chimpancés utilizados para experimentación biomédica y cómo estos deberían ser también extendidos a chimpancés utilizados como actores o como mascotas. La finalidad última es la de que tal diagnóstico se traduzca en

¹⁶ Véase capítulo 1.7.5.

un trato ético hacia la especie en general y a los individuos sometidos a tales condiciones en particular.

Los escasos diagnósticos de trastornos mentales en chimpancés han estado realizados con animales dedicados a la experimentación biomédica (p.e., Bradshaw et al., 2008, 2009; Ferdowsian et al., 2013; Ferdowsian et al., 2012). Dichas investigaciones, sumadas a las evidencias de complejidad cognitiva de la especie (p.e., Tomasello y Call, 1997; Whiten, 2000), a los argumentos que promueven un trato ético hacia la especie (Gagneux et al., 2005; Knight, 2008) y a la falta de eficacia como especie modelo para investigar ciertas enfermedades humanas (p.e., Bailey, 2005, 2008, 2009, 2010, 2011; Bailey et al., 2007), se han traducido en la prohibición de la investigación biomédica con grandes simios en EE.UU. (Collins, 2015).

Los chimpancés utilizados como actores y mascotas son sometidos a una serie de situaciones que pueden producir un detrimento psicológico en los individuos, que lleve incluso a la aparición de trastornos mentales. Entre los factores de riesgo, destacan: la separación maternal, el ambiente humanizado, los entrenamientos forzados, el aislamiento social, la depravación sensorial y los ambientes desfavorables, entre otros (Freeman y Ross, 2014; Latham y Mason, 2008; Reisin y Colombo, 2004). Aunque algunos estudios han documentado las consecuencias de este tipo de usos (Freeman y Ross, 2014; Llorente et al., 2015), hasta la fecha no existen trabajos que hayan valorado el riesgo de este tipo de prácticas sobre el desarrollo de trastornos mentales en chimpancés. Por tanto, este tipo de aproximaciones podrían favorecer la prohibición del uso y tenencia de grandes simios como mascotas o actores, de manera similar a lo acontecido en la experimentación biomédica (Collins, 2015). Finalmente, los resultados de este tipo de trabajos también podrían tener una aplicación directa en la mejora, adecuación y personalización de los tratamientos de acuerdo sus diagnósticos (Brüne et al., 2004, 2006; Kummrow y Brüne, 2018), así como en la comprensión de la salud mental humana desde una perspectiva filogenética y comparada (Brüne et al., 2006).

4.1.2. Herramientas de evaluación utilizadas

Tal y como ha sido comentado en la introducción (capítulo 1.1.), el uso de la metodología *rating* presenta una serie de ventajas psicométricas y pragmáticas que hacen que en gran cantidad de ocasiones sea preferido frente al *coding* (Koski, 2011). Además, otro de los puntos interesantes del *rating* es que permite la evaluación de cualquier ámbito en el que los ítems descriptivos puedan ser adaptados a un cuestionario de evaluación para animales. En la presente Tesis se evidencia la utilidad de tres nuevas herramientas —tanto *top-down*, como *bottom-up*— en la evaluación del comportamiento animal: la primera adaptación del modelo psicobiológico de Eysenck para evaluar personalidad en chimpancés, la creación del *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire (CPQ)* para diagnosticar trastornos mentales en chimpancés y la creación de un cuestionario de evaluación cualitativa del bienestar en cetáceos.

Un ejemplo de la adaptación de herramientas de evaluación mediante metodología *rating* a animales, quedó evidenciado con el estudio de King y Figueredo (1997). Dicho estudio, fue uno de los primeros que evaluó la personalidad en animales no humanos mediante una metodología innovadora: la adaptación *top-down* del modelo humano de cinco factores (FFM) (p.e., Freeman et al., 2013; Uher, 2008a). Desde entonces, varios estudios han aplicado otras metodologías innovadoras para evaluar la

personalidad en animales (p.e., Dutton, Clark y Dickins, 1997; Freeman et al., 2013; Lloyd, Martin, Burnett-Gauci, y Wilkinson, 2007). En nuestra investigación con chimpancés [Estudio 1] hemos aplicado una adaptación del cuestionario de personalidad de King y Figueredo (1997) —basado en FFM para chimpancés—, pero también hemos realizado la primera adaptación del modelo psicobiológico de Eysenck (Eysenck y Eysenck, 1964) a esta especie. La validez convergente y discriminante (Campbell y Fiske, 1959) y los valores de fiabilidad (Shrout y Fleiss, 1979) probaron la utilidad de esta herramienta en la evaluación de la personalidad de la especie.

Otro ejemplo del uso de técnicas de evaluación novedosas a partir de metodología *top-down*, es la creación del *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire* (CPQ) [Estudio 4] como herramienta de evaluación de psicopatologías en chimpancés a partir de la adaptación de la herramienta de diagnóstico humana (*Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders* (DSM)) (APA, 2013). El CPQ está compuesto por 66 ítems de diagnóstico que han sido cuidadosamente elegidos para evitar la ambigüedad y poder realizar un diagnóstico rápido y fácil. La utilidad de dicha herramienta ha quedado verificada mediante la validez convergente y discriminante (Campbell y Fiske, 1959) y los valores de fiabilidad (Shrout y Fleiss, 1979) obtenidos. No obstante, debido a la limitación del tamaño muestral utilizado durante este estudio, los resultados deben ser considerados con cautela, por lo que en estudios futuros el estudio debería ser replicado con muestras mayores.

Finalmente, un ejemplo del uso de técnicas de evaluación novedosas a partir de metodología *bottom-up* (p.e., Freeman et al., 2013; Uher, 2008a) ha sido el cuestionario de evaluación de bienestar que hemos aplicado en orcas [Estudio 3]. En dicho cuestionario se incluyeron 39 ítems elegidos específicamente para la especie de estudio, que abordaban aspectos relacionados con interacciones sociales, salud física, comportamientos típicos de especie y anormales, interacciones con el medio, consecución de objetivos, aceptación de situaciones, relaciones positivas e interacciones con humanos. Por tanto, el enfoque de la herramienta era el de evaluar el bienestar global de los individuos (Fraser, 1995; Hewson, 2003; Mason y Mendl, 1993). Las correlaciones encontradas entre el cuestionario de bienestar con los de personalidad y felicidad, evidencian la validez convergente de las dimensiones obtenidas, mientras que la validez discriminante queda verificada con la independencia entre los factores obtenidos (Campbell y Fiske, 1959). Por su parte, la fiabilidad del método quedó validada por la elevada concordancia entre evaluadores (Shrout y Fleiss, 1979). No obstante, debido a lo novedoso del método tal y como será comentado en el capítulo de direcciones futuras (capítulo 4.3) la obtención de correlaciones con patrones comportamentales obtenidos mediante metodología *coding*, ayudaría a incrementar aún más la validez metodológica, tal y como ha sucedido por ejemplo en los estudios de personalidad (p.e., Konecna et al., 2008; Pederson et al., 2005), pero sobre todo aportaría interesantes resultados en relación con los indicadores comportamentales relacionados con el bienestar (p.e., Minero et al., 2016).

En conclusión, cuando se aplica una nueva herramienta de evaluación cualitativa hay dos principales criterios que deben ser analizados: fiabilidad y validez (Gosling, 2001; Koski, 2011). La primera, evidencia la concordancia en la evaluación de los evaluadores, mientras que la segunda, indica el grado en el que las evaluaciones están relacionadas con comportamientos reales esperados. Las nuevas herramientas aplicadas en esta Tesis cumplen ambos criterios, probando así su utilidad en el estudio del

comportamiento animal. Por lo tanto, dichos resultados deberían servir no solo para realizar estudios similares con las herramientas aquí validadas, si no también, para promover la creación de nuevas herramientas de evaluación en aquellos ámbitos de estudio del comportamiento animal escasa o nulamente estudiados.

4.1.3. Especies investigadas

Uno de los principales intereses que debe de tener la investigación comparada del comportamiento es la de estudiar especies que están escasa o nulamente representadas en este ámbito de la investigación. Hill y Lackups (2010) enumeraron un total de 1.628 artículos desarrollados con cetáceos de los que el 29% había sido realizado en cautividad y tan solo 1.2% dentro de esta categoría se referían a orcas. En la presente Tesis se investigan por primera vez en orcas los ámbitos de la personalidad, el bienestar y el bienestar subjetivo (o felicidad), temas por otro lado escasamente desarrollados en el Orden de los cetáceos. Los estudios de bienestar subjetivo o felicidad en animales son muy escasos, ya que apenas se han aplicado en torno a una decena de primates y felinos¹⁷. Por tanto, nuestro estudio con orcas [Estudio 3] resulta de especial interés por ser el primero en la especie y en el Orden de los cetáceos. Este trabajo también ha representado la primera ocasión en la que se evalúa la estructura de personalidad en orcas [Estudio 2]. Si bien los estudios en personalidad animal se contabilizan por cientos¹⁸, resulta destacable que hasta la fecha esta temática esté tan escasamente desarrollada en un orden tan complejo e interesante como el de los cetáceos¹⁹. Únicamente existen algunos estudios sobre personalidad en delfines, aunque las metodologías empleadas imposibilitaban una posible comparación con otras especies. Por último, los estudios de bienestar en cetáceos, han sido igualmente escasos. Apenas tres estudios realizados en delfines (Clegg et al., 2015; Clegg, Van Elk y Delfour, 2017; Ugaz, Valdez, Romano y Galindo, 2013) han abordado el tema de metodologías de evaluación. Por tanto, nuestro estudio en orcas [Estudio 3] resulta de especial interés por ser el primero en la especie y uno de los pocos que utiliza uno de los cuestionarios de evaluación de bienestar más completos hasta la fecha en el Orden de los cetáceos. A pesar de que la población general está cada vez más sensibilizada sobre el bienestar de cetáceos mantenidos en cautividad (Grimm, 2011; Jett y Ventre, 2015; Ventre y Jett, 2015), su interés todavía no ha sido ampliamente transferido a la investigación científica (Clegg y Butterworth, 2017; Hill y Lackups, 2010). En respuesta a ello, instituciones como la Asociación de Zoos y Acuarios (AZA), promueven la implementación de investigaciones en cautividad que aumenten el conocimiento sobre las especies alojadas y en consecuencia se puedan traducir en una mejora de su bienestar (AZA, 2019).

Debido a su proximidad evolutiva con los humanos (Prado-Martinez et al., 2013), los chimpancés son una de las especies más ampliamente estudiadas en ámbitos como la cognición (Tomasello y Call, 1997) o la personalidad (Freeman y Gosling, 2010), entre otros. Sin embargo, los estudios en temáticas como la de los trastornos mentales siguen siendo muy escasos. De hecho, los humanos siguen siendo hasta la fecha la única especie animal para la que existe una herramienta de diagnóstico estandarizada de trastornos mentales. En concreto, cuenta con dos herramientas

¹⁷ Véase capítulo 1.3.

¹⁸ Para una revisión véase Carere y Maestripieri, 2013 y Gosling, 2001

¹⁹ Para una revisión véase Frick, de Vere y Kuczaj, 2017

principales: el *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders* (DSM) (APA, 2013) y la *International Classification of Diseases* (ICD) (World Health Organization, 2004). No obstante, debido a su proximidad evolutiva dichas herramientas pueden ser adaptadas a chimpancés mediante metodología *top-down*. Por tanto, nuestro estudio con chimpancés [Estudio 4] utiliza por primera vez una herramienta de diagnóstico de trastornos mentales (el *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire*, CPQ), en una especie diferente a la humana.

4.1.4. Una aproximación comparada a la evolución del comportamiento en primates y cetáceos

Primates y cetáceos comparten similitudes en diversos ámbitos de su comportamiento y cognición tales como el autorreconocimiento (Reiss y Marino, 2001), la inteligencia (Marino, 2011), la autoconsciencia (Marino, 2011), las habilidades cognitivas complejas (Marino, 2002), el tamaño cerebral relativo (Marino et al., 2000; Tartarelli y Bisconti, 2006), ciertas estructuras neuroanatómicas (Hof et al., 2005; Marino, 2017; Shoshani et al., 2006), ciertos sistemas sociales (Connor et al., 1998), la memoria (Thompson y Herman, 1977), la socialidad (Pearson, 2008), la socioecología (Bearzi y Stanford, 2007), la instrucción (Bender et al., 2009) o la cultura (Rendell y Whitehead, 2001), entre otros. Los resultados derivados de la presente Tesis doctoral podrían sumarse al listado de estudios que argumentan estas similitudes a través de mecanismos de convergencia evolutiva.

Mediante el análisis de qué es similar entre especies que comparten rasgos de personalidad similares y qué es diferente entre especies que no comparten rasgos, los científicos pueden empezar a comprender si un rasgo ha sido originado como una solución evolutiva a un problema adaptativo común (evolución convergente) o ha sido heredado de una especie ancestral (homología) (Gosling, 2001). Los resultados obtenidos para el perfil de personalidad en orcas [Estudio 2], son muy similares a los obtenidos para el perfil de personalidad de chimpancés [Estudio 1]. Tales similitudes, parecen indicar que este tipo de perfiles de personalidad están asociados a animales con una elevada complejidad intelectual, social y emocional, quedando explicados desde una perspectiva evolutiva, mediante la aparición de mecanismos comportamentales adaptativos que producen similares estructuras de personalidad (Budaev, 2000). Además, la presencia de estructuras neuroanatómicas similares en la corteza central y el sistema límbico, también juegan un papel importante en el desarrollo de determinados patrones de personalidad presentes en especies complejas (Latzman, Boysen y Schapiro, 2018; Latzman, Hecht, Freeman, Schapiro y Hopkins, 2015). Así pues, tanto el componente evolutivo, como el neuroanatómico, parecen indicar que las similitudes encontradas entre los perfiles de personalidad de ambas especies podrían ser explicadas como un ejemplo más de convergencia entre Órdenes²⁰. No obstante, se debe ser cauto con la interpretación de los resultados empíricos, ya que por ejemplo una aproximación meramente filogenética puede imponer cierta explicación y hacer que se ignoren explicaciones alternativas (Uher, 2008b). Así pues, por ejemplo las similitudes encontradas entre dos especies cercanas no tienen por qué ser homología con continuidad filogenética, sino que pueden ser analogías que reflejen una adaptación compartida a ambientes similares (Konečná, Weiss, Lhota y Wallner, 2012; Rychlak, 1968). De igual manera, las similitudes entre especies filogenéticamente distantes no

²⁰ Véase capítulo 1.7.5.

implica necesariamente que dichas similitudes tengan que ser automáticamente explicadas como convergencias. En nuestro caso, para poder confirmar con total certeza si las similitudes encontradas en la estructura de personalidad de primates y cetáceos (más concretamente entre orcas y chimpancés), son debidas a convergencia evolutiva habría que observar: (a) tanto las estructuras de personalidad presentes en otras especies del Orden de los primates y del orden de los cetáceos, como (b) las estructuras de personalidad de otros Órdenes de mamíferos placentados originados hace 92 millones de años tras la separación de primates y cetáceos (Kumar y Hedges, 1998). En primer lugar, (a) aunque la aproximación comparada entre las estructuras de personalidad de diferentes especies de primates ha sido abordada en algunos estudios (Konecna et al., 2012; Weiss, Adams y Johnson, 2011), la ausencia de estudios en el ámbito de los cetáceos dificulta esta comparativa, impidiendo por tanto discernir con completa certeza si nos encontramos ante una homología o una convergencia evolutiva. En segundo lugar, (b) y en relación a aquellos Órdenes originados tras la separación de los Órdenes primate y cetáceo, hasta nuestro conocimiento únicamente un estudio en felinos (Gartner, Powell y Weiss, 2014) ha comparado la personalidad de varias especies dentro de un Orden, dificultando por tanto de nuevo una comparación más generalista. No obstante, aquellos estudios de diferentes especies animales originadas tras la separación de primates y cetáceos (Carere y Maestriperi, 2013; Gosling, 2001), pueden servir para aportar algo de luz en el asunto, ya que de manera general evidencian una disparidad de estructuras de personalidad entre especies. Ello, sumado a todas las evidencias de similitudes entre primates y cetáceos que son explicadas como convergencias evolutivas (ver apartado 1.7.5), parece apuntar (aunque sin una absoluta certeza) a la hipótesis inicial de que las similitudes a nivel de personalidad encontradas entre chimpancés y orcas puedan ser consideradas como convergencias. No obstante, primates y cetáceos presentan no solo profundas diferencias anatómicas, sino también cognitivas y psicosociales. Por tanto, ante la falta de estudios que respalden una aproximación convergente, las similitudes a nivel de constructos explicadas como convergencias deben ser consideradas con cautela. Asimismo, las correlaciones obtenidas para orcas entre los ámbitos de personalidad, bienestar y felicidad [Estudio 3], son muy similares no solo a las obtenidas para chimpancés (Robinson et al., 2017), sino también a las obtenidas en otros primates²¹. Dichas similitudes correlacionales entre dichos ámbitos, podrían ser de nuevo consideradas como ejemplos de convergencia evolutiva entre Órdenes.

4.2. Limitaciones y críticas del estudio

La estructura de análisis en este apartado será la siguiente: en el primer apartado (4.2.1.), se analizarán los sesgos producidos en la metodología *rating* por los evaluadores y los investigadores; a continuación (4.2.2), se comentarán las críticas teóricas relacionadas con la aplicación en animales no humanos de los constructos analizados en esta Tesis; por último (4.2.3.) se abordarán las limitaciones y críticas de los estudios empíricos aquí presentados.

4.2.1. Debilidades de la metodología *rating*

Debido a la incapacidad de los animales para realizar auto-informes o explicar verbalmente cómo se sienten, cualquier metodología *rating* aplicada a animales conlleva que las evaluaciones sean realizadas fundamentalmente por los cuidadores o

²¹ Véase discusión del Estudio 3 en el capítulo 4.1.1. de este capítulo

investigadores familiarizados con estos sujetos (Vazire y Gosling, 2004). Esta metodología —basada en los reportes de terceras personas— ha sido ampliamente utilizada con humanos en el ámbito de la psicología y la psiquiatría infantil (Dehon y Scheeringa, 2006; Scheeringa, Zeanah, Drell y Larrieu, 1995) y geriátrica (Houlihan, Rodriguez, Levine y Kloeckl, 1990), para contrastar el auto-reporte de individuos con trastornos (Ready, Watson y Clark, 2002) o simplemente para comparar la validez de los datos aportados por terceras personas (Sandvik et al., 1993). Por ello, y según diversos autores (p.ej. Gosling y Vazire, 2002; King y Weiss, 2011; Vazire et al., 2007), dicha aproximación podría ser igualmente aplicada a animales no humanos. De hecho, esta metodología ha sido empleada durante décadas en ámbitos como el de la personalidad animal (Highfill et al., 2010; Koski, 2011; Tetley y O'Hara, 2012), evidenciando que la evaluación mediante metodología *rating* produce valores aceptables de fiabilidad y validez (e.g., Freeman y Gosling, 2010; Vazire et al., 2007; Wilson & Sinn, 2012).

No obstante, y a pesar de los argumentos psicométricos y pragmáticos que promueven el uso del *rating* en el ámbito del comportamiento animal (ver apartado 1.1.), dicha metodología presenta una serie de debilidades y aspectos críticos en: (a) las valoraciones de los evaluadores, (b) la elección de los ítems a evaluar y (c) en la interpretación de los resultados (Freeman et al., 2011; Uher y Asendorpf, 2008).

En relación a los sesgos producidos por las valoraciones de los evaluadores (a) estos incluyen entre otros: (1) que ante un mismo ítem o adjetivo dos evaluadores pueden tener diferentes criterios de interpretación y valoración, (2) la “hipótesis de sedimentación” según la cual los humanos perciben los rasgos de personalidad más importantes en interacciones sociales y que dichos rasgos están codificados en el lenguaje humano, o también (3) que los evaluadores valoran el comportamiento de aquellos sujetos que conocen, pero las valoraciones no pueden ser equitativamente comparadas con las de otras instituciones que puedan formar parte del estudio, ya que presentan animales, evaluadores y condiciones diferentes (Freeman et al., 2011; Uher y Asendorpf, 2008). No obstante, el estudio de la personalidad en humanos, está sujeto también a este tipo de sesgos y sin embargo viene desarrollándose desde hace décadas (Boyle, Saklofske y Matthews, 2014; Eysenk y Eysenk, 2013; Pervin y John, 1999).

En relación a los ítems a evaluar (b), hay que tener en cuenta que su elección puede tener un impacto significativo en la validez de los resultados empíricos (Gosling, 2001; Uher, 2008b). En este sentido, la aproximación *bottom-up* es considerada por ciertos autores como más representativa —ya que evalúa únicamente aspectos que son relevantes para la especie de estudio—, mientras que la *top-down* es criticada por incluir ítems que no son relevantes para la especie y excluir aquellos que sí lo son (Saucier y Goldberg, 1998; Uher, 2008c; Uher y Asendorpf, 2008), además de por cuestiones antropocéntricas y antropomórficas (Fabrega, 2006; Kummrow y Brüne, 2018; Uher y Asendorpf, 2008, Uher, 2008b, 2008c). Sin embargo, la aproximación *top-down* ha mostrado excelentes resultados en el estudio del comportamiento animal en ámbitos como la personalidad (véase apartado 1.2.) o el bienestar subjetivo (véase apartado 1.3.), indicando además no solo la validez de las evaluaciones —mediante la obtención de correlaciones con otros ámbitos (Gartner y Weiss, 2013a, 2013b; Powell y Gartner, 2011)—, sino también su independencia de proyecciones antropomórficas (Gosling y John, 1999; Weiss et al., 2012).

