



UNIVERSIDAD DE JAÉN

Centro de Estudios de Postgrado



**UNIVERSIDAD
INTERNACIONAL DE
ANDALUCÍA**

Oficina de Postgrado

Trabajo Fin de Máster

COGNICIÓN SOCIAL CANINA

Estudiante: Ortega Pérez, Carlos Javier

Tutor/a/es: Martos Montes, Rafael

Ordóñez Pérez, David

Índice

Resumen

Abstract

1.Introducción ...4

2. Metodología...20

2.1. Procedimiento de búsqueda...20

2.1.1. Criterios de elegibilidad...20

2.1.2. Fuentes de información...21

2.1.3. Evaluación de los datos obtenidos...22

3. Resultados...22

3.1. Señales humanas...23

3.2. Toma de perspectiva...24

3.3. Comunicación...29

3.4. Aprendizaje...34

4. Discusión y conclusiones...39

5. Referencias bibliográficas...43

Resumen

El perro es un animal que comparte nicho ecológico con el ser humano como resultado de un proceso de domesticación, dando lugar a cambios evolutivos a nivel filogenético y ontogenético; desde aquellos primeros perros prehistóricos descendientes de un antepasado ya extinto en común con el lobo gris, hasta la gran variedad de razas de perros existentes hoy día.

Desde esta posición, los perros han desarrollado una sensibilidad especial a las señales humanas, permitiendo la comunicación humano-perro dentro de un contexto vital que favorece el aprendizaje.

Palabras clave: “Cognición canina”. “Comunicación perro-humano”, “Perro Social”

Abstract

The dog is an animal that shares ecological niches with human being as a result of domestication process, driving to evolution changes at phylogenetic and ontogenetic level; from those prehistoric, primeval dogs, descendants of an extinct ancestor shared with the gray Wolf, to the several kind of breeds of dogs that exist nowadays.

From this point, the dogs have developed and special sensibility to human signs, allowing a way of communication between human/dog within a vital context that pushes the learning process.

Key words: “Dog cognition”; “Dog-human communication”, “Social Dog”

1.Introducción

Hace 50 millones de años, en la época del Eoceno, aparece en los bosques subtropicales de América del Norte y de Eurasia un mamífero carnívoro de cráneo bajo y dentición compuesta por premolares, molares, incisivos y colmillos; de cuerpo grácil, cola larga y patas cortas, siendo las posteriores más largas que las anteriores y con cinco garras retráctiles en cada una de ellas: el *Miacis*. Posteriormente, en el Oligoceno, 34 millones de años atrás, la evolución del *Miacis* dio lugar al *Cynodictis*; ascendiente del *Cynodesmus*, cuyo origen se remonta al Mioceno, 25 millones de años; y a su vez antecesor del *Tomarctus*, natural del Plioceno, 5.3 millones de años (Brewer et al., 2001); y del cual procede el linaje *Canidae* que se origina en el Pleistoceno, 2.5 millones de años, compuesto por 38 especies y donde se incluye el género *Canis*, dentro del

cual se encuentra el lobo: *Canis Lupus* (Clutton-Brock, 1995). Una investigación el ADN mitocondrial pone de manifiesto que el lobo tan sólo difiere en un 0,2% del perro: *Canis Familiaris* (Vila et al., 1997), especie domesticada por el *Homo Sapiens*.

El inicio de la domesticación del perro se sitúa aproximadamente hace 16.000 años, periodo correspondiente al Paleolítico Superior Tardío (Freedman et al., 2014). Sin embargo, se han encontrado hallazgos arqueológicos de perros paleolíticos con fecha anterior a 16.000 años atrás, ubicados en Europa y en el sur de Siberia, incluyendo la cueva Goyet (36.500 años, Bélgica) (Germonpré et al., 2009), la cueva Razboinichya (33.500 años, Rusia) (Ovodov et al., 2011), Kostenki 8 (33500-26500 años, Rusia) (Germonpré et al., 2015) y Predmostí (31000 años, República Checa) (Germonpré et al., 2015). Los datos recogidos a partir de la secuencia de restos de un lobo de 35000 años de edad, hallado en Taimyr al norte de Siberia, identifican a este individuo dentro de un linaje de lobos del Pleistoceno hoy día desconocido, fuera de los lobos modernos y de los lobos que pasaron a ser perros domesticados (Skoglund et al., 2015); por lo tanto, los perros paleolíticos, pre-última glaciación, pueden representar una variación de poblaciones de lobos grises europeos, suponiendo que la ascendencia del perro actual fuera una población de lobos ya extinta (Skoglund et al., 2015), sugiriendo una variación significativa de los lobos del Pleistoceno Tardío, lo que permite concluir que los perros comenzaron su evolución a partir de un ancestro ya extinto en común con el lobo moderno (Freedman et al., 2014).

Cabe resaltar la problemática a la hora de comparar los datos, debido a la falta de muestra de lobos paleolítico, los parámetros temporales y geográficos (Monrey et al., 2014) y la disminución de poblaciones de lobos desde hace 20000 años antes de la era glacial (Pilot et al., 2014). La distintividad ecológica y los rasgos morfológicos de poblaciones de lobos grises del Pleistoceno fue el resultado de variaciones en entornos locales y la dispersión en torno a factores ecológicos como la especialización de presas, el nicho ecológico, búsqueda de pareja y territorio, el rastreo de presas, el tipo de hábitat y el clima sobre la plasticidad craneal y dental y la estructura genética del lobo gris (Leonard et al., 2015); además de las interacciones entre humanos y lobos migrantes. Para distinguir entre perros y lobos, se recurre a los siguientes criterios arqueológicos (Valadez, 1996): abundancia de restos superior a otras especies, individuos de todas las edades en lugares donde no aparece la especie en estado salvaje con diferencias morfológicas e instrumentos de manipulación y representaciones artísticas.

Respecto a las características morfológicas de los fósiles encontrados, es posible determinar si se trata de un lobo salvaje, un lobo salvaje en interacción con humanos o un lobo cautivo en función de la valencia negativa o positiva de la presencia humana: cuanto mayor es la longitud de la región facial, el tamaño mandibular y del cráneo y la dimensión de los dientes se trata de un lobo salvaje, cuando las proporciones son intermedias es un lobo doméstico, mientras que cuanto más corto el rostro y menor la caja craneana es un perro (Dimitrijević et al., 2015).

Durante la transición del Mioceno al Plioceno, como consecuencia de una división taxonómica (Van Valkenburgh, 1991) y la expansión global de los pastos (Cerling et al., 1991) se produce una reorganización estructural en el cerebro: expansión del giro proreano en el extremo anterior del neocortex, aumento general en la cantidad de inflexión del lóbulo frontal y expansión de la corteza prefrontal (Lyras et al., 2003); significando un valor adaptativo, probablemente motivado por la influencia de una gran variedad de estrategias tanto a nivel intraespecífico como a nivel interespecífico (Moehlman, 1989), como por ejemplo la reproducción de parejas monógamas o grupos polígamos (Baker et al., 2004), la cooperación en la crianza de la descendencia que involucra a ambos progenitores (Poessel y Gese, 2013) y a otros ejemplares (Sillero-Zubiri et al., 2004), adaptando su flexibilidad social dependiendo del contexto ecológico y la disponibilidad de alimento (Zabel y Taggart, 1989). Las tácticas de caza se relacionan con el nivel de socialización, dado que existen desde especies cuyos individuos se alimentan individualmente, hasta manadas que apresan animales grandes (Sillero-Zubiri et al., 2004), y en función de factores como el gasto de energía, la frecuencia y el cuidado de los cachorros. Sin embargo, cuanto mayor es el grupo, ascienden los costes (MacDonald et al., 2004) debido a la presencia de especímenes que tienden a evadir situaciones de riesgo (free-riders) y que suelen ser los no reproductores, mientras que la pareja reproductora es quien toma la responsabilidad de las cacerías (MacNulty et al., 2012), además, la presencia de carroñeros implica la diversificación de roles para proteger a la presa (Carbone et al., 2005). Por otro lado, la defensa del territorio también se desarrolla de forma gregaria (Bonanni et al., 2011).

Es posible concluir que existían lobos silvestres que pasaron a vivir en cautividad hace 30.000 años, la presencia de lobos doméstico hace 20.000 años y la aparición de los primeros perros hace 12.000 años (Valadaez, 1996). Hace 15.000 años se produce el origen de los primeros perros, que presentan una similitud ecológica y etológica de las manadas de lobos y los grupos nómadas humanos (Olsen, 1985): pequeñas agrupaciones fijadas a un orden social, cuyos estratos se definen por la madurez y la habilidad del individuo; conducta social temprana; flexibilidad alimentaria sujeta a la recolección o destreza para cazar a través de la persecución

en grupo que exigen coordinación entre individuos que han de alcanzar la madurez; y expansión en variedad de áreas.

A través de un proceso de interacción por medio del contacto continuo se produce la habituación del lobo al ser humano, después la captura y la manipulación de lobeznos para mantenerlos en cautividad, dando lugar a la domesticación del lobo, es decir, desarrollar su ciclo vital dentro de grupos humanos. La domesticación es proceso evolutivo intencional en el ser humano que consiste en aislar a una población de una especie con fines reproductivos; y cuyo resultado final son cambios evolutivos en el comportamiento, la anatomía y la morfología (Kretchmer y Fox, 1975); es un proceso filogenético de selección artificial y natural que se ajusta a las necesidades humanas (Zeder, 2006). Los albores de este proceso se remontan a hace 100.000 años, al final del Pleistoceno medio en el este de Asia, donde grupos de *Homo Erectus* y manadas de *Canis Lupus* mantenían relaciones de competencia, depredación y comensalismo; ésta última por el robo de piezas y el uso de desechos del *Homo Erectus* por parte del lobo. Mientras, en el Noreste de Asia el aislamiento de ambas poblaciones precipitó a intensificar el comensalismo a lo largo del tiempo, llevando a los lobos a la habituación y seguimiento perpetuo del *Homo Erectus*, criando camadas junto a ellos (Valadaez, 1996).

Con la llegada del *Homo Sapiens*, 40.000 años atrás, los lobeznos caerían en cautividad, lo que conduciría a los lobos a autorregular conductas de miedo o agresividad hacia el humano, encontrando los mayores beneficios en la protección, la detección, el seguimiento, olfateo y la colaboración de capturas de presas, mientras que los humanos contaban con herramientas; adaptando la comunicación entre ambas especies y estableciéndose una suerte de mutualismo al compartir las piezas (Reid, 2009). De hecho, una investigación sobre la secuenciación del ADN, ha reflejado que los perros tienen genes que hacen más eficiente la digestión del almidón en comparación al lobo (Axelsson et al., 2013), lo que es traducible en el abandono de una dieta exclusivamente carnívora debido a la asimilación de alimentos, por ejemplo, cereales; procurados por humanos al surgir la agricultura.

A los 30.000 años, con lobos reproduciéndose cerca de núcleos humanos, la selección artificial llevaría a fijar caracteres como la dependencia, docilidad y la búsqueda de afecto, y descartar reacciones de miedo o agresión (Waller et al., 2013); traducible al acortamiento del hocico y la reducción del tamaño de la caja craneal. Las marcas de dentelladas encontradas en huesos con 20.000 años y las que dejaría un lobo moderno presentan gran parecido (Haynes, 1983). En torno a hace 15.000 años, se produce el origen de los primeros perros (Valadaez, 1996).

Por otro lado, también se ha planteado la hipótesis de la auto-domesticación (Hare et al., 2012), basada en que la selección de la no agresión y miedo, ofreciendo a estos ejemplares la posibilidad de vivir en entornos cercanos a humanos, lo que supone una ventaja para aquellos que no tienen miedo o agreden. Esta hipótesis se apoya en el efecto de la selección artificial de zorros plateados en Siberia a largo a plazo en una investigación que ratifica el control deseable sobre características comportamentales. Los zorros se clasificaban en grupos en función de la reacción de una mano humana al acercarse a la jaula: reacciones agresivas o temerosas, los que no tenían ninguna reacción y los que reaccionaban de forma amistosa (Trut et al., 2009). Tras varias generaciones filiales, la selección de características dio lugar a rasgos paedomórficos y comportamientos parecidos a los de un perro y cambios en la morfología en comparación con los zorros no seleccionados; como orejas caídas y la cola rizada (Trut et al., 2009).