Por último, los sesgos derivados de los investigadores, incluyen —además de los previamente comentados debidos a la selección de ítems— (c) la interpretación que los investigadores hacen de los resultados derivados de la reducción de datos (Uher, 2008c). Ambos pueden verse influenciados por el posicionamiento del investigador, pudiendo sesgar los resultados (Buss y Craik, 1985). Así pues, la nominación que el investigador asigne a los factores puede verse influenciada por los nombres que son generalmente usados en la psicología humana (Freeman y Gosling, 2010; Gosling, 2001), situándonos de nuevo en puntos de vista antropocéntricos y antropomorfos (Kummrow y Brüne, 2018; Uher, 2008b, 2008c; Uher y Asendorpf, 2008; Wynne, 2009). No obstante, dicha aproximación es generalmente justificada con la homogeneización de las herramientas de evaluación ya que facilitan la comprensión y la comparación entre especies (Ferdowsian et al., 2013; Freeman et al., 2013; Hill et al., 2017).

4.2.2. Críticas en la evaluación de constructos psicológicos en animales

Uno de los aspectos más positivos que tiene la metodología *rating* (además de los comentados en el apartado 1.1. de esta Tesis), es que permite evaluar cualquier comportamiento de un animal que pueda adaptarse a una escala de evaluación mediante ítems (Koski, 2011). Ello resulta especialmente interesante para el diseño de nuevas herramientas de evaluación y para la exploración en nuevas áreas de estudio en el ámbito del comportamiento animal. Así pues, la herramienta creada para la evaluación de bienestar en orcas (Artículo 3), representa un ejemplo de como la metodología *rating* puede trasladarse a la creación de un instrumento de evaluación del bienestar animal no utilizado anteriormente. Por otra parte, el estudio de la personalidad (Artículos 1 y 2), la felicidad (Artículo 3) y las psicopatologías (Artículo 4) abordados en esta Tesis, son constructos en mayor o menor grado novedosos en el ámbito del comportamiento animal, que todavía despiertan controversia entre algunos investigadores. Tal vez el mejor ejemplo de ello lo encontramos en el ámbito de la personalidad animal, donde la actitud contraria por parte de algunos investigadores en atribuir el «estado de persona» a animales no humanos mediante el uso del término personalidad ha llevado a la utilización de otros términos (Gosling y John, 1999; Hill et al., 2017). Sin embargo, desde sus comienzos a principios del siglo XX (con los estudios de Pavlov, Yerkes y Hebb), pasando por los trabajos de Stevenson-Hinde en los años 70 (que supusieron el establecimiento como línea de investigación) (Weiss y Gartner, 2017), hasta la actualidad, han sido desarrollados una gran cantidad de investigaciones —y en una gran variedad de especies— evidenciando la validez y fiabilidad de este tipo de trabajos y la idoneidad de la utilización del término “personalidad (ver apartado 1.2.). Más controvertido aún resulta el estudio de la felicidad en animales, considerando que incluso el propio Diener, en sus estudios de estados mentales positivos en humanos, acuñó el término bienestar subjetivo (*Subjective well-being* en inglés) por resultar más científico que el término felicidad (Richardson, 2002). Sin embargo, independientemente de las críticas que despierta la aplicación de este término en animales, los humanos pueden trasladar el concepto de “precisión empática” (Ickes, 1993) a especies no humanas y ser capaces de evaluar cómo se sienten (King y Landau, 2003). Pese a que la evaluación del bienestar subjetivo en animales solo se haya abordado con metodología *rating* —mediante la adaptación de una herramienta humana (Sandvik, Diener y Seidlitz, 1993) —, las evaluaciones de este constructo realizadas hasta la fecha están mostrando una buena fiabilidad y validez tanto en primates, como en especies filogenéticamente más distantes como los felinos (ver apartado 1.3). Por último, los trabajos desarrollados en el campo de la psicopatología animal son muy

escasos, tanto los desarrollados desde una perspectiva teórica (p.ej. Bradshaw, Capaldo, Lindner y Grow, 2008, 2009; Brüne, Brüne-Cohrs, McGrew, y Preuschoft, 2006; Capaldo y Bradshaw, 2011; Kummrow y Brüne, 2018; Maple y Segura, 2017; Muñoz-Delgado, Santillán-Doherty y Arango-de Montis, 2009) como empírica (Ferdowsian et al., 2011, 2012; Lilienfeld et al., 1999; Lopresti-Goodman, Bezner y Ritter, 2015; O'Connor et al., 2001). La aplicación de dicho constructo en primates no humanos —fundamentalmente en chimpancés— ha despertado críticas tanto por su aproximación metodológica (Rosati et al., 2013), como teórica (Brüne et al., 2004; Brüne et al., 2006; Fabrega, 2006). No obstante, la evaluación de dicho constructo mediante una rigurosa aproximación metodológica (comentada tanto en este apartado como en el artículo 4) se justifica por las similitudes del desarrollo y psicosociales compartidas entre humanos y chimpancés, así como por las homologías en las estructuras cerebrales responsables de las respuestas de estrés (p. ej., el hipocampo, la amígdala, el eje Hipotálamo - Pituitario - Adrenal).

4.2.3. Limitaciones y críticas de los estudios presentados en esta Tesis

Esta tesis está basada exclusivamente en metodología *rating*, y aunque los valores de fiabilidad y validez a lo largo de los cuatro estudios empíricos (Artículos 1, 2, 3 y 4) son adecuados, a continuación se comentaran una serie de limitaciones y críticas que presentan los estudios aquí recogidos.

En primer lugar, habría sido conveniente que en el estudio de personalidad en chimpancés (Artículo 1) se hubiesen realizado algunos de los **análisis complementarios** presentados en el estudio de personalidad en orcas (Artículo 2), tales como: (a) los resultados de las correlaciones entre P.C.A. y R.E.F.A., tanto para *Five Factor Model*, como para el modelo de Eysenck; (b) una tabla de inter-correlación de los factores oblicuos obtenidos para ambos modelos, y especialmente, (c) que la comparación de resultados entre chimpancés y humanos, hubiese sido abordada empíricamente mediante la búsqueda de correlaciones entre los factores obtenidos para ambas especies. Por otra parte, la nominación de los factores para chimpancés ha estado muy influenciada por la **nominación que reciben los factores equivalentes en humanos**, incluso en aquellos casos en los que el factor estaba compuesto por las características de dos factores para humanos ha pasado a recibir una nominación combinada (ej: Responsabilidad-amabilidad y Responsabilidad-apertura). Pese a que dicha aproximación puede ser criticada como antropocéntrica y antropomórfica (Kummrow y Brüne, 2018; Uher, 2008b, 2008c; Uher y Asendorpf, 2008; Wynne, 2009) ha sido mantenida porque el uso de esta terminología favorece la comunicación y comprensión entre investigadores, clínicos y público (Ferdowsian et al., 2013; Freeman et al., 2013; Hill et al., 2017). Esta perspectiva de nominación de los factores basada en sus homólogos humanos, se ha mantenido a lo largo de la Tesis tanto para los resultados de personalidad en orcas (Artículo 2), como para el artículo de psicopatología en chimpancés (Artículo 4).

Por otra parte, una de las principales debilidades que puede presentar el estudio de personalidad en orcas (Artículo 2), recae en la **magnificación de las similitudes** compartidas con chimpancés y humanos, y en apenas abordar sus diferencias. El enfoque del estudio aborda que las similitudes encontradas entre cetáceos y primates puedan ser consideradas como convergencias, no obstante, conviene comentar que pese a que hay similitudes (especialmente entre orcas y chimpancés), las estructuras de personalidad obtenidas, así como las cargas factoriales no son idénticas. Por tanto, la

consideración de convergencias en base a las similitudes en personalidad entre especies encontradas en este estudio, debe ser considerada con cautela. Estas mismas nociones pueden ser aplicadas al estudio de personalidad en chimpancés (Artículo 1), donde se han destacado las similitudes con humanos en detrimento de las diferencias que existen entre ambas especies. En relación a este aspecto, hay que comentar también que ambos estudios de personalidad (Artículo 1 y 2) han utilizado una metodología *top-down* por lo que tanto la utilización de adjetivos humanos, como la subsecuente interpretación de los factores, están ampliamente influenciadas por su origen humano. Por ello, además de por los sesgos que presenta esta metodología —relacionados fundamentalmente con la idiosincrasia de las especies (Uher y Asendorpf, 2008)— habría sido interesante que ambos estudios de personalidad (Artículos 1 y 2) se hubiesen abordado con una metodología combinada (*top-down* y *bottom-up*).

Por otra parte, la principal limitación del estudio de evaluación y búsqueda de correlaciones entre personalidad, bienestar y felicidad en orcas (Artículo 3), es su **tamaño muestral bajo**. Una muestra de únicamente 6 sujetos es demasiado limitada. No obstante, cada uno de los sujetos ha sido evaluado por un mínimo de 17 evaluadores por cuestionario, lo que se traduce en un total de 102 casos de evaluación por ítem. Este número está por encima de los mínimos recomendados para la realización del Análisis Factorial (entre 3 y 20 veces el número de variables o rangos absolutos de 100 a 1000) (para una revisión ver Mundfrom, Shaw y Ke, 2005) y para la realización del Análisis Factorial Exploratorio Regularizado (<50) (Jung y Lee, 2011). No obstante, sería recomendable que el estudio se replicase con una muestra mayor, especialmente en relación a la herramienta de bienestar, ya que esta ha sido aplicada por primera vez en este estudio. Así mismo, las correlaciones obtenidas entre los ámbitos de personalidad, bienestar y felicidad, también adquirirían un mayor valor si fuesen replicados con una muestra mayor. De igual manera, y pese a que se han detectado correlaciones entre personalidad y felicidad —dado que la herramienta de evaluación de bienestar es novedosa— habría sido interesante que se hubiesen buscado correlaciones con comportamientos obtenidos mediante metodología *coding*. Dicha aproximación ha sido abordada en investigaciones similares (Robinson et al., 2016, 2017), aportando una mayor validez a los cuestionarios de bienestar utilizados.

Por último, pese a que en el propio estudio de evaluación de psicopatologías en chimpancés (Artículo 4) han sido comentadas las críticas y limitaciones, conviene ampliar algunas de ellas. En primer lugar, el **tamaño muestral es relativamente pequeño**, ya que únicamente 3 evaluadores valoraron los 66 ítems en los 23 chimpancés del estudio. Sin embargo, tanto nuestro estudio, como estudios similares con muestras similares han presentado valores adecuados de fiabilidad y validez, (p. ej. Gartner, Powell y Weiss, 2016, Gartner y Weiss, 2013b; Konečná et al., 2008, 2012). Así pues, la necesidad de aumentar la muestra de estudio sería recomendable, no tanto por un incremento en su fiabilidad y validez, sino para aumentar la sensibilidad y que todas las categorías se vean representadas entre la muestra de estudio. En segundo lugar, la mayor crítica a la que podría estar expuesta la investigación es la **subjetividad en la elección de los ítems**. Ello incluye criterios de inclusión-exclusión de aspectos conceptuales controvertidos —entre los que se encuentran desviaciones de la norma, estándares éticos, resultados funcionales o trastornos cognitivos, entre otros— que han sido abordados en otros trabajos (Brüne et al., 2004; Brüne et al., 2006; Fabrega, 2006; Rosati et al., 2013). Por tanto, y siguiendo las recomendaciones de dichos estudios, en nuestro caso hemos sido muy restrictivos con el proceso de inclusión-exclusión de ítems del *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire*. En relación a este aspecto conviene

comentar que en psiquiatría humana, hay cuatro modos principales, por los que los síntomas son reconocidos: (1) por el propio reporte del paciente, (2) por una desviación en la norma estadística de un comportamiento, bien sea en su forma, contexto o frecuencia, (3) por los resultados funcionales y (4) por comparación a un estándar ético de los mecanismos psicológicos en cuestión (Brüne et al., 2006). Tal y como ha sido anteriormente comentado, la evaluación por parte de terceras personas puede solventar el problema del propio auto-reporte que no pueden realizar los animales. No obstante, el reconocimiento de sintomatología en primates no humanos entraña otros problemas que incluyen entre otros discernir qué es normal y qué no lo es, implicando tanto una desviación de los estándares comportamentales (a), como de los estándares éticos (b) (Brüne et al., 2006). En primer lugar (a), la desviación de estándares comportamentales debe ser abordada tanto a través de la comparativa con sujetos en libertad (buscando presencia o ausencia de cierta conducta), como con sujetos en cautividad (comparando la frecuencia de cierta conducta). En relación a la comparativa con sujetos en libertad, Walsh, Bramblett y Alford (1982), identificaron más de 20 patrones comportamentales en chimpancés en cautividad considerados como anormales por su frecuencia inusual, su severidad o su grossa anomalía. Muchos de estos comportamientos no han sido vistos en libertad y ninguno es habitual en ningún grupo en la naturaleza. Sin embargo, sería una simplificación excesiva equiparar libertad con normalidad y cautividad con patológico (Brüne et al., 2006). A modo de ejemplo Passion y Pom, dos hembras de chimpancés en Gombe, mataron y canibalizaron al menos a seis crías (Goodall, 1986). Este ejemplo refleja una desviación comportamental de la norma estadística, pero tal vez no una patología desde una perspectiva funcional, ya que pese a que podría ser considerado como un trastorno de personalidad antisocial (Lilienfeld et al., 1999), podría ser debido a una estrategia reproductiva adaptativa (Hrdy, Tanson y van Schaik, 1994; Pusey; Williams y Goodall, 1997). Por su parte, en relación a que un desajuste en la frecuencia de un comportamiento en cautividad pueda indicar una patología, hay que tener en cuenta que comportamientos como por ejemplo el *grooming*, la estimulación sexual o la inactividad, son considerados como comportamientos normales, pero que se convierten en anormales solo cuando se muestran excesivos o se convierten en auto-dirigidos, como una manera de compensar unas necesidades funcionales (Brüne et al., 2006). No obstante, la comparativa con los estudios de presupuestos temporales de actividad de la especie (Birkett y Newton-Fisher, 2011; Kortlandt, 1961; Pruett y McGrew, 2001; Yamanashi y Hayashi, 2011) y su consecuente interpretación, resulta difícil a la hora de calificar que es normal y que no en base a la desviación de estándares comportamentales. En segundo lugar (b), la desviación de los estándares éticos y los valores culturales, juegan un rol crucial a la hora de determinar la normalidad o no de un comportamiento. Retomando como ejemplo el caso de Passion y Pom, no se observaron signos de castigo o expulsión por parte del grupo hacia estas hembras en libertad, sin embargo, si se han observado respuestas regulatorias en cautividad (de Waal, 1996). Para ilustrar un ejemplo utilizaremos el caso acontecido en la colonia del Zoo de Arnhem (Holanda) (de Waal, 1982), donde con la ayuda de Nikkie, el joven Luit depuso a Yeroen (el macho alfa de la colonia). Sin embargo, en cuanto Luit asumió el liderazgo de la colonia, Nikkie se volvió en su contra y formó una coalición con Yeroen para asumir el poder. Pero como Luit representaba una amenaza a su jerarquía, Nikkie y Yeroen lo asesinaron. En este caso, ante esta situación, las hembras actuaron como penalizadoras de tal comportamiento de ambos machos. Por tanto, ante la disparidad de afrontamiento respecto a la penalización y las normas morales representada con ambos ejemplos, la desviación en los estándares éticos en chimpancés resulta un punto difícil de discernir.

Por tanto, y a modo de resumen, discernir si un comportamiento es normal o no en un primate no humano es difícil tanto si es debido a una desviación de los estándares comportamentales, a los estándares éticos o a aspectos funcionales. Trasladar este tipo de cuestiones a la creación del *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire (CPQ)* no ha sido fácil, por tanto, lo que nuestro criterio perseguía, era además de crear una herramienta completa y práctica, que esta estuviese exenta de este tipo de ambigüedades que pudieran dar lugar a críticas. A modo de ejemplo, y tal y como ha sido comentado en el propio artículo, la categoría “Trastornos relacionados con sustancias y trastornos adictivos” del *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders (DSM)* ha sido eliminada principalmente porque los chimpancés que se evalúen con esta herramienta en zoológicos y santuarios no son provistos con alcohol u otras sustancias adictivas. No obstante, y en relación a los motivos referentes a una desviación de la norma (a), conviene aclarar que aunque en libertad se ha documentado la ingesta de etanol de la palmera de rafia de la Costa de Marfil (*Raphia hookeri*) (Hockings et al., 2015), esta conducta solo se ha observado en una comunidad de chimpancés, por lo que discernir este tipo de cuestiones en relación a las desviaciones de la norma resultan complejas. Así mismo, respecto a los estándares éticos (b), trastornos como la Encopresis (incluido en la categoría de “Trastornos de la excreción” del DSM), ejemplifican esa dificultad a la hora de trasladar criterios de diagnóstico humanos a especies no humanas. El primer ítem de dicho trastorno enuncia: “*Excreción repetida de heces en lugares inapropiados (p. ej., en la ropa, en el suelo), ya sea involuntaria o voluntaria*” (American Psychiatric Association, 2013). La dificultad a la hora de evaluar este tipo de cuestiones no se solucionan únicamente con la modificación de parte del ítem (en este caso cambiando el ejemplo de “en la ropa” o “en el suelo”), tal y como sido aplicado mediante adaptación de ciertos ítems en el propio CPQ (ver “Creation of Chimpanzee Psychopathology Questionnaire (CPQ)” en el artículo), si no que la dificultad a la hora de trasladar una cuestión como esta a chimpancés, recae en qué se considera inapropiado y qué no. En relación a este aspecto, conviene comentar que la existencia de culpa o vergüenza no ha sido documentada en ningún otro primate a excepción del *Homo sapiens* (Brüne et al., 2006), y que además para un chimpancé (que por supuesto no utiliza inodoros) no sería inapropiado defecar en un sitio como el suelo. Por tanto, la categoría de “Trastornos de excreción” no fue incluida en el CPQ. Tal y como se comenta en el artículo, dar una explicación con los argumentos que fundamentan la retención o rechazo de cada categoría, subcategoría e ítems de diagnóstico provenientes del DSM, sería demasiado extensa. Por tanto, este tipo de criterios de selección y rechazo, similares a los de los ejemplos, han sido mantenidos a lo largo del proceso de creación del CPQ. Teniendo además en cuenta que nuestro objetivo era el de crear una herramienta completa, práctica y no ambigua, hemos intentado ser muy críticos con este aspecto en particular, y ello ha quedado reflejado no solo en la creación de la propia herramienta (CPQ), sino también en el propio artículo. No obstante, pese a que (1) el proceso de inclusión-exclusión de ítems ha seguido los criterios anteriormente comentados, (2) la herramienta ha sido creada por un equipo experto, amplio y multidisciplinar y (3) los resultados evidencian valores adecuados de fiabilidad y validez, no implica ni muchísimo menos que la investigación no sea susceptible de recibir críticas, porque en un ámbito tan nuevo como es el de la psicopatología animal, sigue siendo necesario: (a) que otros investigadores creen otras herramientas, no solo con diferentes criterios de inclusión-exclusión de categorías, subcategorías e ítems, sino también con otro tipo de aproximaciones y (b) se proceda a la búsqueda de correlaciones con otras metodologías y ámbitos de estudio. Una de las finalidades principales de este estudio es el de promover la continuación de esta línea de

investigación, para que (y volviendo al ejemplo inicial del estudio de la personalidad animal) en un futuro se constituya como una línea de investigación establecida y que no despierte cierto tipo de críticas. Llegados a este punto conviene también comentar brevemente que la propia herramienta de evaluación de trastornos mentales humanos aquí adaptada (el DSM, por sus siglas en inglés), no está exenta de limitaciones. Son numerosas las críticas a las que está sometida dicha herramienta entre las que se incluyen: (a) que no se evalúa la validez del método, y en ocasiones, ni siquiera la fiabilidad queda demostrada, (b) que se analizan los síntomas, pero se hace escasa o nula atención a las causas o (c) que favorece el exceso de diagnóstico (incluyendo variantes normales, bajo la etiqueta de trastorno mental) debido a conflictos de intereses con la industria farmacéutica (Khoury, Langer y Pagnini, 2014; Kirk y Kutchins, 1992; Vanheule, 2014). A pesar de ello, el DSM se establece —junto con el ICD (*International Classification of Diseases*)— como la herramienta de evaluación psiquiátrica más ampliamente utilizada. Por ello, y ante la ausencia de una herramienta alternativa más actual, pero sobre todo considerando además que los escasos estudios en el ámbito realizados con primates no humanos han utilizado el DSM, decidimos utilizarlo como método de evaluación para nuestra adaptación. Por último, —y de manera similar a lo expuesto para el instrumento de evaluación de psicopatologías— la herramienta de evaluación de bienestar en orcas (Artículo 3) está sujeta a las mismas características de creación, que comprende tanto haber sido desarrollado por expertos, como incluir un amplio espectro de características relacionadas con el bienestar tanto positivo como negativo de las orcas (interacciones sociales, salud física, comportamientos normales y anormales, interacción con el medio, logro de objetivos, relaciones positivas o relaciones con humanos, entre otros). No obstante, también podría ser criticada por su subjetividad. Por tanto sería interesante que ambas herramientas se replicaran por otros investigadores que consideren otros criterios de inclusión-exclusión de ítems para su creación.

4.3. Conclusiones

En esta sección se especificarán las conclusiones más relevantes derivadas de esta Tesis doctoral. Los hallazgos de la presente investigación incrementan nuestra comprensión para ambas especies en diversos ámbitos de su psicología que incluyen la personalidad, el bienestar, la felicidad y los trastornos mentales.

Personality in sanctuary-housed chimpanzees: A comparative approach of psychobiological and penta-factorial human models [Estudio 1]

- Los resultados obtenidos para el modelo Psicobiológico de Eysenck (PEN) revelaron una estructura de personalidad compuesta por tres factores: Extraversión, Neuro-psicoticismo y Dominancia
- El modelo Psicobiológico de Eysenck (PEN) se ha mostrado como una herramienta útil y breve en la evaluación de la personalidad en chimpancés.
- Los resultados obtenidos para el modelo de cinco factores (FFM) constataron una estructura de personalidad formada por cuatro factores: Dominancia, Extraversión, Responsabilidad-Amabilidad y Responsabilidad-Apertura.
- El modelo de cinco factores (FFM) presenta una estructura diferente a la obtenida para otros estudios con chimpancés, posiblemente debido al tipo de muestra.

- Ambos modelos muestran estructuras de personalidad muy similares a las obtenidas en humanos, con la presencia de algunos factores especie-específicos para chimpancés.

Personality in captive killer whales (*Orcinus orca*): A rating approach based on the Five-Factor Model [Estudio 2]

- La personalidad de las orcas está compuesta por cuatro factores: Extraversión, Responsabilidad-amabilidad, Dominancia y Cuidado.
- La estructura de personalidad en orcas, es similar a la obtenida para humanos y chimpancés.
- Las similitudes entre estructuras de personalidad, podrían ser explicados desde una perspectiva convergente.

Welfare of captive killer whales is related with personality and subjective well-being [Estudio 3]

- Las orcas con una personalidad más dominante, son más felices y presentan mayores valores para los factores de Bienestar general, Sociabilidad, Nerviosismo y Comunicación, del cuestionario de bienestar.
- Las orcas más felices presentan valores más elevados para los factores de Bienestar general y Sociabilidad del cuestionario de bienestar.
- La utilidad del cuestionario de bienestar ha quedado validada por la presencia de correlaciones con los factores de los cuestionarios de personalidad y felicidad.
- Las similitudes detectadas entre primates y cetáceos en este ámbito podrían ser explicadas a través de mecanismos de evolución convergente.

Diagnosing psychopathologies in ex-pet and ex-performer chimpanzees: A comparative procedure based on the Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders (DSM) [Estudio 4]

- El *Chimpanzee Psychopathology Questionnaire* (CPQ) es una herramienta útil de diagnóstico de trastornos mentales en chimpancés, ya que presenta tanto validez como fiabilidad.
- El CPQ detectó ocho categorías de diagnóstico: Trastornos destructivos del control de los impulsos y de la conducta, trastornos de ansiedad, trastornos bipolares y trastornos relacionados, trastornos parafilicos, trastornos depresivos, trastornos relacionados con ansiedad, traumas y factores estresantes, trastornos derivados de traumas y trastornos desinhibidos.
- Las categorías de diagnóstico son similares a sus equivalentes humanas.
- Los resultados evidencian que el uso de chimpancés como mascotas, en el ámbito del espectáculo y en zoológicos que no cumplen los requisitos mínimos de bienestar puede tener un impacto significativo sobre su salud mental.
- La herramienta de diagnóstico puede facilitar la elección del tratamiento más adecuado en cada caso, mejorando así la calidad de vida de los individuos y permitiendo monitorizar su bienestar y evolución a lo largo del tiempo.
- Los datos empíricos obtenidos pueden servir para concienciar al público de las consecuencias derivadas del uso de chimpancés como mascotas, en espectáculos y en zoológicos que no cumplen los criterios mínimos de bienestar.

- La presencia de trastornos mentales en chimpancés utilizados como mascotas, en espectáculos y en ciertos zoológicos —que incumplen los criterios mínimos de bienestar— podrían traducirse en un cambio en el marco legal de protección —especialmente en relación a sus usos, manejo y tenencia— de la especie.
- Este tipo de investigaciones pueden aportar un punto de vista complementario para el estudio de la salud mental desde un punto de vista evolucionista y comparado.

Bioética de primates no humanos. Diagnóstico de trastornos mentales como argumento para un trato ético completo hacia chimpancés utilizados en espectáculos y como mascotas [Estudio 5]

- La presencia de trastornos mentales en chimpancés utilizados como mascotas y en espectáculos, justifica un trato ético hacia la especie.

4.3. Direcciones futuras

Los resultados presentados en esta Tesis doctoral, así como aquellos aspectos que no han sido abordados en la misma, invitan a continuar con una serie de investigaciones con el fin de aumentar los conocimientos en ambas especies sobre los constructos psicológicos analizados y sus relaciones. A continuación, se enumeran los ámbitos más relevantes susceptibles de ser continuados en investigaciones futuras.

Uno de los aspectos más relevantes de esta Tesis doctoral, ha sido el de crear por primera vez una herramienta de diagnóstico de trastornos mentales para una especie no humana. Por tanto, el primer aspecto que debería ser abordado en investigaciones futuras es el de **replicar el estudio de diagnóstico de trastornos mentales en una mayor muestra de chimpancés e incluso en otras especies de primates**, con la finalidad última de aumentar el conocimiento en este ámbito tan escasamente estudiado.

También sería interesante que en futuros estudios se buscasen **correlaciones entre las herramientas cualitativas evaluadas en esta Tesis con comportamientos observados, que sean obtenidos mediante metodología coding**. Dicha aproximación resultaría especialmente relevante para algunas de las nuevas herramientas cualitativas implementadas en esta Tesis, ayudando por tanto a incrementar aún más su utilidad. Además, dicha aproximación aportaría interesantes resultados en relación a la identificación de los indicadores comportamentales relacionados con las psicopatologías y el bienestar (p.e., Kummrow y Brüne, 2018; Minero et al., 2016).

De igual manera, sería conveniente que el cuestionario de **evaluación de bienestar** diseñado para orcas **sea aplicado también en chimpancés**. Aunque nuestro estudio en chimpancés (Robinson et al., 2017) evalúa personalidad, felicidad y bienestar, así como sus interacciones, el cuestionario de bienestar no es tan extenso como el diseñado para nuestro estudio con orcas. Por tanto, dicha aproximación ayudaría a comprender de una manera más amplia cuáles son los aspectos del bienestar relacionados con la personalidad y la felicidad en la especie.

Asimismo, sería muy interesante **aplicar un cuestionario de diagnóstico de trastornos mentales en orcas** similar al desarrollado para chimpancés. Debido a su

complejidad cognitiva la especie podría ser susceptible de desarrollar trastornos mentales (Maple y Segura, 2017), por lo que aunque aún están sin diagnosticar, algunos estudios apuntan a una posible presencia de los mismos (Griffin, 2018). Este tipo de estudios resultan especialmente remarcables en un ámbito tan escasamente representado como es el diagnóstico de psicopatologías en especies no humanas. Además, esta aproximación, serviría en última instancia, para aportar argumentos empíricos para un consecuente **trato ético hacia las orcas, similar al expuesto para chimpancés**. De igual manera, este cuestionario podría ser **aplicado a otras especies complejas o sujetas a situaciones desfavorables**, para en consecuencia **conseguir un trato ético** hacia los mismos.

Extender el **estudio de personalidad a otras especies de cetáceos** resulta especialmente remarcable dentro de las direcciones futuras. En primer lugar, podría aportar resultados muy interesantes desde un punto de vista evolutivo tal y como ha sucedido con otras especies (Gartner et al., 2016; Weiss, Adams, Widdig, et al., 2011). En segundo lugar, los estudios con cetáceos en cautividad siguen siendo escasos (Hill y Lackups, 2010) y la presencia de estos sujetos en cautividad podría servir para aumentar el conocimiento de la especie, bajo condiciones de control humano.

Además, queda pendiente que en futuras investigaciones se analicen las **relaciones entre personalidad y psicopatologías en chimpancés**. Un gran número de investigaciones en humanos están evidenciado la relación entre tales ámbitos (para una revisión véase Kotov, Gamez, Schmidt y Watson, 2010; Latzman, Green y Fernandes, 2017) por lo que ciertos estudios promueven la implantación de este tipo de aproximaciones en chimpancés (Latzman, Green y Fernandes, 2017).

Asimismo, futuras investigaciones podrían abordar de manera más completa los principales ámbitos de estudio de esta Tesis, analizando las **relaciones entre personalidad, psicopatologías, bienestar y felicidad tanto en chimpancés, como en orcas**. Dicha aproximación permitiría adquirir una mayor comprensión sobre los patrones representativos de tales constructos psicológicos que permitiera comprender en última instancia la evolución de la mente y la conducta humana.

Por último, sería conveniente continuar con la **búsqueda de convergencias comportamentales entre primates y cetáceos**. La finalidad última es la de adquirir una mayor comprensión sobre cuáles son los mecanismos ecológicos y evolutivos implicados en la adquisición de estrategias similares entre dos especies filogenéticamente tan distantes que puedan servir a su vez como modelo del proceso de hominización conductual en nuestra especie.

Referencias

- Abramson, J. Z., Hernandez-Lloreda, V., Call, J., y Colmenares, F. (2013). Experimental evidence for action imitation in killer whales (*Orcinus orca*). *Animal Cognition*, 16(1), 11-22. doi:10.1007/s10071-012-0546-2
- Agoramoorthy, G., y Hsu, M. J. (2005). Use of nonhuman primates in entertainment in Southeast Asia. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 8(2), 141-149. doi:10.1207/s15327604jaws0802_6
- Aiello, L. C., y Dunbar, R. I. M. (1993). Neocortex size, group size, and the evolution of language. *Current Anthropology*, 34(2), 184-193. doi: 10.1086/204160
- Allman, J. M., Watson, K. K., Tetreault, N. A., y Hakeem, A. Y. (2005). Intuition and autism: a possible role for Von Economo neurons. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(8), 367-373. doi:10.1016/j.tics.2005.06.008
- American Psychiatric Association. (2013). *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders* (5th ed.). Washington, DC: Author. doi: 10.1176/appi.books.9780890425596
- Anderson, D. P., Nordheim, E. V., y Boesch, C. (2006). Environmental factors influencing the seasonality of estrus in chimpanzees. *Primates*, 47(1), 43-50. doi:10.1007/s10329-005-0143-y
- Anderson, D. P., Nordhelm, E. V., Moermond, T., Gone Bi, Z. B., y Boesch, C. (2005). Factors influencing tree phenology in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *Biotropica*, 37(4), 631-640. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.00080.x
- Anderson, J. R., y Gallup, G. G., Jr. (2015). Mirror self-recognition: a review and critique of attempts to promote and engineer self-recognition in primates. *Primates*, 56(4), 317-326. doi:10.1007/s10329-015-0488-9
- Arcadi, A. C. (1996). Phrase structure of wild chimpanzee pant hoots: Patterns of production and interpopulation variability. *American Journal of Primatology*, 39(3), 159-178. doi:10.1002/(SICI)1098-2345(1996)39:3<159::AID-AJP2>3.0.CO;2-Y
- Ashwell, K. W. (2008). Encephalization of Australian and New Guinean marsupials. *Brain, Behavior and Evolution*, 71(3), 181-199. doi:10.1159/000114406
- Au, W. W., Ford, J. K., Horne, J. K., y Allman, K. A. (2004). Echolocation signals of free-ranging killer whales (*Orcinus orca*) and modeling of foraging for chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Journal of the Acoustical Society of America*, 115(2), 901-909. doi:10.1121/1.1642628
- Augusto, J. F., Frasier, T. R., y Whitehead, H. (2017). Characterizing alloparental care in the pilot whale (*Globicephala melas*) population that summers off Cape Breton, Nova Scotia, Canada. *Marine Mammal Science*, 33(2), 440-456. doi:10.1111/mms.12377

- Association of Zoos and Aquariums [AZA] (2018). The accreditation standards and related policies. Recuperado de: <https://www.speakcdn.com/assets/2332/aza-accreditation-standards.pdf>
- Bailey, J. (2005). Non-human primates in medical research and drug development: a critical review. *Biogenic Amines*, 19(4), 235-256. doi: 10.1163/156939105774647385
- Bailey, J. (2008). An assessment of the role of chimpanzees in AIDS vaccine research. *Alternatives to laboratory animals*, 36(4), 381-428. doi: 10.1177/026119290803600403
- Bailey, J. (2009). An examination of chimpanzee use in human cancer research. *Alternatives to laboratory animals*, 37(4), 399-416. doi: 10.1177/026119290903700410
- Bailey, J. (2010). An assessment of the use of chimpanzees in hepatitis C research past, present and future: 1. Validity of the chimpanzee model. *Alternatives to laboratory animals*, 38(5), 387-418. doi: 10.1177/026119291003800501
- Bailey, J. (2011). Lessons from chimpanzee-based research on human disease: the implications of genetic differences. *Alternatives to laboratory animals*, 39(6), 527-540. doi: 10.1177/026119291103900608
- Bailey, J., Balcombe, J. y Capaldo, T. (2007). Chimpanzee Research: An Examination of its Contribution to Biomedical Knowledge and Efficacy in Combating Human Diseases, 47pp. Boston, MA, USA: New England Anti-Vivisection Society (Project R&R). Recuperado de: <http://www.releasechimps.org/flawed-science/dangerous-and-unnecessary/the-case-to-end-chimpanzee-research/> (Accedido 11.02.19).
- Bain, D. (1986) Acoustic behavior of *Orcinus*: Sequences, periodicity, behavioral correlates and an automated technique for call classification. En: B. C. Kirkevold y J. S. Lockard. (Eds.), *Behavioral biology of killer whales* (pp. 335-371) New York: A. R. Liss
- Baird, R. W. (2000). The killer whale—foraging specialisations and group hunting. En J. Mann, R. C. Connor, P. Tyack, y H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies* (pp. 127–153). Chicago: University of Chicago Press.
- Baird, R. W., y Dill, L. M. (1995). Occurrence and behaviour of transient killer whales: seasonal and pod-specific variability, foraging behaviour, and prey handling. *Canadian Journal of Zoology*, 73(7), 1300-1311. doi:10.1139/z95-154
- Baird, R. W., y Whitehead, H. (2000). Social organization of mammal-eating killer whales: group stability and dispersal patterns. *Canadian Journal of Zoology*, 78(12), 2096-2105. doi:10.1139/z00-155

- Ballance, L. T. (2018). Cetacean Ecology. En B. Wursig, K. Kovacs, y J. G. M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals* (Third ed.) (pp. 172-180). San Diego: Elsevier.
- Bard, K. A. (1995). Parenting in primates. En M. H. Bornstein (Ed.), *Handbook of parenting, Vol. 2: Biology and ecology of parenting*. (pp. 27-58). Hillsdale, NJ, US: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Barnes, L. G., Domning, D. P., y Ray, C. E. (1985). Status of studies on fossil marine mammals. *Mammal Science*, 1(1), 15-53. doi:10.1111/j.1748-7692.1985.tb00530.x
- Barongi, R., A. Finken, F., Parker, M., y Gusset, M. (Eds) (2015). *Committing to Conservation: The World Zoo and Aquarium Conservation Strategy*. Gland, Switzerland: WAZA
- Barrett-Lennard, L. G., y Ellis, G. (2001). *Population structure and genetic variability in northeastern Pacific killer whales: towards an assessment of population viability*: Canadian Science Advisory Secretariat Ottawa, Canada. Recuperado de: http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas/Csas/publications/ResDocs-DocRech/2001/2001_065_e.htm
- Bauer, G. B., y Johnson, C. M. (1994). Trained motor imitation by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Perceptual and Motor Skills*, 79(3 Pt 1), 1307-1315. doi:10.2466/pms.1994.79.3.1307
- Bearzi, M., y Stanford, C. B., (2007). Dolphins and African apes: Comparisons of sympatric socio-ecology. *Contributions to Zoology*, 76(4), 235-254. doi: 10.1163/18759866-07604003
- Bender, C. E., Herzing, D. L., y Bjorklund, D. F. (2009). Evidence of teaching in Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*) by mother dolphins foraging in the presence of their calves. *Animal Cognition*, 12(1), 43-53. doi:10.1007/s10071-008-0169-9
- Bergmuller, R., y Taborsky, M. (2010). Animal personality due to social niche specialisation. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(9), 504-511. doi:10.1016/j.tree.2010.06.012
- Berridge, K. C. (2003). Comparing the emotional brains of humans and other animals. En *Handbook of affective sciences*. (pp. 25-51). New York, NY, US: Oxford University Press.
- Berta, A., L. Sumich, J., Kovacs, K., Arend Folkens, P., y J. Adam, P. (2006). Cetacean Evolution and Systematics. En A. Berta y J. L. Sumich (Eds.), *Marine Mammals: Evolutionary biology* (pp. 51-87).
- Berta, A., Sumich, J. L., y Kovacs, K. M. (2006). *Marine Mammals: Evolutionary Biology, 2nd Ed.* San Diego: Academic Press.

- Bigg, M., Olesiuk, P., Ellis, G. M., Ford, J., y Balcomb, K. C. (1990). Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State. *Report of the International Whaling Commission*, 12, 383-405.
- Bigg, M. A., Ellis, G. M., Ford, J. K. B., y Balcomb, K. C. (1987). *Killer whales: A study of their identification, genealogy, and natural history in British Columbia and Washington State*. Nanaimo. Nanaimo, B.C., Canada.
- Birkett, L. P., y Newton-Fisher, N. E. (2011). How abnormal is the behaviour of captive, zoo-living chimpanzees?. *PloS one*, 6(6), e20101. doi: 10.1371/journal.pone.0020101
- Bloch, J. I., Fisher, D. C., Gingerich, P. D., Gunnell, G. F., Simons, E. L., y Uhen, M. D. (1997). Cladistic analysis and anthropoid origins. *Science*, 278(5346), 2134-2136. doi: 10.1126/science.278.5346.2134
- Bloch, J. I., Silcox, M. T., Boyer, D. M., y Sargis, E. J. (2007). New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 1159 – 1164. doi: 10.1073/pnas.0610579104
- Boddy, A. M., McGowen, M. R., Sherwood, C. C., Grossman, L. I., Goodman, M., y Wildman, D. E. (2012). Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(5), 981-994. doi:10.1111/j.1420-9101.2012.02491.x
- Boesch, C. (1991). Teaching among wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, 41(3), 530-532. doi:10.1016/S0003-3472(05)80857-7
- Boesch, C. (1993). Towards a new image of culture in wild chimpanzees? *Behavioral and Brain Sciences*, 16(3), 514-515. doi:10.1017/S0140525X00031277
- Boesch, C., y Boesch-Achermann, H. (2000). *The chimpanzees of the Tai Forest: Behavioural ecology and evolution*: Oxford University Press, USA.
- Boisserie, J.-R., Lihoreau, F., y Brunet, M. (2005). The position of Hippopotamidae within Cetartiodactyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 102(5), 1537-1541. doi:10.1073/pnas.0409518102
- Boran, J., y Heimlich, S. (1999). Social learning in cetaceans: Hunting, hearing and hierarchies. En H. Box y K. Gibson (Eds.), *Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bordnick, P. S., Thyer, B. A., y Ritchie, B. W. (1994). Feather picking disorder and trichotillomania: an avian model of human psychopathology. *Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry*, 25(3), 189-196. doi: 10.1016/0005-7916(94)90019-1

- Botreau, R., Gaborit, M., y Veissier, I. (2012). *Applying Welfare Quality® strategy to design a welfare assessment tool for foxes and mink farms*. Paper presented at the Proceedings of the Xth International Scientific Congress in fur animal production (pp. 460-468). Wageningen Academic Publishers, Wageningen.
- Bowles, A. E., Young, W. G. y Asper, E. D. (1988) Ontogeny of stereotyped calling of a killer whale calf, *Orcinus orca*, during her first year. *Rit Fiskideildar* 11, 251–75.
- Boyd, R., y Richerson, P. J. (1996). Why culture is common, but cultural evolution is rare. En *Evolution of social behaviour patterns in primates and man*. (pp. 77-93). New York, NY, US: Oxford University Press.
- Boyden, A., y Gemeroy, D. (1950). The relative position of the cetacea among the orders of mammalia as indicated by precipitin tests. *Zoologica : scientific contributions of the New York Zoological Society.*, 35(11), 145-151.
- Boyle, G. J., Saklofske, D. H., y Matthews, G. (Eds.). (2014). *Measures of personality and social psychological constructs*. Academic Press. doi: 10.1016/C2010-0-68427-6
- Bradburn, N. M. (1969). *The structure of psychological well-being*. Oxford, England: Aldine.
- Bradshaw, G. A., Yenkosky, J., y McCarthy, E. (2009). Avian affective dysregulation: psychiatric models and treatment for parrots in captivity. En Proceedings of the Association of Avian Veterinarians. 28th Annual Conference, Minnesota.
- Bradshaw, G. A., Capaldo, T., Lindner, L., y Grow, G. (2008). Building an inner sanctuary: complex PTSD in chimpanzees. *Journal of Trauma & Dissociation*, 9(1), 9-34. doi: 10.1080/15299730802073619
- Bradshaw, G. A., Capaldo, T., Lindner, L., y Grow, G. (2009). Developmental context effects on bicultural posttrauma self repair in chimpanzees. *Developmental Psychology*, 45(5), 1376-1388. doi:10.1037/a0015860
- Bradshaw, G. A., y Schore, A. N. (2007). How elephants are opening doors: Developmental neuroethology, attachment and social context. *Ethology*, 113(5), 426-436. doi:10.1111/j.1439-0310.2007.01333.x
- Bradshaw, G. A., Schore, A. N., Brown, J. L., Poole, J. H., y Moss, C. J. (2005). Elephant breakdown. *Nature*, 433(7028), 807-807. doi:10.1038/433807a
- Brammer, R. (2015). Activism and antagonism: The 'Blackfish' effect. *Screen education*(76), 72. Recuperado de: <https://search.informit.com.au/documentSummary;dn=096112996165527;res=IE>
LLCC