En resumen, el comportamiento característico del perro es el efecto de la carga filogenética como consecuencia de su pasado evolutivo y las circunstancias ontogenéticas, es decir, las contingencias que recibe el perro durante su vida. La teoría de la domesticación sugiere que la selección artificial de caracteres ha presionado las habilidades cognitivas y sociales del perro hacia el desarrollo de la sensibilidad a la comunicación humana (Miklósi et al., 2008); mostrando una mayor pericia en la comprensión que incluso especies evolutivamente cercanas a los humanos y cuyos pilares residen en la evolución, el aprendizaje y las experiencias vitales y las condiciones actuales de los perros (Reid, 2009). La hipótesis del procesamiento de la información (Angle et al., 2015) se centra en la extremada plasticidad y controlabilidad de la conducta del perro, mientras que el lobo complementa esta cognición mediante pensamiento cognitivo flexible.

Por otro lado, las diferencias entre perro y lobo han sido consideradas en virtud de selección de habilidades comunicativas específicas (Brooks et al., 2003), pudiendo ser estos cambios evolutivos surgidos a raíz de un sistema cognitivo basado en la hipótesis de que los perros reflejan habilidades de comunicación al menos parcialmente, debido a la evolución cognitiva y la adaptación al contexto social humano, y como consecuencia, los perros han desarrollado funcionalmente comportamientos sociales análogos al ser humano. En base a los puros zorros, se ha interpretado que la domesticación (Savidge et al., 2011) influye en las respuestas del miedo y la agresión, modulando el comportamiento social natural en contexto humano; además es crucial la selección de la presencia al ser humano.

Recientemente (Duggan et al., 2011), se ha propuesto una aproximación teórica que propone que la domesticación de la cognición social es menos probable que ocurriera como resultado fundamental de un gran cambio en un único aspecto del sistema socio-afectivo del comportamiento: cognición social canina fue afinada por pequeños cambios genéticos que afectaron a diferentes aspectos de la sociabilidad: definir; como por ejemplo proximidad, cooperación y atención social. Otras teorías enfatizan la influencia ambiental sobre el perro, por encima del desarrollo ontogenético (Miklosi et al., 2003); basándose en que la evolución se produce al adaptarse el perro al entorno humano, emergiendo esta comunicación social del perro habilidades, sin necesidad de cambios genéticos (Alasaad et al., 2012).

Las poblaciones de lobos no sólo se hallaban dispersas por el hemisferio norte, pero algunas poblaciones de Asia del Este y Europa estuvieron implicadas en un papel sustancial durante la domesticación, mientras que otras no (Asthol et al., 1957). La variedad genética del perro es abundante, pudiendo encontrar poblaciones genéticamente aisladas, razas, o perros mestizos, mezcla de genes; bajo selección artificial, en función de preferencias locales (Becker et al., 1957).

Por otro lado, hay que considerar la falta de contacto con humanos en el ambiente natural del lobo; mientras que en el perro no. No obstante, la relación perro-humano es muy variable, pudiendo encontrar desde perros errantes hasta mascotas (Goth et al., 2003). Aquí el rol ambiental modula la expresión fenotípica del genotipo (gen+interacción ambiental).

El término competencia social, procedente de la psicología del desarrollo y ofrecido como un constructo (Doty et al., 1991): habilidad de un animal para optimizar su comportamiento en función de la información social (Kavoi et al., 2010), refiere a las habilidades básicas que un individuo desarrolla en una situación social. Una visión evolutiva y complementaria (Graven et al., 2007) es que los individuos desarrollan comportamientos sociales controlados por recursos dentro de una estructura social del grupo, donde tiene cabida comportamientos prosociales y coactivos, que ajustan el desempeño en el grupo social, por lo que las experiencias en el ambiente juegan un gran papel en el desarrollo social del individuo (Quignon et al., 2003).

A pesar de que comportamiento plástico influye en el repertorio de conductas de un individuo, hay que reconocer que el grado de plasticidad individual con especies, depende el genotipo (Quignon et al., 2012). Sin embargo, la perspectiva evolutiva de la competencia social sugiere que un mayor proceso evolutivo que afecta a la sociabilidad puede suponer cambios en las reacciones naturales del comportamiento social a nivel especie (Laska et al., 2005), especies-

específicas reacciones normales refieren al grado absoluto de fenotípico plástico, es decir, el potencial de la especie de exhibir un nivel fenotípico social en respuesta a las variaciones del ambiente. A nivel interspecie, la competencia social es definida como la propiedad emergente de las interacciones individuales manifestadas como la plenitud de un sistema de comportamientos prosociales y coactivos por individuos de especies. Evolutivamente, la competencia social varía a lo largo de un espectro coactivo-prosocial, donde el pasado evolutivo optimiza el comportamiento de la especie funcionalmente; incluyendo fuerzas como longevidad, alimentación, tamaño y tipo de estructura del grupo. A pesar del potencial plástico del fenotipo, los individuos de una especie mostrarán especies-específico tendencia.

Durante la domesticación, el ser humano se convierte en una parte del entorno social del perro afectando a la evolución de la competencia social, un proceso gradual que comienza cuando los lobos ancestrales muestran interacción con el ser humano. Finalmente, los humanos se percatan de las ventajas de un animal de compañía, los cuales se han seleccionado artificialmente por sus rasgos; surgiendo un nivel interespecífico de competencia social en perros de relaciones con humanos (Roberts et al., 2010) plasticidad (Brooks et al., 2003) se afecta por cambios genéticos que afectan al fenotipo plástico social. La genética y la plasticidad comportamental han reorganizado la cognición del perro, como consecuencia un socio-cognitivo funcionamiento en comparación al lobo, Los perros presentan un potencial de desarrollo para ajustar su comportamiento social a entornos humanos.

Por otro lado, se apunta a que la domesticación del perro ha desarrollado su capacidad de cooperar con los humanos, facilitado por un sesgo de selección positiva de rasgos, como un menor temor y una mayor atención y tolerancia a las actividades humanas como la caza y el pastoreo (Miklósi et al., 2008), moldeando la acción del compañero humano al contribuir comportamental y cognitivamente para completar una tarea. La diada perro-humano se implica en una relación de trabajo se subyuga a un sistema cognitivo distribuido perro-humano restringiendo comportamientos recíprocamente durante la finalización de una tarea, en la que ambas partes exhibe una relación compleja influida por el estado ambiental y compartiendo una interacción diádica orientada al logro de una tarea compartida.

La relación perro-humano exhibe propiedades de un sistema cognitivo socialmente distribuido (Keil et al., 2015), dando lugar a un sistema de comportamiento definido por rasgos sociales y cognitivos propio de los perros a raíz de su coevolución con los humanos (Neemeh et al., 2018). La cognición es computacional de forma que sigue procedimientos regulares, y es

representativa en el sentido que manipula símbolos para producir acción (Thagard et al., 2005). Estos procesos han sido localizados en el Sistema Nervioso Central (Baars et al., 2010). Sin embargo, otros enfoques se emplazan en la cognición no centrada en el cerebro; como la cognición distribuida, que hace referencia a los recursos que se comparten entre los múltiples agentes que requiere una tarea (Hutchins et al., 1995), más allá de la naturaleza computacional y representativa, fijando unidades de análisis en las dinámicas sociales y ambientales distribuidas que se rigen mediante restricciones materiales, organizativas y situacionales que recaen en los múltiples agentes, las características del entorno y sus interacciones (Theiner et al., 2010).

A partir de este punto, la cognición distribuida se percibe en término de medios materiales donde se incorporan incorporaciones mentales y actividades físicas (Hutchins et al., 1995). De esta forma, los sistemas cognitivos distribuidos son más que la suma de sus partes o emergentes (Theiner et al., 2010), entendiendo como emergentes la naturaleza de las interacciones de sus componentes, donde la interacción da lugar a nuevas conductas que contribuyen a la entropía del sistema a través de la cooperación recíproca (Favela et al., 2019). El andamiaje es otro concepto que denota otra importante característica de la cognición distribuida, pues es el proceso a través del cual los recursos externos son utilizados por parte de un individuo para apoyar la cognición y superar limitaciones individuales (Sutton et al., 2010). El andamiaje es necesario para establecer una cognición distribuida entre especies, por ejemplo, en el caso del pastoreo de ovejas, humano y perro contribuyen para una solución de la tarea, donde las limitaciones del perro para dirigir a las ovejas en una dirección designada son complementarias al compañero humano, actuando como meta-cognición y función ejecutiva para el perro; el humano maneja tareas que están más allá de la capacidad del perro y ayudándole de manera perceptiva, cognitiva o afectiva (Keil et al., 2015).

Además del concepto de emergencia y andamiaje, la cognición distribuida se ha expandido al proponer una teoría interrelacionada de la conciencia distribuida de la situación (Stanton et al., 2009), enfocándose en representaciones compartidas o estructuras de conocimiento en la memoria que sirven como base para las tareas distribuidas (Plant et al., 2017). Esta teoría adicionalmente incluye la conciencia de la situación y un comportamiento emergente que emana de un comportamiento compensatorio de los agentes. Para dilucidar si un sistema humano-animal está cognitivamente distribuido, se han aportado los siguientes conceptos, que a su vez constituyen un medio de evaluación con valores cuantitativos (Neemeh et al., 2017):

- **Dinámica de interacción dominante:** la coordinación genera patrones comportamentales a nivel de grupo, por medio de la emergencia; a la cual se le han añadido características cuantificables de un sistema, la dominación de la interacción (Favela,2019), dividiendo así el sistema en componentes relativamente dominantes: suma de partes de partes que componen la totalidad de un sistema; o interacción dominante: cuando la dinámica de las interacciones entre las partes sustituye la dinámica perteneciente a las partes por separado, de manera que estas interacciones son exponenciales y no lineales, exhibiéndose una estructura y un comportamiento que no se exhibe individualmente en los componentes (Favela et al., 2019), permitiendo el análisis fractal para cuantificar la distribución de desempeño de una tarea y obtener el dominio de interacción (Amon et al.,2016). Como resultado, el sistema de interacción dominante muestra que los componentes son afectados por el sistema y el sistema se ve afectado por los componentes, siendo más que la suma de partes, ofreciendo una orientación de tarea compartida hacia una acción, una estrecha coordinación para el sistema humano-perro durante la ejecución de la tarea.
- **Agencia:** planteando un espectro, en un extremo concierne la idea de que un organismo realice algún tipo de modificación en su entorno con un objetivo funcional (Arnellos et al., 2015), primero dirigida a los agentes en su entorno; y en el otro, la capacidad de controlar el foco de atención y aquellas características cognitivas consecuentes (Metzinger et al., 2013), influyendo sobre sí mismos, otros agentes y el entorno (Nance et al., 2015). Una forma de comprender los sistemas cognitivos distribuidos es a través de una esquematización de dos niveles: un sistema animal-medio ambiente se compone de un sistema animal, un entorno, la entrada sensorial del medio ambiente a los animales y el motor de salida de animal a medio ambiente y un sistema cognitivo distribuido, que está compuesto por dos o más agentes con instrumentos de tarea, la entrada sensorial de un agente a otro y la salida del motor de un agente a otro. El sistema cognitivo distribuido siempre está situado en un entorno y, por lo tanto, siempre contribuye a un sistema animal-ambiental. La esquematización otorga una representación cualitativa de sistemas cognitivos distribuidos que sirven como apoyo para un modelo cuantitativo con ecuaciones diferenciales para otorgar el grado de relación de un animal con las características del entorno.
- **Orientación compartida de tarea:** refiere a la utilización de capacidades cognitivas orientadas a una tarea compartida con gran peso de la atención que se prolonga en el tiempo, y que es parte integral de su desempeño. Los agentes pueden poseer diferentes

objetivos y motivaciones y experimental la tarea de diferente manera (Stanton et al., 2009). Sin embargo, una correcta distribución cognitiva implica que los agentes se guíen de la atención dirigida y las capacidades cognitivas durante la tarea. La evaluación puede ser evaluada mediante múltiples formas como observación, rastreadores oculares y seguimiento de movimiento (Rossi et al., 2014).

Por otro lado, desde la perspectiva de la teoría de la mente, se ha planteado si un animal es capaz de entender a otro individuo o saber si es comprendido, y si es capaz de obtener información de esto o contagiarse de un mismo estado mental, concretamente, si se actúa acorde a lo que un humano sabe o no sabe sobre una situación (Huber et al, 2017), aunque esto no es posible en todos los perros. Los perros modifican su conducta en función de la atención humana. Por ejemplo, un perro al que se le ha prohibido comer un alimento, no lo hará mientras el humano esté mirando, pero probablemente lo haga cuando el humano no esté mirando (Brauer, Call y Tomasello, 2004).

Respecto al engaño, los perros aprenden a responder de manera diferencial a los humanos que dan falsas ubicaciones sobre la localización de alimentos y los que lo hacen de manera honesta (Petter, Musolino, Roberts y Cole, 2009), de la misma manera, un perro también es capaz de engañar a un humano que no comparta el alimento dirigiéndolo lejos de la fuente (Heberlein, Manser y Turner, 2017); a pesar de que esto es efecto de una discriminación operante sin necesidad de recurrir a la teoría de la mente, se requiere de cierta cognición social.