- Brault, S., y Caswell, H. (1993). Pod-Specific Demography of Killer Whales (*Orcinus orca*). *Ecology*, 74(5), 1444-1454. doi:10.2307/1940073
- Bremner, J. D. (2005). Effects of traumatic stress on brain structure and function: relevance to early responses to trauma. *Journal of Trauma & Dissociation*, 6(2), 51-68. doi:10.1300/J229v06n02_06
- Brosnan, S. F. (2013). Justice- and fairness-related behaviors in nonhuman primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(Supplement 2), 10416-10423. doi:10.1073/pnas.1301194110
- Brosnan, S. F., Newton-Fisher, N. E., y van Vugt, M. (2009). A melding of the minds: when primatology meets personality and social psychology. *Personality and Social Psychology Review*, 13(2), 129-147. doi:10.1177/1088868309335127
- Brown, B. (2018). Exploring Temperament in Beluga Whale Calves (*Delphinapterus leucas*). Dissertations. 1599. <https://aquila.usm.edu/dissertations/1599>
- Brown, J. C., Hodgins-Davis, A., y Miller, P. J. (2006). Classification of vocalizations of killer whales using dynamic time warping. *Journal of the Acoustical Society of America*, 119(3), E134-40. doi:10.1121/1.2166949
- Brüne, M., Brüne-Cohrs, U., y McGrew, W. C. (2004). Psychiatric treatment for great apes? *Science*, 306(5704), 2039. doi:10.1126/science.306.5704.2039b
- Brüne, M., Brüne-Cohrs, U., McGrew, W. C., y Preuschoft, S. (2006). Psychopathology in great apes: Concepts, treatment options and possible homologies to human psychiatric disorders. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30(8), 1246-1259. doi: 10.1016/j.neubiorev.2006.09.002
- Budaev, S. (2000). The dimensions of personality in humans and other animals: A comparative and evolutionary perspective. Manuscrito no publicado. Moscow
- Buss, D. M., y Craik, K. H. (1985). Why not measure that trait? Alternative criteria for identifying important dispositions. *Journal of Personality and Social Psychology*, 48, 934-946. doi: 10.1037/0022-3514.48.4.934
- Butti, C., Sherwood, C. C., Hakeem, A. Y., Allman, J. M., y Hof, P. R. (2009). Total number and volume of Von Economo neurons in the cerebral cortex of cetaceans. *Journal of Comparative Neurology*, 515(2), 243-259. doi:10.1002/cne.22055
- Byrne, R. W., y Bates, L. A. (2010). Primate social cognition: uniquely primate, uniquely social, or just unique? *Neuron*, 65(6), 815-830. doi:10.1016/j.neuron.2010.03.010
- Byrne, R. W., Bates, L. A., y Moss, C. J. (2009). Elephant cognition in primate perspective. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 4, 65-79. doi:10.3819/ccbr.2009.40009

- Byrne, R. W., y Whiten, A. (Eds.). (1988). *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*. New York, NY, US: Clarendon Press/Oxford University Press
- Caine, N. G., Earle, H., y Reite, M. (1983). Personality traits of adolescent pig-tailed monkeys (*Macaca nemestrina*): An analysis of social rank and early separation experience. *American Journal of Primatology*, 4(3), 253-260. doi:10.1002/ajp.1350040304
- Caldecott, J. y Miles, L. (2005). *World atlas of great apes and their conservation*. Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press,
- Call, J., y Tomasello, M. (2008). Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(5), 187-192. doi: 10.1016/j.tics.2008.02.010
- Campbell, D. T., y Fiske, D. W. (1959). Convergent and discriminant validation by the multitrait-multimethod matrix. *Psychological Bulletin*, 56(2), 81-105. doi:10.1037/h0046016
- Cantor, N., y Sanderson, C. A. (1999). Life task participation and well-being: The importance of taking part in daily life. En D. Kahneman, E. Diener, & N. Schwarz (Eds.). *Well-being: The foundations of hedonic psychology*. (pp. 230-243). New York, NY, US: Russell Sage Foundation.
- Capaldo, T., y Bradshaw, G. A. (2011). The bioethics of great ape well-being: Psychiatric injury and duty of care. Ann Arbor, MI: Animals and Society Institute
- Capitanio, J. P. (1999). Personality dimensions in adult male rhesus macaques: prediction of behaviors across time and situation. *American Journal of Primatology*, 47(4), 299-320. doi:10.1002/(SICI)1098-2345(1999)47:4<299::AID-AJP3>3.0.CO;2-P
- Carenzi, C., y Verga, M. (2009). Animal welfare: review of the scientific concept and definition. *Italian Journal of Animal Science*, 8(sup1), 21-30. doi:10.4081/ijas.2009.s1.21
- Carere, C., y Locurto, C. (2015). Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*, 57(4), 491-498. doi:10.1093/czoolo/57.4.491
- Carere, C., y Maestripieri, D. (2013). *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*: University of Chicago Press.
- Caro, T. M., y Hauser, M. D. (1992). Is there teaching in nonhuman animals? *The quarterly review of biology*, 67(2), 151-174. doi: 10.1086/417553

- Caspi, A., Roberts, B. W., y Shiner, R. L. (2005). Personality development: stability and change. *Annual Review of Psychology*, 56, 453-484. doi: 10.1146/annurev.psych.55.090902.141913
- Chapman, C. A., White, F. J., y Wrangham, R. W. (1994). Party size in chimpanzees and bonobos: a reevaluation of theory based on two similarly forested sites. En R. W. Wrangham, W.C. McGrew, F.B.M. de Waal, P.G. Heltne (Ed.), *Chimpanzee cultures* (pp. 41-57). Cambridge: Harvard University Press.
- Chester, S. G. B., Bloch, J. I., Boyer, D. M., y Clemens, W. A. (2015). Oldest known euarchontan tarsals and affinities of Paleocene *Purgatorius* to Primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(5), 1487-1492. doi:10.1073/pnas.1421707112
- China, A. (2017). Is Cetacean Intelligence Special? New Perspectives on the Debate. *Entropy*, 19(10), 543. doi: 10.3390/e19100543
- Chivers, S. J. (2009). Cetacean life history. En W. F. Perrin, B. Würsig, y J. G. M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)* (pp. 215-220). London: Academic Press.
- Clegg, I. L. K., Borger-Turner, J. L., y Eskelinen, H. C. (2015). C-Well: The development of a welfare assessment index for captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Animal Welfare*, 24(3), 267-282. doi: 10.7120/09627286.24.3.267
- Clegg, I. L., y Butterworth, A. (2017). Assessing the welfare of cetacea. En A. Butterworth (Ed.). *Marine Mammal Welfare: Human induced change in the marine environment and its impacts on marine mammal welfare* (pp. 183-214). Cham, Switzerland: Springer, Nature.
- Clegg, I. L. K., Van Elk, C. E., y Delfour, F. (2017). Applying welfare science to bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Animal Welfare*, 26(2), 165-176. doi: 10.7120/09627286.26.2.165
- Clemens, W. A. (1974). *Purgatorius*, an early paromomyid primate (Mammalia). *Science*, 184(4139), 903-905. doi: 10.1126/science.184.4139.903
- Coghlan, A. (2006). Whales get emotional. *New Scientist*, 192(2580), 6-7. doi: 10.1016/S0262-4079(06)61232-3
- Collins, F. S. (2015). NIH will no longer support biomedical research on chimpanzees. *National Institutes of Health*. Disponible en: <https://www.nih.gov/about-nih/who-we-are/nih-director/statements/nih-will-no-longer-support-biomedical-research-chimpanzees>
- Connor, R. C. (2000). Group living in whales and dolphins. En J. Mann, R. C. Connor, P. L. Tyack, y H. Whitehead (Eds.), *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales* (pp. 199-218). Chicago, USA: The University of Chicago Press.

- Connor, R. C., Mann, J., Tyack, P. L., y Whitehead, H. (1998). Social evolution in toothed whales. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(6), 228-232. doi: 10.1016/S0169-5347(98)01326-3
- Connor, R. C., y Norris, K. S. (1982). Are Dolphins Reciprocal Altruists? *The American Naturalist*, 119(3), 358-374. doi: 10.1086/283915
- Costa, P. T., Jr., y McCrae, R. R. (1980). Influence of extraversion and neuroticism on subjective well-being: happy and unhappy people. *Journal of Personality and Social Psychology*, 38(4), 668-678. doi: 10.1037/0022-3514.38.4.668
- Crawford, M. P. (1938). A behavior rating scale for young chimpanzees. *Journal of Comparative Psychology*, 26(1), 79-92. doi:10.1037/h0054503
- Cunha, H. A., Moraes, L. C., Medeiros, B. V., Lailson-Brito, J., Jr., da Silva, V. M. F., Solé-Cava, A. M., y Schrago, C. G. (2011). Phylogenetic status and timescale for the diversification of *Steno* and *Sotalia* dolphins. *PloS ONE*, 6(12), e28297. doi:10.1371/journal.pone.0028297
- Czycholl, I., Büttner, K., y Krieter, J. (2015). Review of the assessment of animal welfare with special emphasis on the "Welfare Quality® animal welfare assessment protocol for growing pigs". *Archives Animal Breeding*, 58(2), 237-249. doi:10.5194/aab-58-237-2015.
- D'Amore, D., Úbeda, Y., Ballesta, S. y Llorente, M. (2015). Aesthetics in primate paints. *Folia Primatologica*, 86(4), 235-386. doi: 10.1159/000435825
- Dahlheim, M. E., y Heyning, J. E. (1998). Killer whale *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758). En: S.H. Ridgway y R. Harrison (Eds.). *Handbook of Marine Mammals, Volume 6: The Second Book of Dolphins and Porpoises*, (pp. 281-309). Academic Press, San Diego.
- Dall, S., y Griffith, S. (2014). An empiricist guide to animal personality variation in ecology and evolution. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2(3). doi:10.3389/fevo.2014.00003
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., y McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7(8), 734-739. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x
- Dawkins, M. S. (2003). Behaviour as a tool in the assessment of animal welfare. *Zoology (Jena)*, 106(4), 383-387. doi:10.1078/0944-2006-00122
- Dawkins, M. S. (2004). Using behaviour to assess animal welfare. *Animal Welfare*, 13(Suppl), S3-S7.
- de Bruyn, P. J., Tosh, C. A., y Terauds, A. (2013). Killer whale ecotypes: is there a global model? *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 88(1), 62-80. doi:10.1111/j.1469-185X.2012.00239.x

- de Magalhães, J. P., Costa, J., y Toussaint, O. (2005). HAGR: the human ageing genomic resources. *Nucleic acids research*, 33(suppl_1), D537-D543. doi: 10.1093/nar/gki017
- de Waal, F. B. M. (1982). *Chimpanzee politics: Power and sex among apes*. London: Jonathan Cape.
- de Waal, F.B.M. (1996). *Good natured*. Cambridge, MA: Harvard University Press
- de Waal, F. (2007). *Chimpanzee politics: Power and sex among apes*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Deecke, V. B. (1998) Stability and change of killer whale (*Orcinus orca*) dialects. Master of Science thesis, University of British Columbia, Vancouver, Canada
- Deecke, V. B., Ford, J. K. B., y Slater, P. J. B. (2005). The vocal behaviour of mammal-eating killer whales: communicating with costly calls. *Animal Behaviour*, 69(2), 395-405. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.04.014
- Deecke, V. B., Ford, J. K. B., y Spong, P. (2000). Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. *Animal Behaviour*, 60(5), 629-638. doi: 10.1006/anbe.2000.1454
- Dehon, C., y Scheeringa, M. S. (2006). Screening for preschool posttraumatic stress disorder with the Child Behavior Checklist. *Journal of Pediatric Psychology*, 31(4), 431-435. doi:10.1093/jpepsy/jsj006
- Delfour, F., y Marten, K. (2001). Mirror image processing in three marine mammal species: killer whales (*Orcinus orca*), false killer whales (*Pseudorca crassidens*) and California sea lions (*Zalophus californianus*). *Behavioural Processes*, 53(3), 181-190. doi: 10.1016/S0376-6357(01)00134-6
- DeNeve, K. M., y Cooper, H. (1998). The happy personality: a meta-analysis of 137 personality traits and subjective well-being. *Psychological Bulletin*, 124(2), 197-229. doi: 10.1037/0033-2909.124.2.197
- Diener, E. (1984). Subjective well-being. *Psychological Bulletin*, 95(3), 542-575. doi:10.1037/0033-2909.95.3.542
- Diener, E. (1998). Subjective well-being and personality. En *Advanced personality*. (pp. 311-334). New York, NY, US: Plenum Press.
- Diener, E., y Chan, M. Y. (2011). Happy people live longer: Subjective well-being contributes to health and longevity. *Applied Psychology: Health and Well-Being*, 3(1), 1-43. doi:10.1111/j.1758-0854.2010.01045.x
- Diener, E., y Diener, M. (1995). Cross-cultural correlates of life satisfaction and self-esteem. *Journal of Personality and Social Psychology*, 68(4), 653-663. doi: 10.1037/0022-3514.68.4.653

- Diener, E., y Emmons, R. A. (1984). The independence of positive and negative affect. *Journal of Personality and Social Psychology*, 47(5), 1105-1117. doi:10.1037/0022-3514.47.5.1105
- Diener, E., Suh, E. M., Lucas, R. E., y Smith, H. L. (1999). Subjective well-being: Three decades of progress. *Psychological Bulletin*, 125(2), 276-302. doi:10.1037/0033-2909.125.2.276
- Dixson, A. (2015). Primate sexuality. En A. Bolin y P. Whelehan (Ed.), *The international encyclopedia of human sexuality* (pp. 861-1042). New York: Wiley.
- Duffield, D. A., Odell, D. K., McBain, J. F., y Andrews, B. (1995). Killer whale (*Orcinus orca*) reproduction at Sea World. *Zoo Biology*, 14(5), 417-430. doi:10.1002/zoo.1430140504
- Dunbar, R. I. M. (1992). Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 22(6), 469-493. doi:10.1016/0047-2484(92)90081-J
- Dunbar, R. I. M. (1995). Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *Journal of Human Evolution*, 28(3), 287-296. doi:10.1006/jhev.1995.1021
- Dunbar, R. I. M., y Bever, J. (1998). Neocortex size predicts group size in carnivores and some insectivores. *Ethology*, 104(8), 695-708. doi:10.1111/j.1439-0310.1998.tb00103.x
- Duncan, I. J. H., y Fraser, A. F. (1997). Understanding animal welfare. En M. C. Appleby & B. O. Hughes (Eds.), *Animal Welfare* (pp. 19-31). Wallingford: CABI Publishing.
- Dutton, D. M. (2008). Subjective assessment of chimpanzee (*Pan troglodytes*) personality: reliability and stability of trait ratings. *Primates*, 49(4), 253-259. doi:10.1007/s10329-008-0094-1
- Dutton, D. M., Clark, R. A., y Dickins, D. W. (1997). Personality in Captive Chimpanzees: Use of a Novel Rating Procedure. *International Journal of Primatology*, 18(4), 539-552. doi:10.1023/a:1026311222491
- Elias, H., y Schwartz, D. (1969). Surface areas of the cerebral cortex of mammals determined by stereological methods. *Science*, 166(3901), 111-113. doi:10.1126/science.166.3901.111
- Ellis, S., Franks, D. W., Natrass, S., Currie, T. E., Cant, M. A., Giles, D., . . . Croft, D. P. (2018). Analyses of ovarian activity reveal repeated evolution of post-reproductive lifespans in toothed whales. *Scientific Reports*, 8(1), 12833. doi:10.1038/s41598-018-31047-8

- Emery, N. J., y Clayton, N. S. (2004a). Comparing the complex cognition of birds and primates. En L. J. Rogers & G. Kaplan (Eds.), *Comparative Vertebrate Cognition: Are Primates Superior to Non-Primates?* (pp. 3-55). Boston, MA: Springer US.
- Emery, N. J., y Clayton, N. S. (2004b). The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, *306*(5703), 1903-1907. doi:10.1126/science.1098410
- Emery, N. J., y Clayton, N. S. (2009). Tool use and physical cognition in birds and mammals. *Current Opinion in Neurobiology*, *19*(1), 27-33. doi: 10.1016/j.conb.2009.02.003
- Emery, T. M., Jones, J. H., Pusey, A. E., Brewer-Marsden, S., Goodall, J., Marsden, D., . . . Wrangham, R. W. (2007). Aging and fertility patterns in wild chimpanzees provide insights into the evolution of menopause. *Current biology : CB*, *17*(24), 2150-2156. doi:10.1016/j.cub.2007.11.033
- Emmons, R. A., y Diener, E. (1985). Factors predicting satisfaction judgments: A comparative examination. *Social Indicators Research*, *16*(2), 157-167. doi:10.1007/bf00574615
- Emmons, R. A., y Diener, E. (1986). An interactional approach to the study of personality and emotion. *Journal of Personality*, *54*(2), 371-384. doi:10.1111/j.1467-6494.1986.tb00400.x
- Evans, W. E. (1973). Echolocation by marine delphinids and one species of fresh-water dolphin. *Journal of the Acoustical Society of America*, *54*(1), 191-199. doi:10.1121/1.1913562
- Eysenck, H. J., y Eysenck, S. B. G. (1964). *Manual of the Eysenck Personality Inventory*. London: University of London Press.
- Eysenck, H. J., y Eysenck, S. B. G. (2013). *Personality structure and measurement (psychology revivals)*. Routledge.
- Fabrega, H., Jr. (2006). Making sense of behavioral irregularities of great apes. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *30*(8), 1260-1273; discussion 1274-1267. doi:10.1016/j.neubiorev.2006.09.004
- Ferdowsian, H., Durham, D., y Brüne, M. (2013). Mood and anxiety disorders in chimpanzees (*pan troglodytes*): A response to Rosati et al. (2012). *Journal of Comparative Psychology*, *127*(3), 337-340. doi:10.1037/a0032823
- Ferdowsian, H. R., Durham, D. L., Johnson, C. M., Brüne, M., Kimwele, C., Kranendonk, G., . . . Ajarova, L. (2012). Signs of generalized anxiety and compulsive disorders in chimpanzees. *Journal of Veterinary Behavior*, *7*(6), 353-361. doi: 10.1016/j.jveb.2012.01.006

- Ferdowsian, H. R., Durham, D. L., Kimwele, C., Kranendonk, G., Otali, E., Akugizibwe, T., . . . Johnson, C. M. (2011). Signs of mood and anxiety disorders in chimpanzees. *PLoS one*, 6(6), e19855-e19855. doi:10.1371/journal.pone.0019855
- Finarelli, J. A., y Flynn, J. J. (2007). The evolution of encephalization in caniform carnivorans. *Evolution*, 61(7):1758-72. doi: 10.1111/j.1558-5646.2007.00131.x
- Fitzgerald, E. M. G. (2012). Possible neobalaenid from the Miocene of Australia implies a long evolutionary history for the pygmy right whale *Caperea marginata* (Cetacea, Mysticeti). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(4), 976-980. doi:10.1080/02724634.2012.669803
- Fleagle, J. G. (2013). *Primate adaptation and evolution* (3rd Ed.). New York: Academic press.
- Fleming, P. A., Wickham, S. L., Stockman, C. A., Verbeek, E., Matthews, L., y Wemelsfelder, F. (2015). The sensitivity of QBA assessments of sheep behavioural expression to variations in visual or verbal information provided to observers. *Animal*, 9(5), 878-887. doi:10.1017/S1751731114003164
- Foote, A. D., Griffin, R. M., Howitt, D., Larsson, L., Miller, P. J., y Hoelzel, A. R. (2006). Killer whales are capable of vocal learning. *Biology Letters*, 2(4), 509-512. doi:10.1098/rsbl.2006.0525
- Ford, J. K. (2009). Killer whale: *Orcinus orca*. En *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 650-657): Elsevier.
- Ford, J. K. B. (1989). Acoustic behaviour of resident killer whales (*Orcinus orca*) off Vancouver Island, British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 67(3), 727-745. doi:10.1139/z89-105
- Ford, J. K. B. (1991). Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 1454-1483.
- Ford, J. K. B. (2002). Killer Whale *Orcinus orca*. En W. F. Perrin, B. Würsig, & J. G. M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 669-676). San Diego: Academic Press.
- Ford, J. K. B., Ellis, G. M., Barrett-Lennard, L. G., Morton, A. B., Palm, R. S., y Balcomb, K. C. (1998). Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology*, 76, 1456-1471. doi: 10.1139/z98-089
- Fordyce, R. E. (2002). Cetacean evolution. En W. F. Perrin, B. Würsig, & J. G. M. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 214-220). San Diego: Academic Press.