La tesis sobre la empatía en perros está impregnada de cierta controversia debido a la interpretación de los fenómenos. El esfuerzo de algunas investigaciones se ha centrado en aquellos comportamientos que indican empatía, para los cuales ha de haber motivación social (Romero, Konno y Hasegawa, 2013). El contagio emocional también es otra forma de empatía, que sucede cuando signos de emoción se conducen al observador a la misma expresión, siendo los perros capaces de discriminar las emociones humanas en tareas preferenciales (Huber, Barber, Faragó, Müller y Huber, 2017). Se ha observado la tendencia de los perros a emitir respuestas afines a las emociones humanas, por ejemplo cuando ante señales visibles de estrés un perro se vuelve sumiso (Custance y Mayer, 2012), lo que se interpreta como un deseo de comodidad ligado a la idea de prestar ayuda para una persona en peligro o con angustia. Sin embargo, no se ha hallado suficientes pruebas empíricas más allá del condicionamiento diferencial; y los estudios han argumentado que para la toma de perspectiva y la empatía es necesario un grado de cooperación (Range y Virányi, 2014).

Comparar la cognición social resulta interesante desde el punto de vista de comprender las habilidades resultantes de la evolución perro-humano y recolectar evidencias que propician estos cambios en la estructura mental de la cognición social (Heyes et al., 2009). Tanto a nivel teórico como a nivel experimental, las publicaciones han aumentado exponencialmente en los últimos años.

La relación que se desarrolla entre el referente y el perro se ajusta a criterios comportamentales de aproximación, como la búsqueda de alivio ante una situación de estrés emocional o una base segura de exploración (Suma et al., 2013). Evidencias al respecto argumentan que los perros consideran al humano como una fuente de información, protección y ayuda (Smith et al., 2003). En esta aproximación, emerge un rol que completa el sistema interespecífico de comunicación, debido a las interacciones y la sincronización de actividades entre perros y humanos. El inicio y el mantenimiento de la comunicación por parte del humano se lleva a cabo mediante señales ostensivas, como el contacto visual y mandos verbales, que transmiten la intención del humano y sitúa al perro como receptor; lo que respalda que los perros han alcanzado un desarrollo filogenético que les convierte en receptores de la comunicación humana, equiparable a un cachorro humano (Wells et al., 2008). La estabilidad en el contacto visual mutuo funciona como una potente señal para el perro (Maurer et al., 2016), donde también se percibe la intención humana, por lo que las señales ostensivas son indispensables para la comunicación perro-humano.

Por otro lado, otra característica propia de la comunicación perro-humano es el carácter referencial del humano, como señalar o el cambio de mirada (Miklosi et al., 2003); donde la investigación ha hallado gran significancia por parte del perro hacia las señales direccionales (Oesterhelweg, 2008). Los perros pueden utilizar de forma flexible el seguimiento de señales que significan dirección o los cambios de mirada para localizar objetos (Buis, 2015), tienden a responder a las señales como instrucciones de dirección (Curran, 2010), especialmente en el contexto colaborativo e influidos por la guía del humano mediante expresiones emocionales (Horvath, 2013). Los perros recurren a observar al humano para obtener información de objetos o situaciones que no les resultan familiares (Kerley, 2007).

Además, los perros parecen reaccionar a la transmisión de la información, ofreciendo una actitud de obediencia (Cristescu et al., 2015), y como consecuencia, los perros tienden a aumentar las respuestas en función de la introducción percibida, sin comprender

necesariamente la estructura de colaboración (Sonoda et al., 2011), incluso ante situaciones insólitas o solución de problemas (Cablak et al., 2006).

Estas habilidades no son heredadas de los lobos ni son adquiridas por la exposición a humanos, sino resultado de la domesticación (Hare et al., 2005). De hecho, los cachorros de perro presentan habilidades de respuesta a señales humanas que los lobos sólo pueden expresar a través de entrenamiento explícito, incluso en criaderos con grupos de lobos y perros bajo condiciones idénticas (Viranyi et al., 2008). Los perros muestran la capacidad de utilizar señales comunicativas humanas incluso a la edad de entre 6 y 9 semanas, incluso cuando aún se encuentran en camada y sólo se les presta la atención básica (Viranyi et al., 2008), por lo que no es necesaria una exposición extensa a humanos para darse el uso de sus señales comunicativas por parte de perros (Hare et al., 2005).

Algunas razas de perro poseen rasgos seleccionados específicamente por los humanos a través de la coevolución junto al humano, mostrando mayor sensibilidad a las señales comunicativas humanas en contextos cooperativos (Piotti et al., 2016), siendo los gestos, miradas, posturas, distancia física y sonidos vocales son interpretados por perros (Andics et al., 2016); ajustando su comportamiento tanto en situaciones de obediencia y durante interacciones sociales continuas con humanos (Gácsi et al., 2013). Además de señales sociales humanas, los perros también poseen la capacidad de dirigir la atención humana hacia una meta, utilizando el comportamiento de demostración (Kaminski et al., 2011).

Los gestos y señales humanas son estímulos sociales que impactan sobre la conducta del perro. Al inicio de la exposición, el estímulo moldea el comportamiento en su presencia; entonces, si las contingencias y los refuerzos sociales se determinan, el contacto con el estímulo inicial no es fundamental (Udell et al., 2008).

Los ejemplos comunes son señalar, asentir con la cabeza, alcanzar un objeto o mirar a algún objeto o individuo los gestos, miradas, posturas, distancia física y sonidos vocales son interpretados por perros. Por otro lado, las investigaciones no sólo se centran en la respuesta a señales humanas, sino que también se expanden a la capacidad de comunicación del perro. Cuando observan que se coloca un reforzador fuera de su alcance, si el referente se haya ausente, puede que el perro se lo comunique a este a la vuelta (Miklósi et al., 2000), pudiendo manifestar un aumento significativo de la frecuencia de lamerse la boca, la vocalización, el olfateo, mirar al dueño y mirar la ubicación del objeto oculto después de haberse escondido y haber regresado el dueño.

Los estudios de cognición social se clasifican en cuatro subcategorías (Morell, 2009):

I-Respuesta a señales humanas:

La discriminación objeto elección es un paradigma que aborda la habilidad de los perros para responder a pistas direccionales humanas. En el paradigma de dos opciones, el experimentador se coloca entre dos objetos, de los cuales uno contiene recompensa, y el perro infiere la ubicación a través de orientaciones, fugaces o duraderas durante la prueba, proporcionadas por el experimentador, como por ejemplo extensión de brazos, giro de la cabeza o fijación de la mirada (Miklósi y Soproni, 2006), incluso cuando ésta última es fugaz (Ittyerah y Gaunet, 2009); hallando el mejor desempeño de los perros en señales de extensión con el brazo donde el índice indica el objeto permanentemente dentro de un rango de 30 cm (Hare et al., 2002).

Los perros reconocen señales comunicativas, que pueden aprender con rapidez si no las conocen (Miklósi et al., 1998). El reconocimiento de señales sociales humanas con intención comunicativa es más notorio que en señales no sociales (Miklósi et al., 2003 (Kaminski et al., 2012) incluso cuando estas últimas son evidentes, primando el seguimiento de señales humanas que cuando se les permite oler directamente (Szetei et al., 2003) hasta cuando no conducen a recompensa. Se ha sugerido que el uso de estas señales sólo afecta a ámbitos cooperativos (Woobey y Hare, 2009), pues no se han hallado respaldo empírico en el contexto competitivo. Respecto a la edad, investigaciones postulan que cachorros de 9 a 24 semanas son capaces de seguir señales de dirección cuando la mano permanecía extendida hasta hacer la elección (Riedel et al., 2008) sin distinguir efectos del aprendizaje. Sin embargo, la experiencia y el tipo de entrenamiento ocupan una posición estratégica en la interpretación de señales humanas desde la distancia como se observa en el mayor rendimiento de perros de caza y perros que no lo son (McKinley y Sambrook, 2000), al igual que ocurre en perros domésticos frente a perros de refugio (Udell, 2008). Esto también es apreciable en razas criadas para el trabajo cooperativo frente a perros independientes (Gácsi et al., 2009). Las diferencias morfológicas también acentúan mejor respuesta en perros braquiocefálicos que en perros dolicocefálicos, probablemente por la proyección del campo visual (Gácsi et al., 2009); los perros grandes también son superiores en esta tarea que los pequeños (Helton y Helton, 2010). Por otro lado, los indicadores visuales humanos pueden concluir en percepciones erróneas en la detección de objetos, ya que un indicador visual es más potente (Lit, Schweitzer y Oberbauer, 2011), por lo tanto, es necesario utilizar indicaciones útiles y cuidar señales que pueden pasar de inadvertidas e inducir a confusión. Los perros también siguen la pauta de que el dueño señale a otra persona que apunta al objetivo (Kundey et al., 2012), se muestra también preferencia por la señalización de dos personas a un cubo vacío transparente que por una persona que señala a la recompensa.

II-Toma de perspectiva:

Las diferencias conductuales son dependientes de la interpretación desde el punto de vista de un humano, más allá de la discriminación de señales. Esto se ejemplifica cuando los perros cobran objetos y los dejan caer frente a una persona, conociendo su campo visual (Hare et al., 1998); o cuando una prohibición verbal de no probar comida augura mayor cumplimiento cuando es acompañada de una mirada abierta e incisiva (Call et al., 2003), mientras que tienen preferencia a acercarse a quien les ofrece comida a la vez que los miran (Virányi et al., 2004). Los perros también tienen tendencia a probar comida prohibida a oscuras que cuando está iluminada (Kaminski et al., 2012), independientemente de que la cara del experimentador esté iluminada o no; de igual forma que tomarán esta comida prohibida cuando los experimentadores tenga la visión bloqueada por una barrera, a pesar de que pudiera presenciar los movimientos iniciales del perro (Bräuer et al., 2004).

En otro estudio (Kaminski et al., 2009) un experimentador estaba sentado frente a un perro al que le pedía una de las dos pelotas, una cubierta por una barrera opaca y otra por una barrera transparente a ojos del experimentador, esta última era elegida por los perros a pesar de que podían ver ambas.

La idea de que los perros no sólo emplean una señal discriminatoria se refuerza por los hallazgos obtenidos al aplicar un paradigma de mendicidad (Udell, 2011) en dos grupos: perros mascota y perros de refugio. Ambos grupos mostraron mayor preferencia por quienes ofrecían comida situados frente a ellos en comparación con quien no, pero cuando se integraron distractores de la atención, los perros mascota, pero no los de refugio, acudían a los humanos no distraídos. Estos resultados sugieren que también se tiene en cuenta el contexto.

III-Comunicación perro-humano:

Además de descifrar el comportamiento humano, los perros también son capaces de producir señales comunicativas para transmitir sus propios objetivos comportamentales (Miklósi et al., 2003), a través de la búsqueda de atención y comportamientos de demostración. Una parte fundamental de este fenómeno es la mirada, la cual los canes alternan entre un objeto deseado que es inaccesible y un humano (Miklósi et al., 2000), también lo es la posición del cuerpo conforme a un objeto mientras lo señala al humano (Gaunet y Deputte, 2011). Sin embargo, cuando el objeto está oculto aparecen limitaciones: los perros comunican el deseo de acceder a

un objeto, pero no comunican la ubicación de un objeto a sus cuidadores, incluso habiendo presenciado donde se esconde (Kaminski et al., 2011).

Para comprobar si los perros añaden el conocimiento de otros en sus propias decisiones, se ha recurrido al paradigma “ayudante ignorante” (Topál et al, 2006), donde se requiere que el perro se comuniquen con un humano para alcanzar un juguete inaccesible para él solo, se le muestra la ubicación que oculta el objeto y también la de un elemento que se necesita para acceder a este; manipulando el conocimiento del ayudante humano, los perros ajustan la interacción: los perros señalan significativamente más la localización del juguete cuando esta no era conocida por el ayudante (Virányi, 2006). Por otro lado, la alternancia de la mirada dependerá por las contingencias de refuerzo (Bentosela et al., 2008). Respecto a las diferencias individuales suscitadas por la edad, utilizando un paradigma de resolución de problemas sin solución (Passalacqua, et al., 2011, se midió el comportamiento de perros de 2 meses, 4,5 meses y adultos agrupados en tres categorías (Parker et al., 2004): primitivo, caza y pastoreo y molosoides; hallando comportamiento comunicativo desde los dos meses de edad, pero la duración de la mirada aumenta con la edad. A la edad de dos meses no se encontraron diferencias entre razas, pero los perros de caza y/o pastoreo cuando eran adultos.

IV-Aprendizaje social:

Las incidencias de la interacción social sobre la manifestación de comportamientos responden al aprendizaje por observación, crucial para la transmisión de información (Galef y Laland, 2005), Los elementos son la información procesada, el comportamiento que se replica y la novedad de la ejecución por parte del observador (Huber et al., 2009). Reduciendo costos de ensayo y error en condiciones ecológicas (Kubinyi et al., 2009). Los elementos son la información procesada, el comportamiento que se replica y la novedad de la ejecución por parte del observador (Huber et al., 2009). Existen cuatro tipos:

1) Aprendizaje a través de interacción directa específica:

Durante la infancia, el aprendizaje a través de interacciones con la madre y los compañeros de camada acarrea consecuencias en la vida a largo plazo (Crews et al., 2004). Para medir el alcance del aprendizaje social, una investigación (Slabbert y Rasa, 1997) clasifica en cuatro grupos a cachorros de pastor alemán: cachorros de madres no entrenadas en la detección de sustancias estupefacientes (grupos I: destetados a las 6 semanas y II: destetado a las 12 semanas) y cachorros de madres entrenadas en la detección de sustancias estupefacientes (grupo III: destetados a las 6 semanas y grupo IV: destetados a las 12 semanas, este grupo observaba a su

madre e interactuaba con ella durante la detección de droga, pero los cachorros no eran recompensados). Transcurridos 3 meses desde las sesiones de observación materna hasta la evaluación de aptitudes, el grupo IV, el 85% de los cachorros mostraron habilidades de recuperación en un contexto diferente, frente al 18% del grupo III.

Los mecanismos de transmisión de información se han corroborado a partir de la observación de patrones de búsqueda de un conspecífico para localizar comida oculta (Heberlein y Turner, 2009). A los perros demostradores se les mostró por primera vez cuatro pantallas en la que en una se les ocultaba el alimento, los observadores estaban presentes mientras los primeros procedían correctamente, los experimentadores manipulaban el acceso a recompensa o no. Después, los dos perros interactuaban: si se producía un contacto hocico-hocico y el demostrador obtenía recompensa, el observador tenía una latencia más corta y buscaba en el sitio de la recompensa.

2) Aprendizaje observacional espacial:

Los perros pueden navegar por desvíos para alcanzar un objetivo. Las investigaciones emplean pruebas de desviación de barreras para observar los factores implícitos en el aprendizaje social del perro (Pongrácz et al., 2001), los perros tienden a hacer movimientos menos eficientes por fuera de un desvío en forma de V que cuando lo hacen por dentro. Sin embargo, la resolución de la tarea por parte de un humano condujo a latencias significativamente más cortas, pero no aprendían si no observaban al demostrador (Pongrácz et al., 2004), el cual se desvía, por un lado, coloca un objeto y se desvía por el lado opuesto; era significativamente más efectivo si el perro observaba desde el mismo lado. Los perros tomaban el desvío más rápido, aunque no el camino exacto del humano, tal vez por los términos de direccionalidad ambigua. La observación de un demostrador humano también contribuye a que los perros aprendan nuevos desvíos ante rutas que ya no están disponibles. Los perros que no observan demostraciones perseveran en atajos que han quedado bloqueados, mientras que en el caso contrario aprenden a desviarse más rápido (Pongrácz et al., 2003).

Las señales con finalidad comunicativa juegan un papel facilitador en el aprendizaje observacional espacial. Por ejemplo, captar la atención con estímulos verbales durante la demostración, supone un mejor rendimiento en comparación con la ausencia de señales verbales y sólo se coloca un objeto detrás de la barrera de desvío (Pongrácz et al., 2003).

3) Aprendizaje social a través de la manipulación de objetos:

La manipulación de objetos mejora la resolución de tareas. Las evidencias del aprendizaje social muestran que tirar de una cinta para recibir comida se aprende más rápido cuando se observa a un compañero de camada (Adler y Adler, 1997). Para comprobar el efecto de un demostrador humano que manipula un objeto ante tres condiciones distintas: mover una palanca para soltar la palanca, tocar la palanca y un grupo control que no observa al experimentador, pero no se ha observado una diferencia significativa en las latencias de recuperación (Kubinyi et al., 2003). En otra prueba (Mermann et al., 2011) donde un demostrador tira de una toalla para abrir una jaula y obtener comida, se utilizaron perros y humanos como demostrados; no se encontraron diferencias significativas entre ambos grupos.

Se ha indagado en cómo el perro interactúa con el objeto y qué información se procesa para resolver la tarea a través de la demostración. Los resultados de investigaciones postulan que los perros están influenciados por el lugar en el que el demostrador humano se posiciona (Kubinyi et al., 2003), por ejemplo, los perros que observaron cómo obtener una pelota a través de mover una palanca en dos direcciones, todos la tocaron, mientras que la mitad de perros que no lo vieron la demostración no lo hizo. Se ha recurrido pruebas donde hay que mover una pantalla bidireccional para obtener una recompensa para comprobar si los observadores mueven hacia el mismo lado que el observador. Una investigación (Miller et al., 2009) utiliza tres grupos: demostración, emulación y no observación. Cuando se utilizaba otro perro como demostrador movieron en la misma dirección, reduciendo el éxito cuando el perro demostrador estaba presente, pero se emulaba el movimiento. Cuando el demostrador era humano también movían hacia la misma dirección, pero el desempeño en emulación era significativamente mayor que en la otra condición. En otra ocasión, utilizando un tubo horizontal con una cuerda en cada extremo que se balancea sobre una base, a través de la cuerda o con presión directa (Pongráctz et al., 2012), los perros tenían mayor preferencia por el contacto directo con el tubo; sin embargo, cuando el demostrador humano tiraba de la cuerda, los perros tenían mayor probabilidad de utilizar la cuerda frente aquellos que no presenciaron al demostrador. También se ha estudiado la influencia del status social en el hogar de los observadores para aprender de un conspecífico: los perros dominantes tuvieron más éxito que los perros sumisos después de ver una demostración (Pongráctz et al., 2012).

El propósito principal de esta revisión bibliográfica es reunir una selección de investigaciones sobre poblaciones de perros y el área de cognición social, identificando los temas en los que se han centrado los estudios y resumir los hallazgos encontrados en cada uno de ellos, dado que los perros ocupan su nicho ecológico dentro de contextos humanos, por lo tanto es necesario mejorar su adaptación, la comunicación y los recursos para satisfacer sus necesidades a través de

la interacción perro-humano y el vínculo humano-animal; y para ello explorar la cognición social del perro, que además de completar su total bienestar, puede ser beneficioso a la hora de aplicar un tipo de entrenamiento o introducir al perro en un contexto de trabajo. El punto de partida es un trabajo de 2013, realizado por Bensky (Bensky, 2013).

2. Metodología

2.1 Procedimiento de búsqueda

Esta revisión sistemática ha sido elaborada entre los meses de febrero y mayo de 2019, a partir de las directrices del protocolo PRISMA (Preferred Reporting Items for Systematic reviews and Meta-Analyses) (Urrútia y Bonfill, 2010).

2.1.1 Criterios de elegibilidad

El esquema de búsqueda consiste en la extracción de información procedente de bases de datos. Para acotar material bibliográfico, se han elegido algunos criterios de inclusión:

- a)** Estudios relevantes a la cognición animal.
- b)** Fecha de publicación: 2013-2019.
- c)** Publicaciones en inglés y español.
- d)** Revisión por pares en revistas científicas.

Y también criterios de exclusión:

- a)** Los sujetos objeto de estudio no son perros.
- b)** Información no relevante a la cognición canina.
- c)** Metodología aversiva para el perro.
- d)** El enfoque central no se corresponde con el comportamiento adherido a interacciones sociales.
- e)** No se dan interacciones sociales interespecíficas concernientes a humanos.

2.1.2 Fuentes de información

Las fuentes de información consultadas fueron: PLOS, WOS, Springer Link PubMed y ScienceDirect. Todas las búsquedas realizadas en las bases de datos se rigen por los mismos criterios de elegibilidad. Al ejecutar la búsqueda, estas fueron las palabras clave utilizadas (Tabla 1):

Tabla 1-Palabras clave

Fuentes	Palabras clave
PLOS	“Canine cognition”, “Dog-human communication”
WOS	“Dog cognition”, “Human dog-communication”
Springer Link	“Dog cognition” “Canine behaviour”
PubMed	“Canine cognition”, “Social dog”, “Dog learning”
ScienceDirect	“Dog cognition”; “Dog-human communication”

2.2 Evaluación de los datos obtenidos

El número total de resultados encontrados en la búsqueda fue de 196 trabajos, de los cuales se excluyeron 59, debido a que no eran relevantes a la cognición canina, no estaban publicados en revistas científicas o no estaban disponibles los trabajos completos. De los 60 artículos examinados, se excluyeron otros 22 a razón de que no se correspondían con la interacción social.

La selección final se compone de 34 trabajos completos en inglés sobre las incursiones de la cognición social canina y su relevancia en la respuesta a señales humanas, en la toma de perspectiva, la comunicación perro-humano y el aprendizaje social; publicados entre los años 2013 y 2019 (Tabla 2; Figura 1):

Tabla 2-Selección de trabajos

Base de datos	Muestras identificadas	Muestras duplicadas	Muestras excluidas	Muestras cribadas	Muestras seleccionadas
PLOS	23	7	7	9	7
WOS	31	14	13	4	3
Springer Link	47	30	5	12	6
PubMed	17	6	7	4	4
ScienceDirect	78	27	20	31	14

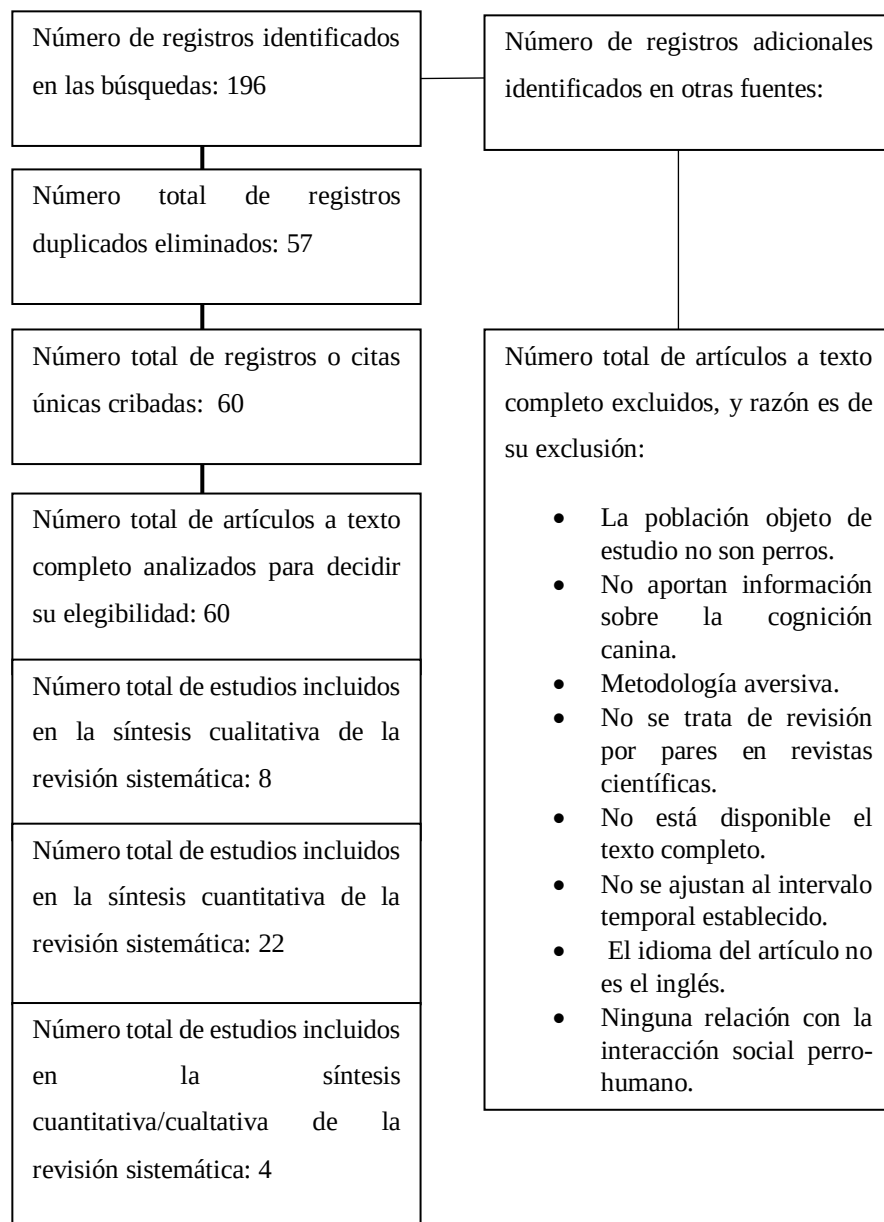


Ilustración 1-Diagrama de flujo

3. Resultados

La selección de trabajos pertinentes a esta revisión bibliográfica sobre la cognición social canina reúne hallazgos referentes a la respuesta a señales humanas (5), toma de perspectiva (10), comunicación perro-humano (10) y aprendizaje social (9)