- Fordyce, R. E., y Barnes, L. G. (1994). The evolutionary history of whales and dolphins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 22(1), 419-455. doi:10.1146/annurev.ea.22.050194.002223
- Fordyce, R. E., y de Muizon, C. (2001). Evolutionary history of cetaceans: a review. En M. J. M. & B. V. D. (Eds.), *Secondary adaptation to life in the water* (pp. 169-233). Munich: Verlag Friedrich Pfeil.
- Forney, K. A., y Wade, P. (2006). Worldwide distribution and abundance of killer whales. En R. L. B. J. A. Estes, Jr., D. P. DeMaster, D. F. Doak and T. M. Williams (Ed.), *Whales, Whaling and Ocean Ecosystems* (pp. 145-162): University of California Press.
- Fox, R. C., y Scott, C. S. (2011). A new, early Puercan (earliest Paleocene) species of *Purgatorius* (Plesiadapiformes, Primates) from Saskatchewan, Canada. *Journal of Paleontology*, 85(3), 537-548. doi: 10.1666/10-059.1
- Fraser, D. (1995). Science, values and animal welfare: exploring the 'inextricable connection'. *Animal Welfare*, 4(2), 103-117.
- Fraser, D. (1999). Animal ethics and animal welfare science: bridging the two cultures. *Applied Animal Behaviour Science*, 65(3), 171-189. doi: 10.1016/S0168-1591(99)00090-8
- Fraser, D. (2008). The role of the veterinarian in animal welfare. Animal welfare: too much or too little? Abstracts of the 21st Symposium of the Nordic Committee for Veterinary Scientific Cooperation (NKVet). Vaerløse, Denmark. September 24-25, 2007. *Acta veterinaria Scandinavica*, 50 Suppl 1(Suppl 1), S1-S12. doi:10.1186/1751-0147-50-S1-S1
- Fraser, D., Weary, D.M., Pajor, E.A. y Milligan, B.N. (1997). A scientific conception of animal welfare that reflects ethical concerns. *Animal Welfare*, 6, 187-205.
- Freeman, H., Gosling, S. D., y Schapiro, S. J. (2011). Comparison of methods for assessing personality in nonhuman primates. En *Personality and temperament in nonhuman primates*. (pp. 17-40). New York, NY, US: Springer Science + Business Media.
- Freeman, H. D., Brosnan, S. F., Hopper, L. M., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., y Gosling, S. D. (2013). Developing a comprehensive and comparative questionnaire for measuring personality in chimpanzees using a simultaneous top-down/bottom-up design. *American Journal of Primatology*, 75(10), 1042-1053. doi:10.1002/ajp.22168
- Freeman, H. D., y Gosling, S. D. (2010). Personality in nonhuman primates: a review and evaluation of past research. *American Journal of Primatology*, 72(8), 653-671. doi:10.1002/ajp.20833
- Freeman, H. D., y Ross, S. R. (2014). The impact of atypical early histories on pet or performer chimpanzees. *PeerJ*, 2, e579. doi:10.7717/peerj.579

- Freeman, L. M., Rodenberg, C., Narayanan, A., Olding, J., Gooding, M. A., y Koochaki, P. E. (2016). Development and initial validation of the Cat Health and Wellbeing (CHEW) Questionnaire: a generic health-related quality of life instrument for cats. *Journal of Feline Medicine & Surgery*, 18(9), 689-701. doi:10.1177/1098612x16657386
- Frick, E. E., de Vere, A. J., y Kuczaj, S. A. (2017). What do we want to know about personality in marine mammals? En J. Vonk, A. Weiss, & S. A. Kuczaj (Eds.), *Personality in Nonhuman Animals* (pp. 237-253). Cham: Springer International Publishing.
- Gagneux, P., Moore, J. J., y Varki, A. (2005). The ethics of research on great apes. *Nature*, 437(7055), 27-29. doi:10.1038/437027a
- Gallup, G. G. (1970). Chimpanzees: self-recognition. *Science*, 167(3914), 86-87. doi:10.1126/science.167.3914.86
- Gartner, M. C., Powell, D. M., y Weiss, A. (2014). Personality structure in the domestic cat (*Felis silvestris catus*), Scottish wildcat (*Felis silvestris grampia*), clouded leopard (*Neofelis nebulosa*), snow leopard (*Panthera uncia*), and African lion (*Panthera leo*): A comparative study. *Journal of Comparative Psychology*, 128(4), 414. doi:10.1037/a0037104.
- Gartner, M. C., Powell, D. M., y Weiss, A. (2016). Comparison of subjective well-being and personality assessments in the clouded leopard (*Neofelis nebulosa*), snow leopard (*Panthera uncia*), and african lion (*Panthera leo*). *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 19(3), 294-302. doi:10.1080/10888705.2016.1141057
- Gartner, M. C., y Weiss, A. (2013a). Personality in felids: A review. *Applied Animal Behaviour Science*, 144(1), 1-13. doi: 10.1016/j.applanim.2012.11.010
- Gartner, M. C., y Weiss, A. (2013b). Scottish wildcat (*Felis silvestris grampia*) personality and subjective well-being: Implications for captive management. *Applied Animal Behaviour Science*, 147(3), 261-267. doi: 10.1016/j.applanim.2012.11.002
- Gatesy, J., Hayashi, C., Cronin, M. A., y Arctander, P. (1996). Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls. *Molecular Biology and Evolution*, 13(7), 954-963. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a025663
- Geiger, M., y Hovorka, A. J. (2015). Using physical and emotional parameters to assess donkey welfare in Botswana. *Veterinary Record Open*, 2(1), e000062. doi:10.1136/vetreco-2014-000062
- Geisler, J. H., y Theodor, J. M. (2009). Hippopotamus and whale phylogeny. *Nature*, 458(7236), E1-4; discussion E5. doi:10.1038/nature07776

- Geisler, J. H., y Uhen, M. D. (2003). Morphological support for a close relationship between hippos and whales. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4), 991-996. doi:10.1671/32
- Geisler, J. H., y Uhen, M. D. (2005). Phylogenetic Relationships of Extinct Cetartiodactyls: Results of Simultaneous Analyses of Molecular, Morphological, and Stratigraphic Data. *Journal of Mammalian Evolution*, 12(1), 145-160. doi:10.1007/s10914-005-4963-8
- Glezer, II, Hof, P. R., y Morgane, P. J. (1998). Comparative analysis of calcium-binding protein-immunoreactive neuronal populations in the auditory and visual systems of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and the macaque monkey (*Macaca fascicularis*). *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 15(4), 203-237. doi: 10.1016/S0891-0618(98)00022-2
- Goldberg, L. R. (1990). An alternative "description of personality": the big-five factor structure. *Journal of Personality and Social Psychology*, 59(6), 1216-1229. doi:10.1037/0022-3514.59.6.1216
- Gomez, J. C. (2008). Are Apes Persons? The Case for Primate Intersubjectivity. En *The Animal Ethics Reader* (pp. 138): Routledge.
- Goodall, J. (1986). The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior. *Cambridge Mass.*
- Goodall, J. (1993). Chimpanzees – Bridging the Gap. En P. Cavalieri y P. Singer (Eds), *The great ape project: Equality beyond humanity*. London: Fourth Estate limited
- Goodman, M., Grossman, L. I., y Wildman, D. E. (2005). Moving primate genomics beyond the chimpanzee genome. *Trends in Genetics*, 21(9), 511-517. doi:10.1016/j.tig.2005.06.012
- Gosling, S. D. (2001). From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127(1), 45-86. doi: 10.1037/0033-2909.127.1.45
- Gosling, S. D., y Harley, B. A. (2009). Animal models of personality and cross-species comparisons. En G. Matthews & P. J. Corr (Eds.), *The Cambridge Handbook of Personality Psychology* (pp. 275-286). Cambridge: Cambridge University Press.
- Gosling, S. D., y John, O. P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*, 8(3), 69-75. doi:10.1111/1467-8721.00017
- Gosling, S. D., y Vazire, S. (2002). Are we barking up the right tree? Evaluating a comparative approach to personality. *Journal of Research in Personality*, 36(6), 607-614. doi: 10.1016/S0092-6566(02)00511-1
- Grandin, T., y Hauser, M. (2002). Animals are not things: A view on animal welfare based on neurological complexity. Paper presented at a discussion on whether or

not animals should be property, with Marc Hauser, Department of Psychology, Harvard University. <http://www.grandin.com/index.html>.

- Greenfield, P., Maynard, A., Boehm, C., y Schimidtling, E. Y. (2000). Cultural apprenticeship and cultural change: tool learning and imitation in chimpanzees and humans. En S. T. Parker, J. Langer, & M. L. McKinney (Eds.), *Biology, brains, and behavior: the evolution of human development*. (pp. 237–277). Santa Fe: School of American Research Press.
- Griffin, D. R. (2013). *Animal minds: Beyond cognition to consciousness*: University of Chicago Press.
- Griffin, I. (2018). Psychotic, depressed, or just a whale? Studying whales in captivity at Marineland of the Pacific. *The Graduate History Review*, 7(1), 1954-1967. Recuperado de: <https://journals.uvic.ca/index.php/ghr/article/view/18402>
- Grimm, D. (2011). Are dolphins too smart for captivity? *Science*, 332(6029): 526-529. doi: 10.1126/science.332.6029.526
- Guinet, C., y Bouvier, J. (1995). Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale (*Orcinus orca*) calves at Crozet Archipelago. *Canadian Journal of Zoology*, 73(1), 27-33. doi:10.1139/z95-004
- Hakeem, A. Y., Sherwood, C. C., Bonar, C. J., Butti, C., Hof, P. R., y Allman, J. M. (2009). Von Economo neurons in the elephant brain. *Anatomical Record (Hoboken)*, 292(2), 242-248. doi:10.1002/ar.20829
- Haug, H. (1969). Vergleichende, quantitative untersuchungen an den gehiren des menschen, des elefanten und einiger zahnwale. *Medizinsche Monatschrift*, 23, 201-205.
- Hebb, D. O. (1946). Emotion in man and animal: an analysis of the intuitive processes of recognition. *Psychological Review*, 53(2), 88-106. doi:10.1037/h0063033
- Hens, K. (2008). Ethical responsibilities towards dogs: An inquiry into the dog–human relationship. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 22(1), 3-14.
- Herman, L. H. (2002). Vocal, social, and self-imitation by bottlenosed dolphins. En K. Dautenhahn & C. L. Nehaniv (Eds.), *Imitation in animals and artifacts* (pp. 63–108). Cambridge (Massachusetts): MIT Press.
- Herman, L. M., Kuczaj, S. A., y Holder, M. D. (1993). Responses to anomalous gestural sequences by a language-trained dolphin: evidence for processing of semantic relations and syntactic information. *Journal of Experimental Psychology: General*, 122(2), 184-194. doi: 10.1037/0096-3445.122.2.184
- Herman, L. M., Pack, A. A., y Wood, A. M. (1994). Bottlenose dolphins can generalize rules and develop abstract concepts. *Marine Mammal Science*, 10(1), 70-80. doi:10.1111/j.1748-7692.1994.tb00390.x

- Herrmann, E., Call, J., Hernandez-Lloreda, M. V., Hare, B., y Tomasello, M. (2007). Humans have evolved specialized skills of social cognition: the cultural intelligence hypothesis. *Science*, 317(5843), 1360-1366. doi:10.1126/science.1146282
- Hewson, C. J. (2003). What is animal welfare? Common definitions and their practical consequences. *The Canadian veterinary journal = La revue veterinaire canadienne*, 44(6), 496-499.
- Heyning, J. E., y Dahlheim, E. M. (1999). *Killer Whale-Orcinus orca*. *Handbook of Marine Mammals* (Vol. 6).
- Heyning, J. E., y Dahlheim, M. E. (1988). *Orcinus orca*. *Mammalian Species*(304), 1-9. doi:10.2307/3504225
- Hicks, T. C., Kühl, H. S., Boesch, C., Dieguez, P., Ayimisin, A. E., Fernandez, R. M., . . . Roessingh, P. (2019). Bili-Uéré: A chimpanzee behavioural realm in Northern Democratic Republic of Congo. *Folia Primatológica*, 90(1), 3-64. doi:10.1159/000492998
- Highfill, L., Hanbury, D., Kristiansen, R., Kuczaj, S., y Watson, S. (2010). Rating vs. coding in animal personality research. *Zoo Biology*, 29(4), 509-516. doi:10.1002/zoo.20279
- Highfill, L. E., y Kuczaj, S. A. (2007). Do bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) have distinct and stable personalities? . *Aquatic Mammals*, 33, 380–389. doi:10.1578/AM.33.3.2007.380
- Highfill, L. E., y Kuczaj, S. A. (2010). How studies of wild and captive dolphins contribute to our understanding of individual differences and personality. *International Journal of Comparative Psychology*, 23(3), 269-277.
- Hildebrand, M. (1995). *Analysis of vertebrate structure*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Hill, H., y Lackups, M. (2010). Journal publication trends regarding cetaceans found in both wild and captive environments: What do we study and where do we publish? *International Journal of Comparative Psychology*, 23(3), 414-534. Recuperado de: <https://cloudfront.escholarship.org/dist/prd/content/qt1nh5g1f8/qt1nh5g1f8.pdf>
- Hill, H. M., Guarino, S., Dietrich, S., y St Leger, J. (2016). An inventory of peer-reviewed articles on killer whales (*Orcinus orca*) with a comparison to bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Animal Behavior and Cognition*, 3(3), 135-149. doi:10.12966/abc.03.08.2016
- Hill, H. M., Yeater, D., Lenhart, E., y Highfill, L. (2017). Comparative perspective. En V. Zeigler-Hill & T. K. Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Personality and Individual Differences* (pp. 1-12). Cham: Springer International Publishing.

- Hobaiter, C., y Byrne, R. W. (2011). The gestural repertoire of the wild chimpanzee. *Animal Cognition*, 14(5), 745-767. doi:10.1007/s10071-011-0409-2
- Hockenhull, J., y Whay, H. R. (2014). A review of approaches to assessing equine welfare. *Equine Veterinary Education*, 26(3), 159-166. doi:10.1111/eve.12129
- Hockings, K. J., Bryson-Morrison, N., Carvalho, S., Fujisawa, M., Humle, T., McGrew, W. C., ... y Matsuzawa, T. (2015). Tools to tipple: ethanol ingestion by wild chimpanzees using leaf-sponges. *Royal Society open science*, 2(6), 150150. doi: 10.1098/rsos.150150
- Hof, P. R., Chavis, R., y Marino, L. (2005). Cortical complexity in cetacean brains. *The anatomical record. Part A, Discoveries in molecular, cellular, and evolutionary biology*, 287(1), 1142-1152. doi:10.1002/ar.a.20258
- Hof, P. R., Glezer, II, Conde, F., Flagg, R. A., Rubin, M. B., Nimchinsky, E. A., y Vogt Weisenhorn, D. M. (1999). Cellular distribution of the calcium-binding proteins parvalbumin, calbindin, and calretinin in the neocortex of mammals: phylogenetic and developmental patterns. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 16(2), 77-116.
- Hof, P. R., y Van der Gucht, E. (2007). Structure of the cerebral cortex of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae). *Anatomical Record (Hoboken)*, 290(1), 1-31. doi:10.1002/ar.20407
- Hood, B. M., y Santos, L. R. (2009). *The Origins of Object Knowledge*: Oxford University Press.
- Houlihan, D., Rodriguez, R., Levine, H. D., y Kloeckl, J. (1990). Brief report: Validation of a reinforcer survey for use with geriatric patients. *Behavioral Interventions*, 5(2), 129-136. doi:10.1002/bin.2360050207
- Hoyt, E. (1990). *Orca: The whale called killer*, Camden House Publishing, Buffalo
- Hrdy, S. B., Tanson, C., y van Schaik, C. P. (1994). Infanticide: let's not throw out the baby with the bath water. *Evolutionary Anthropology*, 3, 151-154. doi: 10.1002/evan.1360030503
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. En *Growing points in ethology*. Oxford, England: Cambridge U Press.
- Hyatt, C. W. (1998). Responses of gibbons (*Hylobates lar*) to their mirror images. *American Journal of Primatology*, 45(3), 307-311. doi:10.1002/(sici)1098-2345(1998)45:3<307::Aid-ajp7>3.0.Co;2-#
- Ickes, W. (1993). Empathic accuracy. *Journal of Personality*, 61(4), 587-610. doi: 10.1111/j.1467-6494.1993.tb00783.x
- Iossa, G., Soulsbury, C. D., y Harris, S. (2009). Are wild animals suited to a travelling circus life? *Animal Welfare*, 18, 129-140. Recuperado de:

<https://pdfs.semanticscholar.org/ee5d/ab82f173944c0b3160d0f3a7b9ab8406e272.pdf>

- Jaakkola, K. (2012). Cetacean cognitive specializations. En *The Oxford handbook of comparative evolutionary psychology*. (pp. 144-165). New York, NY, US: Oxford University Press.
- Jaakkola, K., Fellner, W., Erb, L., Rodriguez, M., y Guarino, E. (2005). Understanding of the concept of numerically "less" by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 119(3), 296-303. doi:10.1037/0735-7036.119.3.296
- Janik, V., y Slater, P. J. B. (1997). Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behavior*, 26, 59-99. doi:10.1016/S0065-3454(08)60377-0
- Janik, V. M., Todt, D., y Denhardt, G. (1994). Signature whistle variations in a bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35(4), 243-248. doi:10.1007/bf00170704
- Jerison, H. J. (1973). "Evolution of the Brain and Intelligence." Academic Press, New York.
- Jerison, H. J. (1982). Allometry, brain size, cortical surface and convolutedness. En E. Armstrong & D. Falk (Eds.), *Primate brain evolution: methods and concepts* (pp. 77-84). New York: Plenum Press.
- Jett, J., y Ventre, J. (2015). Captive killer whale (*Orcinus orca*) survival. *Marine Mammal Science*, 31(4), 1362-1377. doi:10.1111/mms.12225
- John, K. B. F. (2009). Killer Whale: *Orcinus orca*. En W. F. Perrin, B. Würsig, & J. Thewissen (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 650-657). San Diego: Academic Press.
- Jung, S., y Lee, S. (2011). Exploratory factor analysis for small samples. *Behavior Research Methods*, 43, 701-709. doi: 10.3758/s13428-011-0077-9.
- Justice, W. S. M., O'Brien, M. F., Szyszka, O., Shotton, J., Gilmour, J. E. M., Riordan, P., y Wolfensohn, S. (2017). Adaptation of the animal welfare assessment grid (AWAG) for monitoring animal welfare in zoological collections. *Veterinary Record*, 181(6), 143. doi:10.1136/vr.104309
- Kesarev, V. (1971). The inferior brain of the dolphin. *Soviet Science Review*, 2, 52-58.
- Khoury, B., Langer, E. J., y Pagnini, F. (2014). The DSM: mindful science or mindless power? A critical review. *Frontiers in psychology*, 5, 602. doi: 10.3389/fpsyg.2014.00602
- Kiddie, J. L., y Collins, L. M. (2014). Development and validation of a quality of life assessment tool for use in kennelled dogs (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science*, 158, 57-68. doi: 10.1016/j.applanim.2014.05.008

- King, J. E., y Figueredo, A. J. (1997). The Five-Factor Model plus dominance in chimpanzee personality. *Journal of Research in Personality*, 31(2), 257-271. doi: 10.1006/jrpe.1997.2179
- King, J. E., y Landau, V. I. (2003). Can chimpanzee (*Pan troglodytes*) happiness be estimated by human raters? *Journal of Research in Personality*, 37(1), 1-15. doi: 10.1016/S0092-6566(02)00527-5
- King, J. E., y Weiss, A. (2011). Personality from the perspective of a primatologist. En A. Weiss, J. E. King, & L. Murray (Eds.), *Developments in primatology: Progress and prospects. Personality and temperament in nonhuman primates* (pp. 77-99). New York, NY, US: Springer Science + Business Media. doi: 10.1007/978-1-4614-0176-6_4
- King, J. E., Weiss, A., y Farmer, K. H. (2005). A chimpanzee (*Pan troglodytes*) analogue of cross-national generalization of personality structure: zoological parks and an African sanctuary. *Journal of Personality*, 73(2), 389-410. doi: 10.1111/j.1467-6494.2005.00313.x
- Kirk, S., y Kutchins, S. (1992). *The selling of DSM: The rhetoric of science in psychiatry*. New York: Aldine deGruyter
- Kirkwood, J. K. (2003). Welfare, husbandry and veterinary care of wild animals in captivity: changes in attitudes, progress in knowledge and techniques. *International Zoo Yearbook*, 38(1), 124-130. doi:10.1111/j.1748-1090.2003.tb02072.x
- Knight, A. (2008). The beginning of the end for chimpanzee experiments? *Philosophy, Ethics, and Humanities in Medicine*, 3(1), 16. doi:10.1186/1747-5341-3-16
- Konecna, M., Lhota, S., Weiss, A., Urbanek, T., Adamova, T., y Pluhacek, J. (2008). Personality in free-ranging Hanuman langur (*Semnopithecus entellus*) males: subjective ratings and recorded behavior. *Journal of Comparative Psychology*, 122(4), 379-389. doi:10.1037/a0012625
- Konečná, M., Weiss, A., Lhota, S., y Wallner, B. (2012). Personality in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*): Temporal stability and social rank. *Journal of Research in Personality*, 46(5), 581-590. doi: 10.1016/j.jrp.2012.06.004
- Kortlundt, A. (1961). Can lessons from the wild improve the lot of captive chimpanzees?. *International zoo yearbook*, 2(1), 76-80. doi: 10.1111/j.1748-1090.1960.tb02742.x
- Koski, S. E. (2011). How to measure animal personality and why does it matter? Integrating the psychological and biological approaches to animal personality. En M. Inoue-Murayama, S. Kawamura, y A. Weiss (Eds.), *From genes to animal behavior: Social structures, personalities, communication by color* (pp. 115-136). Tokyo: Springer Japan.