3.1. Respuesta a señales humanas

Tabla 3-Respuesta a señales humanas

Autor/a	Estudio	Muestra	Diseño	Metodología
Lazarowski (2015)	A comparison of pet and purpose-bred research dog (<i>Canis familiaris</i>) performance on human-guided object-choice tasks.	N=20	Cuantitativo	Elección de objeto guiada por señales humanas
Ford (2019)	Human facial expression affects a dog's response to conflicting directional gestural cues	N= 36	Cualitativo	- PANAS - DIAS - Elección de objeto guiada por señales humanas
Scandurra (2017)	Effectiveness of verbal and gestural signals and familiarity with signal-senders on the performance of working dogs	N=22	Cuantitativo	Tareas de obediencia en condición verbal y en condición gestual
Aderet (2017)	Dog-directed speech: why do we use it and do dogs pay attention to it?	N=90	Cuantitativo	Exposición al habla dirigida a perros y al habla dirigida a humanos.
Benjamin (2017)	'Who's a good boy?!' Dogs prefer naturalistic dog-directed speech	-N=34 -N=29	-Cuantitativo	- Habla dirigida a perros y humanos - Habla dirigida a perros y humanos y prosodia del contenido.

Partiendo inicialmente de la naturaleza propia señales humanas, la literatura científica esboza efectos del tono del habla que determinan la respuesta del perro en función de su edad, siendo el tono superior en agudos y armónicos, el que genera respuestas más rápidas y durante más tiempo en cachorros. Sin embargo, los cachorros no responden significativamente más al habla dirigida a cachorros que dirigida a perros adultos, de igual forma que los perros adultos no muestran diferencias significativas entre los dos tipos de habla (Aderet, 2017). No obstante, los perros adultos muestran preferencia significativa por mirar hacia una fuente de habla dirigida a perros y aproximarse a ella más de cerca, antes que una fuente de habla dirigida a humanos, orientándose de forma no significativa a ésta cuando es el único estímulo disponible. No existe preferencia significativa por el habla dirigida a perros cuando el contenido es incongruente con la prosodia. (Benjamin, 2017).

Respecto a las señales gestuales, a la elección de objetos guiada a través de señales humanas, destaca la tendencia de perros de investigación de no seleccionar un recipiente objetivo por

encima del nivel de azar ante un punto distal, pero sí ante un punto proximal dinámico; mientras que los perros mascotas muestran mayor éxito que los perros de investigación en el punto distal momentáneo y en el punto proximal dinámico (Lazawoski, 2014). La preferencia por un tazón es mayor y el acercamiento más rápido, cuando se apunta sobre él con la mano y se dirige también la mirada. Frente a señales gestuales conflictivas, las expresiones familiares humanas pueden aportar una resolución; pese a no haberse encontrado correlación entre la expresión facial del manifestante y un cuenco elegido o el tiempo necesario para acercarse; los perros reflejan una tendencia significativa a acercarse al tazón cuando se adopta una expresión de enfado o neutras, pero no hay preferencia por una expresión feliz (Ford, 2019).

Las diferencias entre señales verbales y señales gestuales en cuanto a obediencia, se traduce en un rendimiento superior de los perros ante una señal gestual, respondiendo al referente y a extraños, siendo el desempeño ante una señal verbal es ligeramente peor y con mayor latencia ante un extraño. Dada una situación conflictiva, prima la señal gestual sobre la verbal, mientras que, durante una situación incongruente, la probabilidad de que los perros expresen un comportamiento frente a una señal verbal es superior ante el referente, y mayor ante un extraño que muestra una señal gestual; al ser un extraño quien proporciona una señal verbal, el éxito es mayor cuando se combina con señales gestuales del referente (Scandurra, 2017).

3.2. Toma de perspectiva

Tabla 4-Toma de perspectiva

Autor/a	Estudio	Muestra	Diseño	Metodología
Durantón (2016)	Whe facing an unfamiliar person, pet dogs present social referencing based on their owner's direction of movement alone	N=72	Cuantitativo/cualitativo	Aproximación a un extraño en condición de acercamiento, permanencia y retirada
Piotti (2017)	Who to ask for help? Do dogs form an opinion on humans based on skilfulness?	N=32 N=48	Cualitativo/ cuantitativo	- Resolución de problemas - Tarea sin solución
Savalli (2016)	Eye Contact Is Crucial for Referential	N=22	Cualitativo	Seguimiento visual

	Communication in Pet Dogs			
Nitszchner (2014)	Side matters: potential mechanisms underlying dogs' performance in a social eavesdropping paradigm	N=48 N=48	Cualitativo	• Observación+Prueba (experimentadoras+desconocido) • Observación+prueba (experimentadoras + propietario)
Duranton (2017)	Do pet dogs (<i>Canis familiaris</i>) follow ostensive and non-ostensive human gaze to distant space and to objects?	N=65 N=38	Cualitativo	• Seguimiento de la mirada en espacio • Seguimiento de mirada en selección de objeto • Mirada repetitiva no ostensiva • Ensayo repetitivo ostensivo
Mongillo (2017)	Sustained attention to the owner is enhanced in dogs trained for animal assisted interventions	N=96	Cuantitativo	• Test de atención en línea base • Test de atención selectiva
Mongillo (2014)	Reciprocal attention of dogs and owners in urban contexts	N=176	Cuantitativo	• Observación de la conducta
Marshall-Pescini et al., 2014	Do Domestic Dogs Understand Human Actions as Goal-Directed?	N=15 lobos y 14 perros	Cuantitativo	• Tarea sin solución
Belger y Bräuer, 2018	Metacognition in dogs: Do dogs know they could be wrong?	N=48	Cualitativo	• Recompensa en condición de presencia y ausencia de visión
MacLean et al., 2014	Dogs (<i>Canis familiaris</i>) Account for Body Orientation but Not Visual Barriers When Responding to Pointing Gestures	N=40 N=30 N=20 N=30	Cuantitativo	• Seguimiento de señales humanas de dirección

El seguimiento de la mirada humana en el espacio es menos probable cuando se colocan dos cuencos. Al indicar una dirección a distancia en el espacio, es menos probable que los perros miren en el cuenco indicado cuando se ofrecen dos cuencos. En ambas condiciones es menos probable que los perros miren en la dirección indicada cuando no hay señales ostensivas que cuando hay señales ostensivas, los perros no siguen la pista de la mirada por encima del nivel de azar con su primera mirada en la no ostensiva y en la prueba ostensiva única. Sin embargo, en el ensayo repetitivo y ostensivo, significativamente más perros probablemente miren por primera vez la dirección indicada que cuando se le dio al lado izquierdo; con el aumento de la edad, el número de miradas hacia el lado indicado disminuye. (Duranton, 2017). En otro estudio, al observar al menos una vez un contenedor indicado, los perros en condición ostensiva tienen mayor probabilidad de mirar primero el recipiente indicado que durante la condición no ostensiva. Los perros siguen la mirada del demostrador al nivel casual en el estado no ostensivo, mientras que lo hacen por encima del azar en la condición ostensiva. Durante la tarea de elección, los perros tienen mayor posibilidad de seleccionar el bote indicado en la condición ostensiva que en la no ostensiva, sin encontrarse diferencias respecto a sexo o edad (Duranton, 2017).

Se ha observado en perros la destreza de seleccionar la valla correcta en el 94% de las pruebas en la condición de observación y en el 57% de las pruebas en la condición invisible, demostrando mayor precisión cuando la recompensa es un juguete. Los perros comprueban la recompensa en dos situaciones, con mayor frecuencia en la condición invisible y tendiendo a hacerlo con mayor probabilidad cuando la recompensa es un juguete. Si los perros presencian la condición de observación, después selecciona la valla correcta por encima de la probabilidad en el 95% de los casos. Del mismo modo, la condición invisible la posibilidad se da en el 68% de los casos. Por lo tanto, la condición de observación reporta más éxito que la condición invisible. En cuanto a los efectos del aprendizaje, los sujetos no seleccionan la valla correcta más a menudo en la segunda sesión en comparación con la primera sesión. Sin embargo, hubo una influencia significativa del efecto de interacción (condición $\times$ sesión $\times$ recompensa). En contraste, los sujetos comprueban más en la primera sesión que en la segunda sesión. Hubo un efecto significativo para la sesión, pero sin efecto de interacción. Los individuos seleccionan la valla correcta en 18 de 24 ensayos o más, 45 perros estaban por encima del azar en la condición de observación, mientras que ocho perros estaban por encima del azar en la condición invisible (Belger, 2018). Los perros de una investigación se orientan hacia sus dueños durante 0.6% del

tiempo de paseo, mirando 0.5 veces por minuto durante 0.5 segundos. Aunque 83 perros no miraron a su dueño en ningún momento, la observación mutua se dio en 53 parejas durante un 1,1% del tiempo de paseo, una vez por minuto durante 0.8 segundos. Se hallan correlaciones significativamente positivas respecto a los parámetros de atención, longitud y frecuencia de las miradas, con índices de atención superiores para perros sin correa que para perros con correa (Mongillo, 2014).

El entrenamiento supone distintos niveles de atención que representan un patrón determinado de miradas incidentes sobre el referente y el ambiente y la alternancia entre ambos, habiendo miradas más largas hacia el referente que al ambiente en una tarea de atención selectiva, que correlaciona positivamente con la línea base para perros de Intervención Asistida y perros domésticos, pero no para perros de Agility. Los perros de Intervención Asistida mantienen miradas más largas y con menos cambios entre referente y ambiente que los perros mascota; a su vez con miradas más largas que los perros de Agility, los cuales alternan la mirada con más frecuencia que los otros dos grupos (Mongillo, 2017). El estilo de perros de Actividad Asistida participantes en una investigación también influye en el contacto visual. Independientemente del estilo de apego, los perros pasan significativamente más tiempo en contacto con el receptor que con el guía; pero en promedio, los perros de AA pasaron mayor tiempo mirando al guía que al participante durante la sesión; siendo los perros de estilo inseguro quienes parecen tener tendencia no significativa a mirar más de cerca a los guías que a los participantes, mientras que los perros seguros, no (Wanser, 2019).

Bajo varias condiciones experimentales, la mirada hacia el referente, mirada hacia la comida y el número de alternancias de la mirada; la duración y frecuencia de mirar al dueño, mirar y frecuencia de la comida y el tiempo en el área de la comida; no difiere en punto fijo, mirar hacia arriba y hacia abajo, ojos cerrados, ojos hacia arriba y mirar en una dirección, ojos hacia abajo y seguir una dirección. Por otro lado, duración y frecuencia de la observación del referente es significativamente mayor en el seguimiento visual que durante el punto fijo, mirando hacia arriba y hacia abajo. Los perros observan durante más tiempo el alimento durante el seguimiento visual que en la condición de mirar hacia arriba. La alternancia de miradas entre referente y comida también es significativamente superior durante el seguimiento visual que la mirada hacia arriba y hacia abajo. La duración de la mirada hacia arriba fue más larga y frecuente cuando los referentes eran observadores que en la condición de mirar hacia abajo (Savali, 2016).

En ensayos de tarea solucionable, se ha observado mejoras significativas para la latencia de obtención de una recompensa. Sin embargo, los lobos se demoran menos que los perros para acceder a la comida; a su vez, para los perros de casa este índice es menor que en perros free-ranging (Marshall-Pescini, 2014). En pruebas sin solución, los lobos ocupan más tiempo manipulando el aparato que los grupos de perros; y cuanto más tiempo se invierte en esta interacción, más se tarda en mirar al referente humano, con menor frecuencia y menor alternancia de miradas (Marshall-Pescini, 2014).

El comportamiento de los perros de buscar comida en función de la observación de la interacción de un modelo con un donante generoso y a otro egoísta, sin haber preferencia en la búsqueda en las dos condiciones; depende del control lateral, ya que al ser aplicado no se muestra preferencia por un determinado experimentador, la duración de la interacción no varía de forma preferencial por el experimentador que da la comida; la elección del experimentador generoso está influenciada por el lado, siendo también notable en la duración de la interacción (Nitzschner, 2014). Respecto a la obtención de una recompensa en función de la habilidad del experimentador, los perros seleccionan al experimentador hábil por debajo del nivel de probabilidad, a pesar de que la frecuencia, la duración y la latencia de la mirada no varían entre un experimentador hábil y uno torpe. Un segundo estudio propone, ante un demostrador hábil, la tendencia a mirar atrás es mayor y más duradera, sin encontrar diferencias significativas en la latencia de demostración; la alternancia de la mirada no varía entre las dos condiciones (Piotti, 2017).

Por otro lado, la reacción del referente hacia un extraño también modula el comportamiento del perro frente al extraño, produciéndose al menos una vez, miradas alternantes entre referente y extraño en el 76,4% de los perros y un 72,2% muestra al menos un cambio en la mirada; independientemente de la condición, especie y sexo. Sin embargo, las hembras utilizan más miradas referenciales y miradas alternas que los machos; a su vez, las hembras esperan durante un periodo más corto para mirar al referente por primera vez que los machos y aguantan la mirada durante más tiempo. Entre distintos tipos de razas, los perros pastores reaccionan antes al primer movimiento del referente que los perros molosoides. Los perros exhiben más este comportamiento en la retirada y en la permanencia que durante la condición de aproximación. Durante la aproximación, los perros machos pasan más tiempo junto al referente que las hembras; los perros de más edad también pasan más tiempo al lado. En la condición de retirada frente a la condición de aproximación, los perros apresuraron su mirada; los perros molosoides miraban durante más tiempo que los perros pastores. Sin embargo, en la condición de retiro, el

tiempo de contacto con el extraño fue más largo que en la condición de aproximación. Los machos permanecieron más tiempo moviéndose durante la fase de permanencia y retirada que en aproximación; a su vez más pastores que molosoides. Los más jóvenes lloriquean más que los de mayor edad y los machos mean más que las hembras (Duranton, 2016).

Un trabajo persigue evaluar si los perros modifican su ubicación en una habitación respecto a la ubicación de su referente (Duranton, 2017). Los perros pasaron un promedio de 23.84 ± 0.46 segundos cerca del referente en un promedio de 79.47%. No hubo efecto significativo de raza, edad o sexo. Los perros pasaron significativamente más tiempo en el centro de la habitación en condición de control y movimiento continuo en comparación a las otras condiciones. El tiempo que los perros pasan en el centro de la habitación correlaciona significativamente de manera positiva con el tiempo que pasó en el centro de la habitación para todas las condiciones. Los perros pasaron más tiempo inmóviles durante la fase de control, condiciones de quietud, inmovilidad y movimiento; hallando correlación positiva entre el tiempo que pasaron los perros parados y el tiempo que pasaron los perros parados, de la misma manera que los perros pasaron mirando más tiempo al frente que cuando lo hacían los dueños también.

En términos de obediencia, los perros responden la orden de sentarse significativamente con más frecuencia cuando el experimentador se sitúa en frente que cuando da la espalda o cuando se aleja. En ensayos de punteo, los perros siguen la dirección de la señalización con más frecuencia cuando el experimentador mira hacia delante indicando la ubicación correcta. En una prueba direccional los perros siguen la señal hacia el recipiente correcta. En una prueba ambigua, los perros eligen el contenedor más cercano al experimentador cuando la barrera estaba presente y cuando no, eligiendo el contenedor más cercano al experimentador con mayor frecuencia cuando era el único que podía ver que cuando podía ver ambos (McLean, 2014).

3.3. Comunicación perro-humano

Tabla 5-Comunicación perro-humano

Autor/a	Estudio	Muestra	Diseño	Metodología
Firknes (2017)	Appeasement signals used by dogs during dog-human Communication	N=116	Cualitativo	• Prueba estandarizada
Konno (2016)	Dog Breed Differences in Visual Communication with Humans	N=120	Cuantitativo	• Prueba de contacto visual • Tarea sin solución

Wanser y Udell, 2019 Mover a Toma perspectiva	Does attachment security to a human handler influence the behavior of dogs who engage in animal assisted activities?	N=16	Cuantitativo	Simulación de Actividad Asistida
Pongrácz et al., 2017	Should I whine or should I bark? Qualitative and quantitative differences between the vocalizations of dogs with and without separation-related symptoms	N=40	Cualitativo/Cuantitativo	- Cuestionario de Konok - Situación de separación y registro de vocalizaciones
Pongracz (2014)	“We will work for you” – Social influence may suppress individual food preferences in a communicative situation in dogs	N=15	Cuantitativo	Two-way object choice test on distal momentary human pointing
Savalli (2014)	Are Dogs Able to Communicate with Their Owners about a Desirable Food in a Referential and Intentional Way?	N=29	Cualitativo	Ausencia de comida Ausencia del dueño Dueño girado Comida Mitad de la comida Dueño de espaldas
Farago (2017)	Dog growls express various contextual and affective content for human listeners	N=30	Cuantitativo	Análisis del sonido
Duranton 2017 Mover a toma de perspectiva	Interspecific behavioural synchronization: dogs exhibit locomotor synchrony with humans	N=48	Cuantitativo	Señales ostensivas
Larrañaga (2015)	Comparing supervised learning methods for classifying sex, age, context and individual Mudi dogs from barking	N=27	Cuantitativo	Análisis del sonido
Mehrkam et al., 2017	The influence of breed and environmental factors on social	N=30	Cuantitativo	Análisis del sonido

	and solitary play in dogs (Canis lupus familiaris)			
--	--	--	--	--

Los perros poseen la habilidad de comunicarse a través de señales de calma, como lamerse los labios o mirar para otro lado. Un estudio sitúa a perros frente a un extraño que puede presentar una actitud amigable, neutra o amenazadora. Existe una correlación positiva entre mirada amenazadora y apartar la mirada (89.7%), incluso con mayor índice que al producirse un grito (27.8%) o amenaza física (9.3%) y saludo amigable (30.2%). Por otro lado, los perros se lamen los labios en mayor proporción ante una mirada amenazante (55.2%) que ante un saludo amistoso (47.4%); mientras que al producirse gritos (8.7%) o amenaza física (4.6%) la proporción es significativamente más baja. Los perros participantes en el estudio pueden tomar un enfoque sociopositivo, sumisión activa, conductas de sumisión, otros o un comportamiento neutral, encontrando una correlación positiva para los perros de enfoque sociopositivo (32,4%) y los perros de sumisión activa (59,1%) de lamerse los labios al acercarse al extraño; el 18% de los perros lamieron la mano o la cara de la persona de prueba; en el 64.4% lamerse los labios ocurre a la vez que el contacto visual frente a una persona, el 22,6% mira hacia la dirección de la persona, pero no se registró un contacto directo; el 13% de los perros se lame los labios cuando fue acariciado por la persona sin mirar hacia su dirección. Frente a una mirada amenazante, el 56% de los perros reaccionó con un comportamiento sumiso, mientras que el 5.2% respondió con una conducta defensiva y ofensiva; el 55.2% de los perros manifestó lamerse los labios al presentar sumisión, sin embargo, este signo también se observa en la búsqueda de juego; el 51.3% de los perros del estudio muestra clara sumisión, aumentando al 63.9% bajo amenaza física; para gritos amenazantes y amenaza física, 8 perros realizaron con un comportamiento defensivo, mientras que uno de ellos lo hizo ofensivamente. Finalmente, en el saludo amistoso, los perros que no han sido amenazados previamente, el 49.5% mostraron la conducta de lamerse los labios; al recibir el saludo amistoso después de la amenaza, el 70,2% de los perros se lamen los labios. Los perros amenazados se acercaron después de la amenaza, y el 77.7% se lame los labios; aumentando significativamente la tendencia a medida que se intensificaban las amenazas. Se encontró que el comportamiento claramente sumiso fue significativamente menos observado junto a lamerse los labios. Las diferencias individuales respecto a los 116 perros sujeto, se establecen cinco grupos: grupo I con hasta 10 lamidas de labios (23.3%), grupo II con 11-20 (38.8%), grupo III con 21-30 (25.9%), grupo IV con 31-40 y grupo V con 41-60 (6%). Se infiere dos tipos de respuesta de comportamiento global: comportamiento ofensivo amenazador y comportamiento defensivo y escape; sin haber

diferencias entre los grupos I, II y IV, respecto a los otros dos grupos son significativamente menos sumiso y se produjo un mayor comportamiento de saludo en los perros del grupo III que en los del grupo V; y también en el grupo III respecto al grupo I. El grupo V mostró un comportamiento de sumisión notablemente superior al resto de los grupos (Firnkes, 2017).

Los perros son hábiles para comunicarse de manera diferencial e intencional con sus referentes. La duración y frecuencia de la mirada, la mirada a la comida y lamerse la boca, la frecuencia de las alternancias de la mirada entre propietario y comida, el tiempo en el área de la comida ocurren con frecuencia cuando el referente tiene comida en la mano. Durante la comparación alimento, referente y ausencia del referente, la duración de la mirada la comida, lamerse y señales sonoras y el tiempo en el área de comida son significativamente mayores durante comida y referente que durante la ausencia del propietario. La duración de la mirada al propietario fue mayor durante la ausencia de la comida. El tiempo dedicado a la salida del área por la puerta durante la ausencia de comida es mayor que durante comida y propietario. La duración y frecuencia de la puerta y la alternancia entre propietario y salida son significativamente mayor en ausencia de comida que comida y propietario (Savalli, 2014). En los perros de más edad la mirada es más larga que los jóvenes. En cuanto a la raza, los perros primitivos muestran una latencia significativamente mayor que el resto de razas para iniciar el primer contacto visual y observar los rostros humanos durante periodos de tiempo más cortos en una tarea sin solución; retrievers y perros de trabajo son los que menos tiempo tardaron en establecer la mirada y los que más tiempo la mantuvieron (Kong, 2016).

La capacidad de comunicarse también se aprecia a través de vocalizaciones propias del perro. Dos grupos experimentales, perros con problemas de separación y perros sin problemas de separación, difieren latencia de los ladridos durante una fase de ausencia, los perros de más edad comienzan a ladrar más tarde, mientras que los ejemplares más jóvenes y de razas puras ladran antes mientras el referente se está marchando. En cuanto a la aparición del comportamiento de ladridos, los perros de más edad ladran significativamente menos durante la ida. Respecto al gimoteo, los perros cuyos dueños notifican ansiedad por separación, muestran el doble de probabilidad de que apareciera esta conducta, con una latencia significativamente baja; apareciendo correlación entre el estado neutro y la raza durante la ida. En la fase de ausencia, los perros con ansiedad por separación, también mostraron una proporción de quejidos significativa (Pongarz, 2017).

La naturaleza de estas vocalizaciones está ligada a la interacción entre contexto y emociones. Los gruñidos lúdicos son calificados como los más bajos en una escala de agresión, los gruñidos

de protección de los alimentos que obtuvieron la puntuación más alta en la escala de agresión. Los gruñidos agonísticos no difirieron significativamente, mientras que los gruñidos de juego fueron calificados significativamente más altos en el juego y la felicidad, y más bajos en desesperación y temor, mientras que los gruñidos agonísticos no difieren significativamente. Los gruñidos que protegían la comida obtuvieron los puntajes más altos en la agresión y más bajos en el miedo y la desesperación. Los puntajes de felicidad y alegría son significativamente más bajos que los tres estados internos negativos, mientras que las escalas de temor y desesperación no difirieron significativamente. Las calificaciones de desesperación y temor fueron de nivel medio con temor, aún más alto que las escalas lúdicas o de felicidad. El juego con gruñidos muestra un patrón opuesto, obteniendo una puntuación igual de alta en las escalas lúdica y feliz, y se les da una puntuación baja en las escalas de agresión, desesperación y miedo. En el contexto lúdico, hay más gruñidos individuales que en los contextos de vigilancia y amenaza de alimentos. Además, los gruñidos de juego son más cortos, la duración de la llamada tuvo un efecto negativo significativo en las calificaciones de felicidad de los amenazadores y los gruñidos de juego: los gruñidos más cortos son calificados para ser más felices. En el caso de gruñidos amenazadores, la duración de la llamada tiene un efecto similar en las calificaciones de juego, mientras el efecto es opuesto en dos escalas con valencia negativa: gruñidos más largos fueron calificados para ser más agresivos y temerosos. Las dos escalas positivas se ven afectadas positivamente, los episodios de gruñido con pausas más largas se calificaron como más feliz. Por el contrario, existe un efecto negativo no significativo de la tendencia en las calificaciones de temor, considerados como los gruñidos más agudos (Farago, 2017).