- Koski, S. E., y Sterck, E. H. M. (2010). Empathic chimpanzees: A proposal of the levels of emotional and cognitive processing in chimpanzee empathy. *European Journal of Developmental Psychology*, 7(1), 38-66. doi:10.1080/17405620902986991
- Kotov, R., Gamez, W., Schmidt, F., y Watson, D. (2010). Linking "big" personality traits to anxiety, depressive, and substance use disorders: a meta-analysis. *Psychological Bulletin*, 136(5), 768-821. doi:10.1037/a0020327
- Kreger, M., y Hutchins, M. (2010). Ethics of keeping mammals in zoos and aquariums. En D. Kleiman, K.V. Thompson y C.K. Baer (Eds.), *Wild mammals in captivity: Principles and techniques for zoo management*, (pp. 3-10). Chicago, IL: University of Chicago Press
- Kremers, D., Lemasson, A., Almunia, J., y Wanker, R. (2012). Vocal sharing and individual acoustic distinctiveness within a group of captive orcas (*Orcinus orca*). *Journal of Comparative Psychology*, 126(433). doi: 10.1037/a0028858
- Krupenye, C., y Call, J. (2019). Theory of mind in animals: Current and future directions. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, e1503. doi:10.1002/wcs.1503
- Krupenye, C., Kano, F., Hirata, S., Call, J., y Tomasello, M. (2016). Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs. *Science*, 354(6308), 110-114. doi:10.1126/science.aaf8110
- Kubinyi, E., Gosling, S. D., y Miklosi, A. (2015). A comparison of rating and coding behavioural traits in dogs. *Acta Biologica Hungarica*, 66(1), 27-40. doi:10.1556/ABiol.66.2015.1.3
- Kuczaj Ii, S. A., Highfill, L., y Byerly, H. (2012). The importance of considering context in the assessment of personality characteristics: Evidence from ratings of dolphin personality. *International Journal of Comparative Psychology*, 25(4), 309-329. Recuperado de: <https://cloudfront.escholarship.org/dist/prd/content/qt4hg0p6cq/qt4hg0p6cq.pdf>
- Kuczaj, S. A., Gory, J. D., y Xitco, M. J. (1998). Using programs to solve problems: Imitation versus insight. *Behavioral and Brain Sciences*, 21, 695-696. doi: 10.1017/S0140525X98351742
- Kumar, S., y Hedges, S. B. (1998). A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature*, 392(6679), 917-920. doi:10.1038/31927
- Kummrow, M. S., y Brüne, M. (2018). Psychopathologies in captive nonhuman primates and approaches to diagnosis and treatment. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*: 49(2), 259-271. doi:10.1638/2017-0137.1
- Larson, G., Karlsson, E. K., Perri, A., Webster, M. T., Ho, S. Y. W., Peters, J., . . . Lindblad-Toh, K. (2012). Rethinking dog domestication by integrating genetics,

- archeology, and biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(23), 8878-8883. doi:10.1073/pnas.1203005109
- Latham, N. R., y Mason, G. J. (2008). Maternal deprivation and the development of stereotypic behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 110(1-2), 84-108. doi: 10.1016/j.applanim.2007.03.026
- Latzman, R. D., Boysen, S. T., y Schapiro, S. J. (2018). Neuroanatomical correlates of hierarchical personality traits in chimpanzees: Associations with limbic structures. *Personality Neuroscience*, 1, e4. doi:10.1017/pen.2018.1
- Latzman, R. D., Green, L. M., y Fernandes, M. A. (2017). The importance of chimpanzee personality research to understanding processes associated with human mental health. *International Journal of Comparative Psychology*, 30.
- Latzman, R. D., Hecht, L. K., Freeman, H. D., Schapiro, S. J., y Hopkins, W. D. (2015). Neuroanatomical correlates of personality in chimpanzees (*Pan troglodytes*): Associations between personality and frontal cortex. *Neuroimage*, 123, 63-71. doi:10.1016/j.neuroimage.2015.08.041
- Leatherwood, J. S., y Dahlheim, M. E. (1978). Worldwide distribution of pilot whales and killer whales. *Naval Ocean Systems Center, Technical Report*, 443, 1-39.
- Leatherwood, S., y Reeves, R. R. (1983). *The Sierra Club handbook of whales and dolphins*. San Francisco: Sierra Club Books.
- Ledbetter, D. H., y Basen, J. A. (1982). Failure to demonstrate self-recognition in gorillas. *American Journal of Primatology*, 2(3), 307-310. doi:10.1002/ajp.1350020309
- Lethmate, J., y Dücker, G. (1973). Untersuchungen zum Selbsterkennen im Spiegel bei Orang-Utans und einigen anderen Affenarten1. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 33(3-4), 248-269. doi:10.1111/j.1439-0310.1973.tb02094.x
- Lilienfeld, S. O., Gershon, J., Duke, M., Marino, L., y de Waal, F. B. (1999). A preliminary investigation of the construct of psychopathic personality (psychopathy) in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 113(4), 365-375. doi: 10.1037/0735-7036.113.4.365
- Lindsey, J., y Goodall, J. (1999). Jane Goodall: 40 years at Gombe: A tribute to four decades of wildlife research, education, and conservation. New York: Stewart, Tabori & Chang.
- Littlewood, K. E., y Mellor, D. J. (2016). Changes in the Welfare of an injured working farm dog assessed using the Five Domains Model. *Animals : an open access journal from MDPI*, 6(9). doi:10.3390/ani6090058
- Llorente, M., Riba, D., Ballesta, S., Feliu, O., y Rostán, C. (2015). Rehabilitation and socialization of chimpanzees (*Pan troglodytes*) used for entertainment and as

- pets: an 8-year study at Fundació Mona. *International Journal of Primatology*, 36(3), 605-624. doi: 10.1007/s10764-015-9842-4
- Lloyd, A. S., Martin, J. E., Bornett-Gauci, H. L. I., y Wilkinson, R. G. (2007). Evaluation of a novel method of horse personality assessment: Rater-agreement and links to behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 105(1), 205-222. doi: 10.1016/j.applanim.2006.05.017
- Lonsdorf, E., Ross, S. R., Matsuzawa, T., y Goodall, J. (2010). *The mind of the chimpanzee: Ecological and experimental perspectives*: University of Chicago Press Chicago, IL.
- Lopez, J. C., y Lopez, D. (1985). Killer Whales (*Orcinus orca*) of Patagonia, and their behavior of intentional stranding while hunting nearshore. *Journal of Mammalogy*, 66(1), 181-183. doi:10.2307/1380981
- Lopresti-Goodman, S. M., Bezner, J., y Ritter, C. (2015). Psychological distress in chimpanzees rescued from laboratories. *Journal of Trauma and Dissociation*, 16(4), 349-366. doi:10.1080/15299732.2014.1003673
- Lorenz, K.Z. (1974) Analogy as a source of knowledge. *Science*, 185, 229–234.
- Luescher, A. U. (2003). Diagnosis and management of compulsive disorders in dogs and cats. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, 33(2), 253-267, vi. doi: 10.1016/S0195-5616(02)00100-6
- Luo, Z., y Gingerich, P. D. (1999). Terrestrial Mesonychia to aquatic Cetacea: transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales. *University of Michigan Museum of Paleontology. Papers in Paleontology*, 31, 1-98. doi: 10.1023/A:1017236900882
- Lykken, D., y Tellegen, A. (1996). Happiness is a stochastic phenomenon. *Psychological Science*, 7(3), 186-189. doi:10.1111/j.1467-9280.1996.tb00355.x
- MacKay, J. R. D., y Haskell, M. J. (2015). Consistent individual behavioral variation: The difference between temperament, personality and behavioral syndromes. *Animals: an open access journal from MDPI*, 5(3), 455-478. doi:10.3390/ani5030366
- Madsen, P. T., y Surlykke, A. (2013). Functional convergence in bat and toothed whale biosonars. *Physiology (Bethesda)*, 28(5), 276-283. doi:10.1152/physiol.00008.2013
- Makkink, G. F. (1936). An attempt at an ethogram of the european avocet (*Recurvirostra Avosetta L.*), with ethological and psychological remarks. *Ardea*, 25, 1–62.
- Manger, P. R. (2006). An examination of cetacean brain structure with a novel hypothesis correlating thermogenesis to the evolution of a big brain. *Biological*

reviews of the Cambridge Philosophical Society, 81(2), 293-338.
doi:10.1017/s1464793106007019

- Manger, P. R. (2013). Questioning the interpretations of behavioral observations of cetaceans: is there really support for a special intellectual status for this mammalian order? *Neuroscience*, 250, 664-696.
doi:10.1016/j.neuroscience.2013.07.041
- Mann, J., Connor, R. C., Tyack, P. L., y Whitehead, H. (2000). *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*: University of Chicago Press.
- Mann, J., y Patterson, E. M. (2013). Tool use by aquatic animals. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 368(1630), 20120424-20120424. doi:10.1098/rstb.2012.0424
- Maple, T. L., y Segura, V. (2017). Comparative psychopathology: Connecting comparative and clinical psychology. *International Journal of Comparative Psychology*, 30.
- Marino, L. (1995). Brain-behavior relationships in cetaceans and primates: Implications for the evolution of complex intelligence. (Tesis doctoral no publicada) State University of New York at Albany
- Marino, L. (1996). What can dolphins tell us about primate evolution? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 5(3), 81-86. doi:10.1002/(sici)1520-6505(1996)5:3<81::Aid-evan3>3.0.Co;2-z
- Marino, L. (1998). A comparison of encephalization between odontocete cetaceans and anthropoid primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 51(4), 230-238.
doi:10.1159/000006540
- Marino, L. (2002). Convergence of complex cognitive abilities in cetaceans and primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 59(1-2), 21-32.
doi:10.1159/000063731
- Marino, L. (2004). Cetacean brain evolution: Multiplication generates complexity. *International Journal of Comparative Psychology*, 17(1), 1-16.
- Marino, L. (2011). Cetaceans and primates: Convergence in intelligence and self-awareness. *Journal of Cosmology*, 14, 1063-1079. doi: 10.1159/000063731
- Marino, L. (2013). Humans, dolphins, and moral inclusivity. En A. Lanjouw & R. Corbey (Eds.), *The Politics of Species: Reshaping our Relationships with Other Animals* (pp. 95-105). Cambridge: Cambridge University Press.
- Marino, L. (2017). Cetacean cognition. En L. Kalof (Ed.), *The Oxford Handbook of Animal Studies* (pp. 227-239). New York: Oxford University Press.

- Marino, L., Connor, R. C., Fordyce, R. E., Herman, L. M., Hof, P. R., Lefebvre, L., . . . Whitehead, H. (2007). Cetaceans have complex brains for complex cognition. *PLOS Biology*, 5(5), e139. doi:10.1371/journal.pbio.0050139
- Marino, L., y Frohoff, T. (2011). Towards a new paradigm of non-captive research on cetacean cognition. *PloS ONE*, 6(9), e24121-e24121. doi:10.1371/journal.pone.0024121
- Marino, L., Rilling, J. K., Lin, S. K., y Ridgway, S. H. (2000). Relative volume of the cerebellum in dolphins and comparison with anthropoid primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 56(4), 204-211. doi:10.1159/000047205
- Marsh, H., y Kasuya, T. (1986). Evidence for reproductive senescence in female cetaceans. *Reports of the International Whaling Commission*, 8, 5774.
- Martin, R. D. (1990). *Primate Origins and Evolution: A phylogenetic reconstruction*. London: Chapman & Hall.
- Mason, G., y Mendl, M. (1993). Why is there no simple way of measuring animal welfare? *Animal Welfare*, 2(4), 301-319.
- Mason, G. J., y Latham, N. R. (2004). Can't stop, won't stop: is stereotypy a reliable animal welfare indicator? *Animal Welfare*, 13(Suppl), S57-S69.
- Mason, G. J., y Veasey, J. S. (2010). How should the psychological well-being of zoo elephants be objectively investigated? *Zoo Biology*, 29(2), 237-255. doi:10.1002/zoo.20256
- Matsuzawa, T., Biro, D., Humle, T., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., y Yamakoshi, G. (2008). Emergence of culture in wild chimpanzees: education by master-apprenticeship. En *Primate origins of human cognition and behavior* (pp. 557-574). Springer, Tokyo.
- May, S. (1998). A review of scientific justifications for maintaining cetaceans in captivity. Report for the Whale and Dolphin Conservation Society. http://www.wdcs.org/submissions_bin/capmayerscijustifications.pdf
- McCrae, R. R., y Costa, P. T. (1991). Adding liebe und arbeit: The full Five-Factor Model and well-being. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 17(2), 227-232. doi:10.1177/014616729101700217
- McEachern, G., y Cheetham, F. (2011). Pet ownership and related consumption practices : the role of moralization. *European Advances in Consumer Research*, 9, 225-230.
- McGowen, M. R., Gatesy, J., y Wildman, D. E. (2014). Molecular evolution tracks macroevolutionary transitions in Cetacea. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(6), 336-346. doi:10.1016/j.tree.2014.04.001

- McGowen, M. R., Spaulding, M., y Gatesy, J. (2009). Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 891-906. doi:10.1016/j.ympev.2009.08.018
- Meagher, R. K. (2009). Observer ratings: Validity and value as a tool for animal welfare research. *Applied Animal Behaviour Science*, 119(1), 1-14. doi:10.1016/j.applanim.2009.02.026
- Medicine, I. o., y Council, N. R. (2011). *Chimpanzees in Biomedical and Behavioral Research: Assessing the Necessity*. Washington, DC: The National Academies Press.
- Mehta, P. H., y Gosling, S. D. (2006). How can animal studies contribute to research on the biological bases of personality? En *Biology of personality and individual differences*. (pp. 427-448). New York, NY, US: The Guilford Press.
- Mehta, P. H., y Gosling, S. D. (2008). Bridging human and animal research: A comparative approach to studies of personality and health. *Brain, Behavior, and Immunity*, 22(5), 651-661. doi:10.1016/j.bbi.2008.01.008
- Mellor, D. J., y Beausoleil, N.J. (2015). Extending the 'Five Domains' model for animal welfare assessment to incorporate positive welfare states. *Animal Welfare*, 24, 241-253.
- Mellor, D. J., Hunt, S. y Gusset, M. (Eds) (2015): *Caring for wildlife: the world zoo and aquarium animal welfare strategy*. Gland, Switzerland: WAZA Executive Office.
- Minero, M., Dalla Costa, E., Dai, F., Murray, L. A. M., Canali, E., y Wemelsfelder, F. (2016). Use of Qualitative Behaviour Assessment as an indicator of welfare in donkeys. *Applied Animal Behaviour Science*, 174, 147-153. doi:10.1016/j.applanim.2015.10.010
- Minteer, B. A., y Collins, J. P. (2013). Ecological ethics in captivity: balancing values and responsibilities in zoo and aquarium research under rapid global change. *Ilar journal*, 54(1), 41-51. doi:10.1093/ilar/ilt009
- Mitani, J. C., Hasegawa, T., Gros-Louis, J., Marler, P., y Byrne, R. (1992). Dialects in wild chimpanzees? *American Journal of Primatology*, 27(4), 233-243. doi:10.1002/ajp.1350270402
- Mitani, J. C., Hunley, K. L., y Murdoch, M. E. (1999). Geographic variation in the calls of wild chimpanzees: a reassessment. *American Journal of Primatology*, 47(2), 133-151. doi:10.1002/(sici)1098-2345(1999)47:2<133::Aid-ajp4>3.0.Co;2-i
- Mitani, J. C., y Watts, D. (1997). The evolution of non-maternal caretaking among anthropoid primates: do helpers help? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40(4), 213-220. doi:10.1007/s002650050335

- Mitani, J. C., y Watts, D. P. (1999). Demographic influences on the hunting behavior of chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, 109(4), 439-454. doi:10.1002/(sici)1096-8644(199908)109:4<439::Aid-ajpa2>3.0.Co;2-3
- Mittermeier, R. A., Wilson, D. E., y Rylands, A. B. (2013). *Handbook of the mammals of the world: primates*: Lynx Edicions.
- Montgelard, C., Catzeflis, F. M., y Douzery, E. (1997). Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 14(5), 550-559. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a025792
- Montgomery, S. H., Geisler, J. H., McGowen, M. R., Fox, C., Marino, L., y Gatesy, J. (2013). The evolutionary history of cetacean brain and body size. *Evolution*, 67(11), 3339-3353. doi:10.1111/evo.12197
- Morgane, P. J., Glezer, II, y Jacobs, M. S. (1988). Visual cortex of the dolphin: an image analysis study. *Journal of Comparative Neurology*, 273(1), 3-25. doi:10.1002/cne.902730103
- Morin, P. A., Parsons, K. M., Archer, F. I., Avila-Arcos, M. C., Barrett-Lennard, L. G., Dalla Rosa, L., . . . Foote, A. D. (2015). Geographic and temporal dynamics of a global radiation and diversification in the killer whale. *Molecular Ecology*, 24(15), 3964-3979. doi:10.1111/mec.13284
- Morisaka, T. (2007). Current cognitive studies on cetaceans. *Japanese Journal of Animal Psychology*, 57(1), 41-51. doi:10.2502/janip.57.1.4
- Morris, P. H., Doe, C., y Godsell, E. (2008). Secondary emotions in non-primate species? Behavioural reports and subjective claims by animal owners. *Cognition and Emotion*, 22(1), 3-20. doi:10.1080/02699930701273716
- Mundfrom, D. J., Shaw, D. G., y Ke, T. L. (2005). Minimum sample size recommendations for conducting factor analyses. *International Journal of Testing*, 5(2), 159-168. doi: 10.1207/s15327574ijt0502_4
- Muñoz-Delgado, J., Santillán-Doherty, M. y Arango-de Montis, I. (2009). Behavior disorders and Psychopathology in non-human primates? A proposal. *Actas españolas de psiquiatria*, 37(3), 166-173.
- Nagasawa, M., Mogi, K., y Kikusui, T. (2012). Continued distress among abandoned dogs in Fukushima. *Scientific Reports*, 2, 724. doi:10.1038/srep00724
- Nagell, K., Olguin, R. S., y Tomasello, M. (1993). Processes of social learning in the tool use of chimpanzees (*Pan troglodytes*) and human children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(2), 174-186. doi: 10.1037/0735-7036.107.2.174
- Nash, L. T., Fritz, J., Alford, P. A., y Brent, L. (1999). Variables influencing the origins of diverse abnormal behaviors in a large sample of captive chimpanzees (*Pan*

- troglydites*). *American Journal of Primatology*, 48(1), 15-29. doi:10.1002/(sici)1098-2345(1999)48:1<15::Aid-ajp2>3.0.Co;2-r
- National Institutes of Health. (2013). Council of councils working group on the use of chimpanzees in NIH-supported research report. Recuperado de: https://dpcpsi.nih.gov/council/chimpanzee_research
- Nettle, D. (2006). The evolution of personality variation in humans and other animals. *American Psychologist*, 61(6), 622-631. doi:10.1037/0003-066x.61.6.622
- Nichol, L. M., y Shackleton, D. M. (1996). Seasonal movements and foraging behaviour of northern resident killer whales (*Orcinus orca*) in relation to the inshore distribution of salmon (*Oncorhynchus spp.*) in British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 74(6), 983-991. doi:10.1139/z96-111
- Nimchinsky, E. A., Gilissen, E., Allman, J. M., Perl, D. P., Erwin, J. M., y Hof, P. R. (1999). A neuronal morphologic type unique to humans and great apes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(9), 5268-5273. doi:10.1073/pnas.96.9.5268
- Nimchinsky, E. A., Vogt, B. A., Morrison, J. H., y Hof, P. R. (1995). Spindle neurons of the human anterior cingulate cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 355(1), 27-37. doi:10.1002/cne.903550106
- Nishida, T. (1979). The social structure of chimpanzees of the Mahale Mountains. En M. E. Hamburg DA (Ed.), *The great apes* (pp. 72-121). Menlo Park: Benjamin/Cummings.
- Nishida, T., Corp, N., Hamai, M., Hasegawa, T., Hiraiwa-Hasegawa, M., Hosaka, K., . . . Zamma, K. (2003). Demography, female life history, and reproductive profiles among the chimpanzees of Mahale. *American Journal of Primatology*, 59(3), 99-121. doi:10.1002/ajp.10068
- Nishida, T., y Hosaka, K. (1996). Coalition strategies among adult male chimpanzees of the Mahale Mountains, Tanzania. En W. C. McGrew, L. F. Marchant, & T. Nishida (Eds.), *Great ape societies* (pp. 114-134). New York: Cambridge University Press.
- Nishikawa, K. C. (2002). Evolutionary convergence in nervous systems: insights from comparative phylogenetic studies. *Brain, Behavior and Evolution*, 59(5-6), 240-249. doi:10.1159/000063561
- Norris, S. (2002). Creatures of culture? Making the case for cultural systems in whales and dolphins. *Bioscience*, 52(1), 9-14. doi: 10.1641/0006-3568(2002)052%5B0009:COCMTC%5D2.0.CO;2
- Norris, K. S., y Pryor, K. (1991). Some thoughts on grandmothers. En K. Pryor & K. S. Norris (Eds.), *Dolphin societies: Discoveries and puzzles*. Berkeley: University of California Press.