El registro acústico de ladridos permite obtener medidas indirectas para extraer información sobre la características del ladrido, a partir de la energía y espectro del sonido, señal de la fuente, ciclos de las vocalizaciones y tonalidad; situando en un 85,13% de precisión para la variable sexo de los perros de un estudio, 91,60% para las hembras y en torno al 76% en machos; un 80,25% para la variable edad, 79% para perros jóvenes, 66% para perros adultos y 75,49% para perros mayores. La predicción para una serie de situaciones es: perro solo 43,40%, pelota 48.85%, pelea y extraño 98%; pero una alta variabilidad entre los perros para juego y paseo (Larrañaga, 2015).

Dada una situación comunicativa, la influencia social del referente recae sobre el rendimiento y el aprendizaje del perro. Una serie de experimentos, basados en una tarea de elección bidireccional guiada por señales de puntería humana, pone de manifiesto que los perros obtienen un mayor rendimiento en la tarea cuando el tipo de comida tiene un alto valor de saliencia. Al ofrecer un cuenco con escaso valor, los perros siguen las indicaciones humanas;

sin embargo, al ofrecer comida alternativa con un incentivo de mayor valor y sobre contenedor no se señala, los perros tienden a ignorar las indicaciones humanas hacia el final de la sesión para tomar la comida con mayor valor (Pongrácz, 2013).

Bajo causa de estímulos ambientales y factores genéticos, el comportamiento de juego se adecúa a una amplia variedad de manifestaciones, que también condicionan la disposición a jugar con humanos. El juego social es mayor en condiciones experimentales que no incluyen a una persona, incluso más que cuando el perro permanece solo en la condición de control; mientras que el juego en solitario es mayor con un juguete y situación de escape que en el juego solitario en la condición de control. Respecto a la raza, los perros retrievers mostraron una tendencia para el juego solitario en general más alto que los pastores, a su vez más alto que perros de guardia. Además, considerando solo el tipo de juego en todas las razas, como las condiciones de las condiciones de los exámenes, el juego solitario ocurrió más a menudo que el juego social (Merhkam, 2017).

3.4 Aprendizaje social

Tabla 6-Aprendizaje social

Autor/a	Estudio	Muestra	Diseño	Metodología
Mongillo et al., 2016	Can attention be taught? Interspecific attention by dogs (Canisfamiliaris) performing obedience tasks	N=64	Cuantitativo	• Permanencia • Autocontrol frente a comida • Autocontrol frente a juguete
Feng et al., 2018	Is clicker training (Clicker+food) better than food-only training for novice companion dogs and their owners?	N=45	Cuantitativo	• MDORS, VARS, DIAS, OQS • Circuito, Cilindro, Mind the gap
Cavali et al., 2017	Are animal-assisted activity dogs different from pet dogs? A comparison of their sociocognitive abilities	N=17	Cuantitativo	• Test de sociabilidad • Gazing Test • A-B • C-BARQ • DIAS

Kerepesi et al., 2014	Dogs and their human companions: The effect of familiarity on dog-human interactions	N=20	Cuantitativo	• Prueba de situación extraña de tres vías, llamada desde comida, prueba de obediencia, alejamiento, enfoque amenazante, interacción lúdica, prueba de inhibición de alimentos y manipulación del cuerpo del perro.
Huber et al., 2013	Discrimination of familiar human faces in dogs (Canis familiaris)	N=15	Cualitativo	• Aproximación y target
Tempelmann et al., 2014	Do Domestic Dogs Learn Words Based on Humans' Referential Behaviour?	N=5	Cualitativo	• Monte-Carlo simulation Procedure Baldwin
Huber et al., 2018	Would dogs copy irrelevant actions from their human caregiver?	N=60	Cuantitativo	• Test de atención • Test de imitación •
Brait et al., 2013	Context specificity of inhibitory control in dogs	N=33	Cualitativo	• Test de inhibición social
Fugazza et al., 2018	Social learning from conspecifics and humans in dog puppies	N=48	Cuantitativo	• Resolución de una tarea por imitación

El análisis de la variedad de comportamientos del perro frente a humanos de distinto grado de familiaridad (referente, persona familiar y desconocido), fue observado en una investigación bajo ocho condiciones. En la condición tres vías, los perros presentan un mayor contacto físico con el referente que con una mujer desconocida, sin embargo, no se encontraron diferencias entre la exposición a una mujer familiar y una mujer desconocida. Frente a la llamada para comida en la fase 1, donde no se habla los perros se orientan más hacia el referente que hacia una persona desconocida. En la parte 2, el perro se orienta mayormente hacia el referente, que hacia dos humanos, sin diferir entre familiar y desconocido. Respecto a la alternancia de miradas entre la comida y cualquier persona difiere: los perros miran más a menudo al referente que a un extraño, pero la frecuencia de alternancia de la comida a una persona familiar es similar al número en referente y extraño. Para el test de obediencia, el mayor desempeño del perro en comando y llamada se dio frente al referente. La familiaridad es directamente proporcional a la velocidad de ejecución. No hay diferencia entre efectividad de referente y familiar, pero frente

a un extraño los comandos se completaron más despacio. Durante el paseo los perros siguieron con mayor frecuencia al referente que a familiar y desconocido. La frecuencia de seguimiento entre familiar y desconocido no difiere significativamente ni tampoco la latencia. Los perros tienen preferencia por permanecer junto al dueño. Bajo la condición de acercamiento, 17 perros corrieron hacia referente, 2 fuera de área, uno hacia mujer desconocida. No se obtiene nada en esta parte. En la situación se presta más atención a la pelota cuando está en la mano del referente, más que familiar y mujer desconocida. No diferencia significativa entre familiar y desconocido. Para el test de inhibición frente a comida: 12 no cogieron la comida en ninguna condición, 2 perros miraron solo al dueño, 2 al familiar, y uno al dueño y al desconocido. La latencia de coger el primer trozo de comida no difiere. Respecto a la manipulación del cuerpo del perro: mejor éxito del dueño a la hora de tumbar y girarlo. No diferencias para sentarlo. No diferencia entre familiar y desconocido (Kerepesi et al., 2014).

El entrenamiento, el sexo y el status reproductivo afectan a la atención sostenida del perro hacia su referente. Durante la línea base de un ejercicio típico de obediencia, la fijación de la mirada del perro a su referente se mantuvo entre 3.4 ± 2.7 segundos, con índices superiores en hembras no esterilizadas, y también superiores en perros entrenados; y entre 8.5 ± 7.6 segundos sobre el ambiente; alternando entre ambos objetivos entre 6.1 ± 2.6 veces por minuto. El nivel de entrenamiento correlaciona positivamente con el tiempo que se mantiene una permanencia, siendo mayor la duración de la fijación hacia el referente en esta condición que frente a comida o un juguete. La fijación de la mirada es afectada por el sexo, el tipo de ejercicio y el grado de entrenamiento. Frente al juguete, las hembras no esterilizadas mostraron mayor índice de cambios en la mirada que las hembras esterilizadas y los machos sin esterilizar; las hembras no esterilizadas obtuvieron índices más altos de cambios en la mirada en el juguete que en la permanencia o la comida (Mongillo, 2016).

La captación con clicker es producto de la relación perro-referente, habilidad técnica del referente al entrenar, el trabajo en equipo y la impulsividad del perro. Se hallan grandes diferencias en el cumplimiento de comandos para el grupo clicker+comida y para el grupo sólo comida, sin indicar diferencias considerables en cuanto al tipo de entrenamiento, pero no para el grupo control. En los dos grupos se encontraron mejoras en la orientación manual, orientación a objetos y el giro, también el grupo clicker+comida mejoró significativamente respecto a la permanencia y órdenes a distancia; mientras que, en la segunda visita, el grupo de sólo comida es más eficaz en la orientación a objetos. En la evaluación de la tercera visita, no se identificaron diferencias significativas, se mantuvieron, pero no hicieron mejoras adicionales entre la

segunda y la tercera visita. Entre la visita 1 y 2, los referentes notificaron una disminución de la impulsividad (OQS) y de los costes (MDORS), manteniéndose en la visita 3, donde también se observó un índice menor de conductas de búsquedas de atención. La adquisición de habilidades se alargó hasta seis semanas después del curso, pero sin haber diferencia en las conductas no enseñadas en este, lo que recae en una falta de habilidad de los dueños para generalizar el entrenamiento (Lyna, 2018).

El rendimiento de perros de AAA y perros mascota que viven en el mismo hogar, pero no participan en AAA. Respecto a la prueba de sociabilidad, los perros pasaron más tiempo cerca del experimentador en la fase activa que en la fase pasiva, sin encontrar diferencias en los grupos. Respecto a la prueba de observación, los perros AAA observaron significativamente más al experimentador que los perros mascota durante la línea base y la extinción; variando el tiempo significativamente entre las fases del grupo AAA pero no para los perros mascota. Los perros AAA observaron significativamente más al experimentador en la fase referencia que en la de adquisición y readquisición, mostrando tiempos más largos en la fase de extinción que durante la línea base, la fase de adquisición y la readquisición; sin encontrar diferencias entre adquisición y readquisición. Para la Tarea A-no-B, no hubo diferencias significativas entre los grupos, tampoco en el número de ensayos hasta dar con la primera respuesta correcta. Por otro lado, los perros mascota mostraron puntuaciones más altas en la subescala de miedo que los perros AAA. Los perros AAA obtuvieron una puntuación más alta en OQS y en la regulación de comportamiento (Cavalli et al., 2017).

Durante las últimas sesiones de pre-entrenamiento de un estudio, los perros dieron un promedio de 92.67% de respuestas correctas. En la etapa 1, sólo cuatro perros resolvieron exitosamente la tarea en un número mínimo de sesiones, necesitando el resto de perros de 5 a 17 sesiones. De los 10 perros exitosos de la etapa 2, solo dos dominaron la última etapa cuando sólo estaban disponibles las características internas de la cara. Mientras que los perros necesitaron en promedio solo unas pocas sesiones para completar la Etapa 1 (6,5 sesiones), los perros exitosos necesitaron una media de 14.4 sesiones para alcanzar el criterio en la Etapa 2. Los dos perros que discriminaron correctamente entre las características internas de las caras en la etapa 3 se realizó sorprendentemente bien en las primeras tres sesiones. Ambos hicieron 70% o más opciones correctas en las primeras dos sesiones e hizo 21 opciones correctas en las primeras tres sesiones, correspondientes al rendimiento significativamente por encima del azar. Los perros tomaron más decisiones correctas en la etapa 1 que en la etapa 2. Durante la etapa 1, el desempeño fue mayor al elegir la cara del usuario frente al ser recompensados por elegir a otra

persona. demás, los perros mostraron un número creciente de opciones correctas en las primeras tres sesiones en la Etapa 2 pero no en las Etapas 1 y 3. En la Etapa 1, los perros como grupo eligieron la cara S + por encima de la posibilidad en los primeros diez ensayos. Sin embargo, en las etapas 2 y 3, los perros se desempeñaron en el nivel de oportunidad en sus primeros diez ensayos. En realidad, cayeron de un promedio de 88% de opciones correctas en su última sesión de la Etapa 1 a un promedio del 48% en su primera sesión de la Etapa 2. Los perros exitosos de la Etapa 2 se redujeron de un promedio de 81% de opciones correctas en su última sesión de esta etapa a un promedio de 56% en su primera sesión de la Etapa 3. No hubo diferencia entre las Etapas 2 y 3 en el número de elecciones correctas que los perros tomaron en sus primeros 10 ensayos a nivel individual en todas las sesiones y etapas, siete perros tenían una preferencia por el lado izquierdo. Lo que es más importante, mientras que los perros exitosos superaron el sesgo lateral, esos perros que fracasó en la Etapa 2 o 3 pareció atascarse en este tipo de estrategia de último recurso (Huber et al., 2013)

Los perros domésticos pueden adquirir una sincronización espontánea con su referente a través del aprendizaje por observación e imitar acciones humanas irrelevantes. A través de una prueba de imitación, con dos grupos experimentales, puerta corredera acción causal y touching acción irrelevante, que observan la actuación del referente, siendo el segundo grupo el que más olfatea los puntos; el 13.33% de los perros de la puerta corredera olfatean también los puntos, y el 57.78% de perros de touching olfatean ambos. El 48,9% de los perros que observaron al referente tocar los puntos, toca al menos un punto, pero solo 11 tocan ambos puntos, ninguno del grupo corredera toca los dos. 5 perros siguen la secuencia correctamente. La acción causal corredera, 15 perros abren, 11 ven las dos, 4 solo una, siendo estos los menos probables que toquen los puntos. De los que vieron ambas opciones, solo dos abren la puerta y tocan los puntos en la secuencia correcta. Los perros que tocaron los puntos al menos una vez, miran a su referente más tiempo durante la demostración (Huber, 2013).