- Novak, M., Kelly, B., Bayne, K., y Meyer, J. (2012). Behavioral Disorders of Nonhuman Primates. En C. Abee, K. Mansfield, S. Tardif y T. Morris (Eds.). *Nonhuman Primates in Biomedical Research* (pp. 177-196). doi: 10.1016/B978-0-12-381365-7.00007-8
- Novak, M. A. (2003). Self-injurious behavior in rhesus monkeys: new insights into its etiology, physiology, and treatment. *American Journal of Primatology*, 59(1), 3-19. doi:10.1002/ajp.10063
- Novak, M. A., Hamel, A. F., Kelly, B. J., Dettmer, A. M., y Meyer, J. S. (2013). Stress, the HPA axis, and nonhuman primate well-being: A review. *Applied Animal Behaviour Science*, 143(2-4), 135-149. doi:10.1016/j.applanim.2012.10.012
- O'Connor, L. E., Berry, J. W., Landau, V., King, J., Pederson, A., Weiss, A., y Silver, D. (2001). Chimpanzee psychopathology and subjective well-being and social adjustment. In *ChimpanZoo 2000 conference proceedings. TucsonAZ: ChimpanZoo: Research, Education and Enrichment Program* (pp. 24-32).
- O'Leary, M. A., y Gatesy, J. (2008). Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics*, 24(4), 397-442. doi:10.1111/j.1096-0031.2007.00187.x
- Olesiuk, P. F., Ellis, G. M., y Ford, J. K. (2005). *Life history and population dynamics of northern resident killer whales (Orcinus orca) in British Columbia*: Canadian Science Advisory Secretariat Ottawa, Canada. Recuperado de: http://www.dfo-mpo.gc.ca/CSAS/Csas/DocREC/2005/RES2005_045_e.pdf
- Osborne, R. W. (1986). A behavioral budget of Puget Sound killer whales. En B. C. K. J. S. L. A. R. Liss. (Ed.), *Behavioral biology of killer whales* (pp. 211-249). New York: New York.
- Pabst, D. A. (2015). To bend a dolphin: Convergence of force transmission designs in cetaceans and scombrid fishes. *Integrative and Comparative Biology*, 40(1), 146-155. doi:10.1093/icb/40.1.146
- Panksepp, J. (1998). *Affective neuroscience: The foundations of human and animal emotions*. New York, NY, US: Oxford University Press.
- Paquette, D. (1992). Discovering and learning tool-use for fishing honey by captive chimpanzees. *Human Evolution*, 7(3), 17-30. doi:10.1007/bf02436257
- Parker, S. T., y McKinney, M. L. (1999). *Origins of intelligence: The evolution of cognitive development in monkeys, apes, and humans*. Baltimore, MD, US: Johns Hopkins University Press.
- Parr, L. A., Waller, B. M., Vick, S. J., y Bard, K. A. (2007). Classifying chimpanzee facial expressions using muscle action. *Emotion*, 7(1), 172-181. doi:10.1037/1528-3542.7.1.172

- Parson, E. C. M., y Rose, N. A. (2018). The Blackfish effect: corporate and policy change in the face of shifting public opinion on captive cetaceans. *Tourism in Marine Environments*, 13(2/3), 73-83. doi: 10.3727/154427318X15225564602926
- Patterson, F. G. P., y Cohn, R. H. (1994). Self-recognition and self-awareness in lowland gorillas. En M. L. Boccia, R. W. Mitchell, & S. T. Parker (Eds.), *Self-Awareness in Animals and Humans: Developmental Perspectives* (pp. 273-290). Cambridge: Cambridge University Press.
- Pavlov, I. P. (1906). The scientific investigation of the psychical faculties or processes in the higher animals. *Science*, 24, 613 – 619. doi:10.1126/science.24.620.613
- Pavlov, I. P. (1941). The conditioned reflex. En W. H. Gantt (Ed.), *Lectures on conditioned reflexes: conditioned reflexes and psychiatry* (Vol. 2, pp. 166 – 185). New York: International Publishers.
- Pavot, W., Diener, E., Colvin, C. R., y Sandvik, E. (1991). Further validation of the Satisfaction with Life Scale: evidence for the cross-method convergence of well-being measures. *Journal of Personality Assessment*, 57(1), 149-161. doi:10.1207/s15327752jpa5701_17
- Payne, R. (1995). *Among whales*. New York: Scribner Book Company.
- Pearson, H. C. (2008). *Fission-fusion sociality in dusky dolphins (Lagenorhynchus obscurus), with comparisons to other dolphins and great apes*. (Tesis doctoral), Texas A&M University,
- Pearson, H. C. (2011). Sociability of female bottlenose dolphins (*Tursiops spp.*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*): Understanding evolutionary pathways toward social convergence. *Evolutionary Anthropology*, 20(3), 85-95. doi:10.1002/evan.20296
- Pederson, A. K., King, J. E., y Landau, V. I. (2005). Chimpanzee (*Pan troglodytes*) personality predicts behavior. *Journal of Research in Personality*, 39(5), 534-549. doi:10.1016/j.jrp.2004.07.002
- Penn, D. C., y 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 of London. Series B, Biological sciences*, 362(1480), 731-744. doi:10.1098/rstb.2006.2023
- Peredo, C. M., Uhen, M. D., y Nelson, M. D. (2018). A new kentriodontid (Cetacea: Odontoceti) from the early Miocene Astoria Formation and a revision of the stem delphinidan family Kentriodontidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(2), e1411357. doi:10.1080/02724634.2017.1411357
- Pervin, L. A., y John, O. P. (Eds.). (1999). *Handbook of personality: Theory and research*. New York, NY, US: Guilford Press.

- Pierce, J. (2013). The dying animal. *Journal of bioethical inquiry*, 10(4), 469-478. doi:10.1007/s11673-013-9480-5
- Pitman, R. L., y Durban, J. W. (2012). Cooperative hunting behavior, prey selectivity and prey handling by pack ice killer whales (*Orcinus orca*), type B, in Antarctic Peninsula waters. *Marine Mammal Science*, 28(1), 16-36. doi:10.1111/j.1748-7692.2010.00453.x
- Plotnik, J. M., de Waal, F. B. M., y Reiss, D. (2006). Self-recognition in an Asian elephant. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(45), 17053-17057. doi:10.1073/pnas.0608062103
- Posada, S., y Colell, M. (2007). Another gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) recognizes himself in a mirror. *American Journal of Primatology*, 69(5), 576-583. doi:10.1002/ajp.20355
- Povinelli, D. (2000). *Folk Physics for Apes: The Chimpanzee's Theory of How the World Works*. Oxford: Oxford University Press.
- Povinelli, D. J., Rulf, A. B., Landau, K. R., y Bierschwale, D. T. (1993). Self-recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*): distribution, ontogeny, and patterns of emergence. *Journal of Comparative Psychology*, 107(4), 347-372. doi 10.1037/0735-7036.107.4.347
- Powell, D. M., y Gartner, M. C. (2011). Applications of personality to the management and conservation of nonhuman animals. En M. Inoue-Murayama, S. Kawamura, & A. Weiss (Eds.), *From Genes to Animal Behavior: Social Structures, Personalities, Communication by Color* (pp. 185-199). Tokyo: Springer Japan.
- Pozzi, L., Hodgson, J. A., Burrell, A. S., Sterner, K. N., Raaum, R. L., y Disotell, T. R. (2014). Primate phylogenetic relationships and divergence dates inferred from complete mitochondrial genomes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 75, 165-183. doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.023
- Prado-Martinez, J., Sudmant, P. H., Kidd, J. M., Li, H., Kelley, J. L., Lorente-Galdos, B., . . . Marques-Bonet, T. (2013). Great ape genetic diversity and population history. *Nature*, 499, 471. doi:10.1038/nature12228
- Praschnik-Buchman, D., y Reiss, D. (2003). A test of mirror self-recognition in the beluga whale. Fifteenth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, 133, Abstract
- Premack, D. (2007). Human and animal cognition: continuity and discontinuity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(35), 13861-13867. doi:10.1073/pnas.0706147104
- Premack, D., y Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences*, 1(4), 515-526. doi:10.1017/S0140525X00076512

- Preston, S. D., y de Waal, F. B. M. (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and Brain Sciences*, 25(1), 1-20. doi:10.1017/S0140525X02000018
- Prior, H., Schwarz, A., y Güntürkün, O. (2008). Mirror-Induced Behavior in the Magpie (*Pica pica*): Evidence of Self-Recognition. *PLOS Biology*, 6(8), e202. doi:10.1371/journal.pbio.0060202
- Pritchard, J. C., Lindberg, A. C., Main, D. C., y Whay, H. R. (2005). Assessment of the welfare of working horses, mules and donkeys, using health and behaviour parameters. *Preventive Veterinary Medicine*, 69(3-4), 265-283. doi:10.1016/j.prevetmed.2005.02.002
- Pruetz, J. D. (2006). Feeding ecology of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal. En R. M. Hohmann G, Boesch C (Ed.), *Feeding ecology in apes and other primates* (pp. 326-364). Cambridge: Cambridge University Press.
- Pruetz, J. D., y McGrew, W. C. (2001). What does a chimpanzee need? Using natural behavior to guide the care and management of captive populations. *Care and management of captive chimpanzees*, 17-37.
- Pruetz, J. D., Fulton, S. J., Marchant, L. F., McGrew, W. C., Schiel, M., y Waller, M. (2008). Arboreal nesting as anti-predator adaptation by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in southeastern Senegal. *American Journal of Primatology*, 70(4), 393-401. doi:10.1002/ajp.20508
- Pusey, A., Williams, J. y Goodall, J. (1997). The influence of dominance rank on the reproductive success of female chimpanzees. *Science*, 277, 828-30. doi:10.1126/science.277.5327.828
- Raaum, R. L., Sterner, K. N., Noviello, C. M., Stewart, C. B., y Disotell, T. R. (2005). Catarrhine primate divergence dates estimated from complete mitochondrial genomes: concordance with fossil and nuclear DNA evidence. *Journal of Human Evolution*, 48(3), 237-257. doi:10.1016/j.jhevol.2004.11.007
- Ralston, J. V., Williams, H. N. y Herman, L. M. (1987) Vocalizations of stressed and unstressed Atlantic bottlenose dolphins. Paper presented at the seventh biennial meeting on the biology of marine mammals, Miami, FL.
- Ready, R. E., Watson, D., y Clark, L. A. (2002). Psychiatric patient- and informant-reported personality: predicting concurrent and future behavior. *Assessment*, 9(4), 361-372. doi:10.1177/1073191102238157
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., y Dingemans, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2), 291-318. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x
- Reisin, H. D., y Colombo, J. A. (2004). Glial changes in primate cerebral cortex following long-term sensory deprivation. *Brain research*, 1000(1-2), 179-182. doi: 10.1016/j.brainres.2003.11.029

- Reiss, D., y Marino, L. (2001). Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5937-5942. doi:10.1073/pnas.101086398
- Rendell, L., y Whitehead, H. (2001). Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(2), 309-324. doi: 10.1017/S0140525X0100396X
- Reznikova, Z. (2007). *Animal intelligence: From individual to social cognition*. New York, NY, US: Cambridge University Press.
- Richards, D. G., Wolz, J. P., y Herman, L. M. (1984). Vocal mimicry of computer-generated sounds and vocal labeling of objects by a bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. *Journal of Comparative Psychology*, 98(1), 10-28. doi: 10.1037/0735-7036.98.1.10
- Richardson, J. (2002). Wheee! (A special report from the Happiness Project) *Esquire*, New York, 137(6), 82.
- Rychlak, J. F. (1968). *A philosophy of science for personality theory*. Boston, MA: Houghton Mifflin.
- Ridgway, S. H., & Brownson, R. H. (1984). Relative brain sizes and cortical surface areas in odontocetes. *Acta Zoologica Fennica*, 172, 149-152.
- Ridley, M. (1993). *Evolution* Blackwell Scientific Publications. Boston, MA.
- Riesch, R., Barret-Lennaard, L. G., Ellis, G. M., Ford, J. K. B., y Deecke, V. B. (2012). Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales? *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(1), 1-17. doi:10.1111/j.1095-8312.2012.01872.x
- Rizzolo, J. B., y Bradshaw, G. A. (2016). Prevalence and Patterns of Complex PTSD in Asian Elephants (*Elephas maximus*). En K. A. T. C. Anura Manatunga, Thilina Wickramaarachchi and Harini Navoda de Zoysa (Ed.), *Asian Elephants in Culture & Nature* (pp. 291-297): Centre for Asian Studies, University of Kelaniya, Sri Lanka.
- Robeck, T. R., Steinman, K. J., Gearhart, S., Reidarson, T. R., McBain, J. F., y Monfort, S. L. (2004). Reproductive physiology and development of artificial insemination technology in killer whales (*Orcinus orca*). *Biology of Reproduction*, 71(2), 650-660. doi:10.1095/biolreprod.104.027961
- Robinson, L. M., Altschul, D. M., Wallace, E. K., Úbeda, Y., Llorente, M., Machanda, Z., . . . Weiss, A. (2017). Chimpanzees with positive welfare are happier, extraverted, and emotionally stable. *Applied Animal Behaviour Science*, 191, 90-97. doi:10.1016/j.applanim.2017.02.008
- Robinson, L. M., Waran, N. K., Leach, M. C., Morton, F. B., Paukner, A., Lonsdorf, E., . . . Weiss, A. (2016). Happiness is positive welfare in brown capuchins (*Sapajus apella*). *Applied Animal Behaviour Science*, 181, 145-151. doi: 10.1016/j.applanim.2016.05.029

- Roitblat, H. L., Terrace, H., y Bever, T. (2014). *Animal cognition*: Psychology Press.
- Rosati, A. G., Herrmann, E., Kaminski, J., Krupenye, C., Melis, A. P., Schroepfer, K., . . . Hare, B. (2013). Assessing the psychological health of captive and wild apes: a response to Ferdowsian et al. (2011). *Journal of Comparative Psychology*, *127*(3), 329-336. doi:10.1037/a0029144
- Ross, S.R. (2015). North American Regional Studbook for Chimpanzees. Chicago: Lincoln Park Zoo
- Rousing, T., y Wemelsfelder, F. (2006). Qualitative assessment of social behaviour of dairy cows housed in loose housing systems. *Applied Animal Behaviour Science*, *101*(1), 40-53. doi:10.1016/j.applanim.2005.12.009
- Røysamb, E., Harris, J. R., Magnus, P., Vittersø, J., y Tambs, K. (2002). Subjective well-being. Sex-specific effects of genetic and environmental factors. *Personality and Individual Differences*, *32*(2), 211-223. doi:10.1016/S0191-8869(01)00019-8
- Sandvik, E., Diener, E., y Seidlitz, L. (1993). Subjective well-being: The convergence and stability of self-report and non-self-report measures. *Journal of Personality*, *61*(3), 317-342. doi:10.1111/j.1467-6494.1993.tb00283.x
- Sapolsky, R. M., Alberts, S. C., y Altmann, J. (1997). Hypercortisolism associated with social subordination or social isolation among wild baboons. *Archives of General Psychiatry*, *54*(12), 1137-1143.
- Saucier, G., y Goldberg, L. R. (1998). What is beyond the Big Five? *Journal of Personality*, *66*, 495-524. doi: 10.1111/1467-6494.00022
- Sawaguchi, T., y Kudo, H. (1990). Neocortical development and social structure in primates. *Primates*, *31*(2), 283-289. doi:10.1007/BF02380949
- Schaefer, S. A., y Steklis, H. D. (2014). Personality and subjective well-being in captive male western lowland gorillas living in bachelor groups. *American Journal of Primatology*, *76*(9), 879-889. doi:10.1002/ajp.22275
- Scheeringa, M. S., Zeanah, C. H., Drell, M. J., y Larrieu, J. A. (1995). Two approaches to the diagnosis of posttraumatic stress disorder in infancy and early childhood. *Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry*, *34*(2), 191-200. doi:10.1097/00004583-199502000-00014
- Schleidt, W. M., Yakalis, G., Donnelly, M., y McGarry, J. (1984). A Proposal for a Standard Ethogram, Exemplified by an Ethogram of the Bluebreasted Quail (*Coturnix chinensis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, *64*(3-4), 193-220. doi:10.1111/j.1439-0310.1984.tb00360.x
- Schore, A. N. (2002). Dysregulation of the right brain: a fundamental mechanism of traumatic attachment and the psychopathogenesis of posttraumatic stress

- disorder. *Australian and New Zealand Journal of Psychiatry*, 36(1), 9-30. doi:10.1046/j.1440-1614.2002.00996.x
- Schore, A. N. (2003). *Affect dysregulation and disorders of the self*. New York, NY, US: W W Norton & Co.
- Seed, A., Emery, N., y Clayton, N. (2009). Intelligence in Corvids and Apes: A Case of Convergent Evolution? *Ethology*, 115(5), 401-420. doi:10.1111/j.1439-0310.2009.01644.x
- Seed, A., y Tomasello, M. (2010). Primate cognition. *Topics in Cognitive Science*, 2(3), 407-419. doi:10.1111/j.1756-8765.2010.01099.x
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*: Oxford University Press.
- Shin, D., y Johnson, D. (1978). Avowed happiness as an overall assessment of the quality of life. *Social Indicators Research: An International and Interdisciplinary Journal for Quality-of-Life Measurement*, 5(1), 475-492. doi: 10.1007/BF00352944
- Shoshani, J., Kupsky, W. J., y Marchant, G. H. (2006). Elephant brain. Part I: gross morphology, functions, comparative anatomy, and evolution. *Brain Research Bulletin*, 70(2), 124-157. doi:10.1016/j.brainresbull.2006.03.016
- Shrout, P. E., y Fleiss, J. L. (1979). Intraclass correlations: uses in assessing rater reliability. *Psychological Bulletin*, 86(2), 420-428.
- Sih, A., y Del Giudice, M. (2012). Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 367(1603), 2762-2772. doi:10.1098/rstb.2012.0216
- Silcox, M. T. (2001). *A phylogenetic analysis of Plesiadapiformes and their relationship to Euprimates and other archontans*. (Tesis doctoral no publicada), The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland.
- Silcox, M. T. (2008). The biogeographic origins of Primates and Euprimates: east, west, north, or south of Eden? En M. Dagosto and E. J. Sargis (eds), *Mammalian Evolutionary Morphology. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series* (pp. 199-231). New York: Springer. doi: 10.1007/978-1-4020-6997-0_10
- Silcox, M. T., Bloch, J. I., Boyer, D. M., Chester, S. G. B., y López-Torres, S. (2017). The evolutionary radiation of plesiadapiforms. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 26(2), 74-94. doi:10.1002/evan.21526
- Similä, T., y Ugarte, F. (1993). Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway. *Canadian Journal of Zoology*, 71(8), 1494-1499. doi:10.1139/z93-210

- Simmonds, M. P. (2006). Into the brains of whales. *Applied Animal Behaviour Science*, 100(1), 103-116. doi:10.1016/j.applanim.2006.04.015
- Simon, M., Wahlberg, M., y Miller, L. A. (2007). Echolocation clicks from killer whales (*Orcinus orca*) feeding on herring (*Clupea harengus*). *Journal of the Acoustical Society of America*, 121(2), 749-752. doi:10.1121/1.2404922
- Skrzypczak, N. (2016). *Personality traits in the Atlantic spotted dolphin (Stenella frontalis): Syndromes and predictors of neophilia*. (Tesis de Máster no publicada). Florida Atlantic University, Boca Raton, FL.
- Slocombe, K. E., y Zuberbühler, K. (2010). Vocal communication in chimpanzees. En E. Lonsdorf, S. Ross, y T. Matsuzawa (Eds.), *The mind of the chimpanzee: ecological and experimental perspectives* (pp. 192-207). Chicago: University of Chicago Press.
- Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., y Struhsaker, T. T. (Eds.). (1987). *Primate societies*. Chicago, IL, US: University of Chicago Press.
- Spaulding, M., O'Leary, M. A., y Gatesy, J. (2009). Relationships of cetacea (Artiodactyla) among mammals: Increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution. *PloS ONE*, 4(9), e7062. doi:10.1371/journal.pone.0007062
- Spikins, P., Rutherford, H., y Needham, A. (2010). From homininity to humanity: Compassion from the earliest archaics to modern humans. *Time & mind-The journal of archaeology consciousness and culture*, 3(3), 303-325. doi:10.2752/175169610X12754030955977
- Steel, P., Schmidt, J., y Shultz, J. (2008). Refining the relationship between personality and subjective well-being. *Psychological Bulletin*, 134(1), 138-161. doi:10.1037/0033-2909.134.1.138
- Steiper, M. E., y Young, N. M. (2006). Primate molecular divergence dates. *Molecular phylogenetics and evolution*, 41(2), 384-394. doi: 10.1016/j.ympev.2006.05.021
- Steiper, M. E., Young, N. M., y Sukarna, T. Y. (2004). Genomic data support the hominoid slowdown and an Early Oligocene estimate for the hominoid-cercopithecoid divergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(49), 17021-17026. doi:10.1073/pnas.0407270101
- Stevens, N. J., Seiffert, E. R., O'Connor, P. M., Roberts, E. M., Schmitz, M. D., Krause, C., . . . Temu, J. (2013). Palaeontological evidence for an Oligocene divergence between Old World monkeys and apes. *Nature*, 497, 611. doi:10.1038/nature12161
- Stevenson-Hinde, J., Stillwell-Barnes, R., y Zunz, M. (1980). Subjective assessment of rhesus monkeys over four successive years. *Primates*, 21(1), 66-82. doi:10.1007/bf02383825

- Stevenson-Hinde, J., y Zunz, M. (1978). Subjective assessment of individual rhesus monkeys. *Primates*, 19(3), 473-482. doi:10.1007/BF02373309
- Strager, H. (1995). Pod-specific call repertoires and compound calls of killer whales, *Orcinus orca* Linnaeus, 1758, in the waters of northern Norway. *Canadian Journal of Zoology*, 73(6), 1037-1047. doi:10.1139/z95-124
- Sumita, K., Kitahara-Frisch, J., y Norikoshi, K. (1985). The acquisition of stone-tool use in captive chimpanzees. *Primates*, 26(2), 168-181. doi:10.1007/bf02382016
- Tartarelli, G., y Bisconti, M. (2006). Trajectories and constraints in brain evolution in primates and cetaceans. *Human Evolution*, 21(3), 275-287. doi:10.1007/s11598-006-9027-4
- Taufique, S. K. T., Prabhat, A., y Kumar, V. (2018). Illuminated night alters hippocampal gene expressions and induces depressive-like responses in diurnal corvids. *European Journal of Neuroscience*, 48(9), 3005-3018. doi:10.1111/ejn.14157
- Taylor, C. K., y Saayman, G. S. (1973). Imitative behaviour by Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in Captivity. *Behaviour*, 44(3/4), 286-298.
- Taylor, B. L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S. M., Ford, J., Mead, J. G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P., y Pitman, R. L. (2010). *Orcinus orca*. En: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.2. <www.iucnredlist.org>.
- Tellegen, A., Lykken, D. T., Bouchard, T. J., Jr., Wilcox, K. J., Segal, N. L., y Rich, S. (1988). Personality similarity in twins reared apart and together. *Journal of Personality and Social Psychology*, 54(6), 1031-1039.
- Temple, D., Dalmau, A., Ruiz de la Torre, J. L., Manteca, X., y Velarde, A. (2011). Application of the Welfare Quality® protocol to assess growing pigs kept under intensive conditions in Spain. *Journal of Veterinary Behavior*, 6(2), 138-149. doi:10.1016/j.jveb.2010.10.003
- Tetley, C. L., y O'Hara, S. J. (2012). Ratings of animal personality as a tool for improving the breeding, management and welfare of zoo mammals. *Animal Welfare*, 21(4), 463-476. doi:10.7120/09627286.21.4.463
- Thewissen, J. G. M., y Williams, E. M. . (2002). Early radiations of cetacea (Mammalia): Evolutionary pattern and developmental correlations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 73-90. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.020602.09542
- Thewissen, J. G. M., Cooper, L. N., Clementz, M. T., Bajpai, S., y Tiwari, B. N. (2007). Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature*, 450, 1190. doi:10.1038/nature06343
- Thewissen, J. G. M., Williams, E. M., y Hussain, S. T. (2001). Eocene mammal faunas from northern Indo-Pakistan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(2), 347-366. doi:10.1671/0272-4634(2001)021[0347:EMFFNI]2.0.CO;2

- Thompson, R. K., y Herman, L. M. (1977). Memory for lists of sounds by the bottle-nosed dolphin: convergence of memory processes with humans? *Science*, 195(4277), 501-503. doi: 10.1126/science.835012
- Thomsen, F., Franck, D., y Ford, J. K. (2002). On the communicative significance of whistles in wild killer whales (*Orcinus orca*). *Naturwissenschaften*, 89(9), 404-407. doi:10.1007/s00114-002-0351-x
- Tinklepaugh, O. L. (1928). The self-mutilation of a male *Macacus rhesus* monkey. *Journal of Mammalogy*, 9, 293-300. doi:10.2307/1374083
- Tomasello, M., y Call, J. (1994). Social cognition of monkeys and apes. *American Journal of Physical Anthropology*, 37(S19), 273-305. doi:10.1002/ajpa.1330370610
- Tomasello, M., y Call, J. (1997). *Primate Cognition*: Oxford University Press USA.
- Tomasello, M., Davis-Dasilva, M., Camak, L., y Bard, K. (1987). Observational learning of tool-use by young chimpanzees. *Human Evolution*, 2(2), 175-183. doi:10.1007/bf02436405
- Tomilin, M. I., y Yerkes, R. M. (1935). Chimpanzee Twins: Behavioral Relations and Development *Pedagogical Seminary and Journal of Genetic Psychology*, 46, 239-263. doi:10.1080/08856559.1935.10533160
- Tomonaga, M., Uwano, Y., Ogura, S., y Saito, T. (2010). Bottlenose dolphins' (*Tursiops truncatus*) theory of mind as demonstrated by responses to their trainers' attentional states. *International Journal of Comparative Psychology*, 23(3), 386-400.
- Tschudin, A. J. P. C. (1998). *Relative neocortex size and its correlates in dolphins: Comparisons with humans and implications for mental evolution*. (Tesis doctoral), University of Natal
- Tutin, C. E. G., McGrew, W. C., y Baldwin, P. J. (1981). Responses of Wild Chimpanzees to Potential Predators. En: Chiarelli A.B., Corruccini R.S. (eds) *Primate Behavior and Sociobiology*. Proceedings in Life Sciences. Springer, Berlin, Heidelberg
- Tyack, P. (1986). Whistle repertoires of two bottlenosed dolphins, *Tursiops truncatus*: mimicry of signature whistles? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(4), 251-257. doi:10.1007/bf00300001
- Úbeda, Y., y Llorente, M. (2015). Personality in sanctuary-housed chimpanzees: A comparative approach of psychobiological and penta-factorial human models. *Evolutionary Psychology*, 13(1), 182-196. doi: 10.1177/147470491501300111
- Ugaz, C., Valdez, R. A., Romano, M. C., y Galindo, F. (2013). Behavior and salivary cortisol of captive dolphins (*Tursiops truncatus*) kept in open and closed

- facilities. *Journal of Veterinary Behavior*, 8(4), 285-290. doi:10.1016/j.jveb.2012.10.006
- Uher, J. (2008a). Comparative personality research: methodological approaches. *European Journal of Personality*, 22(5), 427-455. doi:10.1002/per.680
- Uher, J. (2008b). Three methodological core issues of comparative personality research. *European Journal of Personality*, 22(5), 475-496. doi: 10.1002/per.688
- Uher, J. (2008c). Comparative personality research: methodological approaches. *European Journal of Personality*, 22(5), 427-455. doi: 10.1002/per.680
- Uher, J. (2011). Personality in nonhuman primates: What can we learn from human personality psychology? En A. Weiss, J. E. King, & L. Murray (Eds.), *Developments in primatology: Progress and prospects. Personality and temperament in nonhuman primates* (pp. 41-76). New York, NY, US: Springer Science + Business Media. doi: 10.1007/978-1-4614-0176-6_3
- Uher, J., y Asendorpf, J. B. (2008). Personality assessment in the Great Apes: Comparing ecologically valid behavior measures, behavior ratings, and adjective ratings. *Journal of Research in Personality*, 42(4), 821-838. doi:10.1016/j.jrp.2007.10.004
- Uher, J., Asendorpf, J. B., y Call, J. (2008). Personality in the behaviour of great apes: temporal stability, cross-situational consistency and coherence in response. *Animal Behaviour*, 75(1), 99-112. doi:10.1016/j.anbehav.2007.04.018
- Ujhelyi, M., Merker, B., Buk, P., y Geissmann, T. (2000). Observations on the behavior of gibbons (*Hylobates leucogenys*, *H. gabriellae*, and *H. lar*) in the presence of mirrors. *Journal of Comparative Psychology*, 114(3), 253-262.
- van Horik, J. O., Clayton, N. S., y Emery, N. J. (2012). Convergent evolution of cognition in corvids, apes and other animals. En *The Oxford handbook of comparative evolutionary psychology*. (pp. 80-101). New York, NY, US: Oxford University Press.
- van Oers, K., y Mueller, J. C. (2010). Evolutionary genomics of animal personality. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 365(1560), 3991-4000. doi:10.1098/rstb.2010.0178
- Van Oers, K., y Sinn, D. L. (2013). Quantitative and molecular genetics of animal personality. En C. Carere & D. Maestriperi (Eds.), *Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution* (pp. 149-200). Chicago: London: University of Chicago Press.
- Vanheule, S. (2014). *Diagnosis and the DSM: A critical review*. New York, NY: Palgrave Macmillan.

- Vazire, S., y Gosling, S. D. (2004). Personality and temperament: A comparative perspective. En M. Bekoff (Ed.), *Encyclopedia of animal behavior* (pp. 818-822). Westport, CT: Greenwood Publishing Group.
- Vazire, S., Gosling, S. D., Dickey, A. S., y Schapiro, S. J. (2007). Measuring personality in nonhuman animals. In *Handbook of research methods in personality psychology*. (pp. 190-206). New York, NY, US: The Guilford Press.
- Ventre, J. y Jett, J. (2015). Killer whales, theme parks, and controversy: An exploration of the evidence. En K. Markwell (ed.), *Animals and Tourism: Understanding Diverse Relationships* (pp. 128–145). Bristol, United Kingdom: Channel View Publications.
- Vilstrup, J. T., Ho, S. Y., Foote, A. D., Morin, P. A., Krieb, D., Krutzen, M., . . . Gilbert, M. T. (2011). Mitogenomic phylogenetic analyses of the Delphinidae with an emphasis on the Globicephalinae. *BMC Evolutionary Biology*, *11*, 65. doi:10.1186/1471-2148-11-65
- von Borell, C. J., Weiss, A., y Penke, L. (2019). Developing individual differences in primate behavior: the role of genes, environment, and their interplay. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *73*(2), 20. doi:10.1007/s00265-019-2633-8
- Walker, J. K., Dale, A. R., D'Eath, R. B., y Wemelsfelder, F. (2016). Qualitative Behaviour Assessment of dogs in the shelter and home environment and relationship with quantitative behaviour assessment and physiological responses. *Applied Animal Behaviour Science*, *184*, 97-108. doi:10.1016/j.applanim.2016.08.012
- Walker, K. K., Walker, C. S., Goodall, J., y Pusey, A. E. (2018). Maturation is prolonged and variable in female chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, *114*, 131-140. doi:10.1016/j.jhevol.2017.10.010
- Wallis, J., y Lemmon, W. B. (1986). Social behavior and genital swelling in pregnant chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, *10*(2), 171-183. doi:10.1002/ajp.1350100207
- Walraven, V., Van Elsacker, L., y Verheyen, R. (1995). Reactions of a group of pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) to their mirror-images: Evidence of self-recognition. *Primates*, *36*(1), 145-150. doi:10.1007/BF02381922
- Walsh, S., Bramblett, C. A., y Alford, P. L. (1982). A vocabulary of abnormal behaviors in restrictively reared chimpanzees. *American Journal of Primatology*, *3*(1-4), 315-319. doi: 10.1002/ajp.1350030131
- Wang, J. Y., Riehl, K. N., y Dungan, S. Z. (2014). Family Delphinidae (Ocean Dolphins). En D. E. Wilson & R. A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Volumen 4. Sea Mammals*. (pp. 410-526): Lynx Edicions, Barcelona.

- Watters, J. V., y Powell, D. M. (2012). Measuring animal personality for use in population management in zoos: suggested methods and rationale. *Zoo Biology*, 31(1), 1-12. doi: 10.1002/zoo.20379
- Weary, D. M., Huzzey, J. M., y von Keyserlingk, M. A. (2009). Board-invited review: Using behavior to predict and identify ill health in animals. *Journal of Animal Science*, 87(2), 770-777. doi:10.2527/jas.2008-1297
- Weber, R. E. F., y Zarate, A. V. (2005). Welfare in Farm Animal Husbandry-Current definitions and concepts as basis for practical oriented research with focus on fattening pig husbandry. *archiv fur tierzucht-archives of animal breeding*, 48(5), 475-489.
- Weilgart, L., Whitehead, H., y Payne, K. (1996). A colossal convergence. *American Scientist*, 84(3), 278-287.
- Weinstein, T. A. R., Capitanio, J. P., y Gosling, S. D. (2008). Personality in animals. En *Handbook of personality: Theory and research*, 3rd ed. (pp. 328-348). New York, NY, US: The Guilford Press.
- Weiss, A., Adams, M. J., y Johnson, W. (2011). The big none: No evidence for a general factor of personality in chimpanzees, orangutans, or rhesus macaques. *Journal of research in personality*, 45(4), 393-397. doi: 10.1016/j.jrp.2011.04.006
- Weiss, A., Adams, M. J., y King, J. E. (2011). Happy orang-utans live longer lives. *Biology Letters*, 7(6), 872-874. doi:10.1098/rsbl.2011.0543
- Weiss, A., Adams, M. J., Widdig, A., y Gerald, M. S. (2011). Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) as living fossils of hominoid personality and subjective well-being. *Journal of Comparative Psychology*, 125(1), 72-83. doi:10.1037/a0021187
- Weiss, A., y Gartner, M. (2017). Animal personality. In T. A. Widiger (Ed.), *The Oxford handbook of the five factor model* (pp.281–300). Oxford: Oxford University Press.
- Weiss, A., Inoue-Murayama, M., Hong, K. W., Inoue, E., Uono, T., Ochiai, T., . . . King, J. E. (2009). Assessing chimpanzee personality and subjective well-being in Japan. *American Journal of Primatology*, 71(4), 283-292. doi:10.1002/ajp.20649
- Weiss, A., Inoue-Murayama, M., King, J. E., Adams, M. J., y Matsuzawa, T. (2012). All too human? Chimpanzee and orang-utan personalities are not anthropomorphic projections. *Animal Behaviour*, 83(6), 1355-1365. doi:10.1016/j.anbehav.2012.02.024
- Weiss, A., King, J. E., y Enns, R. M. (2002). Subjective well-being is heritable and genetically correlated with dominance in chimpanzees (*Pan troglodytes*).

- Journal of Personality and Social Psychology*, 83(5), 1141-1149. doi: 10.1037/0022-3514.83.5.1141
- Weiss, A., King, J. E., y Figueredo, A. J. (2000). The heritability of personality factors in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavior genetics*, 30(3), 213-221. doi: 10.1023/A:1001966224914
- Weiss, A., King, J. E., y Hopkins, W. D. (2007). A cross-setting study of chimpanzee (*Pan troglodytes*) personality structure and development: zoological parks and Yerkes National Primate Research Center. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 69(11), 1264-1277. doi: 10.1002/ajp.20428
- Weiss, A., King, J. E., y Perkins, L. (2006). Personality and subjective well-being in orangutans (*Pongo pygmaeus* and *Pongo abelii*). *Journal of Personality and Social Psychology*, 90(3), 501-511. doi:10.1037/0022-3514.90.3.501
- Weiß, B. M., Symonds, H., Spong, P., y Ladich, F. (2011). Call sharing across vocal clans of killer whales: Evidence for vocal imitation? *Marine Mammal Science*, 27(2), E1-E13. doi:10.1111/j.1748-7692.2010.00397.x
- Wemelsfelder, F., Hunter, E. A., Mendl, M. T., y Lawrence, A. B. (2000). The spontaneous qualitative assessment of behavioural expressions in pigs: first explorations of a novel methodology for integrative animal welfare measurement. *Applied Animal Behaviour Science*, 67(3), 193-215. doi: 10.1016/S0168-1591(99)00093-3
- Whiten, A. (1998). Imitation of the sequential structure of actions by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 112(3), 270-281. doi: 10.1037/0735-7036.112.3.270
- Whiten, A. (2000). Chimpanzee cognition and the question of mental re-representation. En D. Sperber (Ed.), *Meta-representations* (pp. 139-167): Oxford University Press.
- Whiten, A. (2011). The scope of culture in chimpanzees, humans and ancestral apes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 366(1567), 997-1007. doi:10.1098/rstb.2010.0334
- Whiten, A., Custance, D. M., Gomez, J. C., Teixidor, P., y Bard, K. A. (1996). Imitative learning of artificial fruit processing in children (*Homo sapiens*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 110(1), 3-14. doi: 10.1037/0735-7036.110.1.3
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., . . . Boesch, C. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399(6737), 682-685. doi:10.1038/21415

- Whitham, J. C., y Wielebnowski, N. (2009). Animal-based welfare monitoring: using keeper ratings as an assessment tool. *Zoo Biology*, 28(6), 545-560. doi:10.1002/zoo.20281
- Whitham, J. C., y Wielebnowski, N. (2013). New directions for zoo animal welfare science. *Applied Animal Behaviour Science*, 147(3), 247-260. doi:10.1016/j.applanim.2013.02.004
- Wildman, D., Grossman, L. I., y Goodman, M. (2002). Functional DNA in humans and chimpanzees shows they are more similar to each other than either is to apes. En M. Goodman y A.S. Simon (Eds.), *Probing Human Origins* (pp. 1-10). Cambridge, MA: American Academy of Arts and Sciences.
- Wiles, G. J. (2004). *Washington State status report for the killer whale*: Washington Department of Fish and Wildlife.
- Williams, B. A., Kay, R. F., y Kirk, E. C. (2010). New perspectives on anthropoid origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(11), 4797-4804. doi:10.1073/pnas.0908320107
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Oxford, England: Belknap Press of Harvard U Press.
- Wilsson, E., y Simm, D. L. (2012). Are there differences between behavioral measurement methods? A comparison of the predictive validity of two ratings methods in a working dog program. *Applied Animal Behaviour Science*, 141(3), 158-172. doi:10.1016/j.applanim.2012.08.012
- Wojciechowska, J. I. (2004). Development of an instrument to assess the quality of life of pet dogs. Charlottetown, PE: University of Prince Edward Island. Recuperado de <https://islandscholar.ca/islandora/object/ir:21785/datastream/PDF/download/citation.pdf>
- Wojciechowska, J. I., Hewson, C. J., Stryhn, H., Guy, N. C., Patronek, G. J., y Timmons, V. (2005). Development of a discriminative questionnaire to assess nonphysical aspects of quality of life of dogs. *American Journal of Veterinary Research*, 66(8), 1453-1460. doi: 10.2460/ajvr.2005.66.1453
- Wolf, M., y Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol*, 27(8), 452-461. doi:10.1016/j.tree.2012.05.001
- Wolfensohn, S., Sharpe, S., Hall, I., Lawrence, S., Kitchen, S., y Dennis, M. (2015). Refinement of welfare through development of a quantitative system for assessment of lifetime experience. *Animal Welfare*, 24(2), 139-149. doi:10.7120/09627286.24.2.139
- Wood, B. M., Watts, D. P., Mitani, J. C., y Langergraber, K. E. (2017). Favorable ecological circumstances promote life expectancy in chimpanzees similar to that

of human hunter-gatherers. *Journal of Human Evolution*, 105, 41-56. doi:10.1016/j.jhevol.2017.01.003

World Health Organization. (2004). *International statistical classification of diseases and related health problems* (Vol. 1): World Health Organization.

Wynne, C. D. L. (2009). The perils of anthropomorphism. *Nature*, 428, 606. doi: 10.1038/428606a

Wynne, C. D. L., y Udell, M. A. R. (2013). *Animal cognition: Evolution, behavior and cognition*. New York: Palgrave Macmillan.

Xitco, M.J. (1988) Mimicry of modeled behaviours by bottlenose dolphins. (Tesis de Máster no publicada), University of Hawaii, Honolulu

Yamanashi, Y., & Hayashi, M. (2011). Assessing the effects of cognitive experiments on the welfare of captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) by direct comparison of activity budget between wild and captive chimpanzees. *American journal of primatology*, 73(12), 1231-1238. doi: 10.1002/ajp.20995.

Yeates, J. W., y Main, D. C. J. (2008). Assessment of positive welfare: A review. *The Veterinary Journal*, 175(3), 293-300. doi:10.1016/j.tvjl.2007.05.009

Yenkosky, J., Bradshaw, G. A. y McCarthy, E. (2010). Post-Traumatic Stress Disorder among parrots in captivity: Treatment considerations. Proceedings of the Association of Avian Veterinarians. 29th Annual Conference, San Diego, CA

Yerkes, R. M. (1939). The Life History and Personality of the Chimpanzee. *The American Naturalist*, 73(745), 97-112. doi:10.1086/280820

Zimmermann E., Radespiel U. (2013) Primate life histories. En: W. Henke W. y I. Tattersall (Eds.) *Handbook of Paleoanthropology* (pp. 1-58). Berlin Heidelberg, Germany: Springer.