El aprendizaje social puede ser adquirido por cachorros con ocho semanas de vida, siendo el desempeño mayor en la resolución de problemas (comer comida de una caja puzzle) al observar a un perro desconocido antes que a la madre; siendo significativamente mayor el tiempo que los cachorros pasan mirando a un perro desconocido durante la demostración. La probabilidad de resolver un problema es mayor en el grupo de demostración humana que en el grupo de control facilitación social humana (Fuggazza, 2018).

Actualmente, no se han hallado pruebas significativas de que los perros realicen asociaciones entre palabras y objetos. De tres perros participantes en una prueba, sólo uno es capaz de

seleccionar el objeto demandado en 22 de 24. En la prueba de la pared, uno de los perros lo hace 18-28 (Templeman et al., 2014).

Por otro lado, la comunicación en un contexto social, está sujeta al control de inhibición. En ensayos de preferencia, la gran mayoría de perros sujeto de estudio prefieren la comida con mayor valor de saliencia. Los perros prefieren al experimentador generoso. Los perros son capaces de inhibirse cuando la recompensa valiosa está en manos del experimentador tacaño, eligiendo la recompensa de menor valor por parte del experimentador generoso. Sin embargo, esta tendencia cambia a lo largo de los ensayos, acercándose al experimentador tacaño mostrando que los perros se acercaron a los generosos experimentador más a menudo cuando el tacaño experimentador no poseía recompensa. (Bray, 2013).

4. Discusión y conclusiones.

Los perros mascota son significativamente hábiles en el seguimiento de un punto distal momentáneo para localizar el contenedor objetivo con comida, al contrario que ocurre en perros de refugio bajo las mismas condiciones experimentales; esta diferencia probablemente esté sujeta a la experiencia en interacción y socialización con humanos y el historial de refuerzos contingentes (Lazarowski, 2015). En presencia de señales humanas, los perros generalmente se aproximan más hacia el contenedor sobre el que se apunta que al que se mira. Sin embargo, las expresiones humanas pueden potenciar el efecto sobre la elección del contenedor que es apuntado, dominando las expresiones de enfado y neutrales sobre las de felicidad; ya que la expresión facial es pasada por alto y se sigue la dirección hacia la que se señala (Ford, 2019).

La ejecución de órdenes verbales por parte del perro resulta más exitosa cuando la realiza el referente, mientras que resulta menos exitosa cuando se trata de un extraño; pudiendo hallar la explicación en las características únicas de la voz del referente, la cual no puede ser replicada, mientras que las señales gestuales sí pueden ser imitadas por un extraño (Scandurra, 2017). Cabe destacar el hecho de que los humanos modulan su voz para comunicarse con los perros, caracterizado por tono y armónicos más altos; por lo que los perros son más sensibles a la prosodia que al contenido verbal (Aderet, 2017; Benjamin, 2017).

Los perros adecúan señales comunicativas según la presencia de una persona y su orientación corporal, otorgando una mayor atención cuando se mira al frente dentro de un entorno experimental que cuando se da la espalda o no se les dirige la mirada, eligiendo a un

experimentador atento cuando al perro no le es posible acceder a comida; adoptando la dirección hacia la que apunta el cuerpo del referente y produciéndose alternancia de miradas (Savalli, 2016). Los perros se valen de la información que aporta la perspectiva visual de los humanos cuando se señala con gestos, siendo sensibles a la orientación corporal. Cuando se ocultan los ojos del experimentador con una barrera, los perros buscan una posición cercana al experimentador cuando está gesticulando. Estos resultados sugieren que la habilidad de seguir gestos humanos e interpretar la percepción visual humana no parecen integrarse; quedando las señales de orientación limitadas por las barreras visuales, pudiendo haber un sesgo sobre la dirección de apuntamiento dado por la perspectiva visual; además de que ciertas tareas implican una mayor toma de perspectiva (MacLean et al., 2014). Por otro lado, la muestra de signos sociales modifican el comportamiento del perro en función de la reacción del referente, mostrando los miradas referenciales y alternancia de mirada entre el referente y el desconocido, y siendo más latente el acercamiento a una persona desconocida en la condición de retiro, mostrando indicios de sincronía respecto a la actitud del referente; siendo las hembras quienes miran más hacia el referente; y los perros molosoides interactúan con el desconocido más que los perros pastores (Duranton, 2016). Respecto al seguimiento de la mirada humana, los perros siguen la mirada humana más fácilmente hacia objetos en un espacio distante, con énfasis en el papel de señales ostensivas; dado a que los perros durante su vida, están expuestos a interacciones humano-ambiente, humano-humano, humano-objeto produciéndose una suerte de habituación, aprendizaje y sincronización con el referente (Duranton et al., 2017).

Los perros parecen formar preferencias por la habilidad de un demostrador cuando se necesita ayuda humana, incluso los perros que observan una demostración miran más al experimentador que aquellos que no han presenciado la demostración. Es posible que esto pueda ser explicado por la falta de flexibilidad que poseen los perros para saber cuándo necesitan ayuda, y tienden a asociar a un demostrador con la localización de comida (Piotti et al., 2017). Por otro lado, la demostración de interacciones de un experimentador generoso frente a un experimentador tacaño, se ha observado mayor interés del perro si el referente es la persona que mendiga comida; al igual que ocurre en muchos experimentos, ya que se muestra mayor preferencia por el referente. Sin embargo, se ha hallado un fuerte sesgo según el lado al que se sitúan los experimentadores, dado que se da la tendencia de cambiar. Además, al controlar esta condición, no se ha encontrado preferencia por ningún experimentador (Nitschner et al., 2014).

Respecto a perros entrenados para Actividad Asistida por Perros, la orientación hacia el referente se mantiene durante más tiempo que los perros mascota y perros de Agility. Estas

diferencias pueden subyacer en el trabajo que desempeñan los perros y su entrenamiento específico, en los niveles de atención y la percepción de actividad compartida entre perro y referente (Mongillo, 2017). Por otro lado, los perros de Actividad Asistida generalmente desprenden mayor contacto y pasan más tiempo con los participantes de la actividad que con sus guías durante las sesiones, ya que han sido entrenados para trabajar con personas extrañas. No obstante, aquellos perros identificados con un perfil de tiempo inseguro, pasan más tiempo mirando al guía (Wanser y Udell, 2019).

La atención recíproca entre perro y referente durante el paseo dentro de un ambiente urbano que es cotidiano, supone un índice muy bajo por parte del perro, ya que factores inherentes a la marcha, centrando la atención en el entorno; un índice mucho más bajo que en otras situaciones, como por ejemplo ante un estímulo amenaza o una tarea sin solución, donde el perro dirige la mirada hacia el referente en busca de apoyo emocional (Mongillo et al., 2014).

Ante una recompensa que está escondida, los perros verifican de forma más minuciosa la valla correcta, mostrando un comportamiento flexible de la propia percepción visual, recabando información adicional sobre el paradero de la recompensa (Belger y Bräuer, 2018).

Los perros domésticos modernos envían señale visuales comunicativas cuando buscan una recompensa o necesitan soporte. No obstante, no todas las razas no tienen la misma predisposición la búsqueda de recompensas o la perseverancia en participar en una tarea de resolución de problemas; siendo los perros de raza primitiva los que más tiempo necesitan para fijar contacto visual con humanos durante tiempos más cortos en tiempos sin solución. Independientemente de la raza, los perros han desarrollado comúnmente la habilidad para mantener el contacto visual ante la mirada humana, a su vez, la capacidad del perro para producir miradas espontáneas ha sido influenciado por factores genéticos, morfología y propósito de trabajo (Konno et al., 2016). Los perros miran menos a la comida cuando los dueños estaban ausentes que cuando estaban presentes, siendo la mirada hacia la comida distal; mientras que cuando la comida está presente, los perros miran más a los dueños, lo que sugiere que los perros miran a sus dueños en busca de una respuesta (Savalli et al., 2014).

Las vocalizaciones, también forma parte del sistema de comunicación canino, dándose antes en perros con ansiedad por separación del referente y siendo el ladrido excesivo el principal indicio (Pongrácz et al., 2017). Los perros también comunican su estado en una gran variedad de contextos, como por ejemplo la protección de comida, el juego o situación de amenaza a través de vocalizaciones (Faragó et al., 2017; Larrañaga et al., 2015).

Además de las miradas y las vocalizaciones, los perros son capaces de utilizar señales de calma, propias de la comunicación intraespecífica camina, hacia humanos; lamiéndose los labios o girando la cara ante situaciones conflictiva o como respuesta al estrés generado por la amenaza humana, con el fin de reducir el comportamiento agresivo de un emisor (Firknes et al., 2017).

En la tarea de elección entre dos objetos, la experiencia social y el aprendizaje son inherentes al éxito de la tarea, basándose en la comunicación intespecífica a través de señales específicas; sin embargo, la influencia social puede suspender reglas básicas del aprendizaje dirigidas a la recompensa (Pongrácz et al., 2013).

El entrenamiento tiene efectos sobre la atención y la orientación dirigida al referente, incrementando la duración de la mirada, como resultado de los efectos del condicionamiento operante, la discriminación de estímulos, las actividades comparativas y el cuidado del perro; además del sexo y el estado reproductivo (Mongillo et al., 2016). Cabe destacar que el comportamiento de observación depende de procesos de aprendizaje depende de los efectos de refuerzo y extinción. No obstante, en perros de Intervención Asistida, el guía como fuente de apoyo también supone un refuerzo social, a diferencia de los perros domésticos (Cavalli et al., 2017). Los perros de tan sólo 8 semanas de edad son capaces de mostrar habilidades de aprendizaje al observar a un experimentador resolviendo una tarea, lo que es traducible en la capacidad para extraer información socialmente relevante sobre el medio y realizar una imitación, incluso una hora después de la demostración (Fugazza et al., 2018). Otra investigación ha revelado que los perros domésticos copian acciones funcionalmente innecesarias al ser mostradas por el referente humano al mostrarse junto una acción funcional (Huber et al., 2018). Respecto a la discriminación entre familiares y personas desconocidas, los perros reconocen a su referente y a familiares durante la prueba de situación extraña de tres vías y alejamiento, enfoque amenazante o interacción en el juego. Por el contrario, los perros no discriminan entre el dueño y la persona familiar en pruebas de comportamiento de obediencia o hacia una persona asertiva, llamada desde comida, inhibición de alimentos y manipulación del cuerpo del perro. Los perros siempre prefieren al referente antes que a una persona desconocida, pero entre el referente y un familiar, la elección depende de un contexto específico (Kerepesi et al., 2014). Al mostrar el rostro de familiares y referente, los perros discriminan a humanos conocidos sobre la información visual de la cara, pero con dificultad para distinguir a partir de ojos, nariz y boca; con un mejor desempeño de los perros mesocefálicos (Huber et al., 2013).

Ante la presencia de un alimento visible, el control de la inhibición se ajusta a un contexto social, recurriendo a los recursos cognitivos necesarios para resolver un problema; y aunque el rendimiento sea estable, un mismo individuo, la demanda de otras tareas puede influir en este (Bray et al., 2013).

En cuanto al aprendizaje de las conexiones entre palabras y contextos, los perros no se desenvuelven ante tan exigente paradigma, sin producirse asociaciones simples. Excepcionalmente, se ha encontrado un perro que es capaz de vincular palabras a nuevos objetos, incluso fuera de límites espacio-temporales (Templeman et al., 2014).

5. Referencias bibliográficas

Aderet, B., Gallego-Abenz, M., Reby, D., y Mathevon N. (2017) Dog-directed speech: why do we use it and do dogs pay attention to it? *Proc. R. Soc. B.* 284.

Adler, L. L., y Adler, H. (1977). Ontogeny of observational learning in the dog (*Canis familiaris*). *Developmental Psychobiology*, 10, 267–271.

Amon, M.J., Pavlov, O., Holden, J.G. (2018). Synchronization and fractal scaling as resources for cognitive control. *Cognit. Syst. Res.*, 50, 155-179.

Arnellos, A. Moreno, A. (2015) Multicellular agency: an organizational view. *Biol. Philos.*, 30, 333-357.

Alasaad, S., Permian, R., Gakuya, F., Mutinda, M., Soriguer, R.C, y Rossi, L. (2012) Sarcoptic-mange detector dogs used to identify infected animals during outbreaks in wildlife. *BMC Vet. Res.*, 8 (110).

Ashton, H., Eayrs, J.T., y Moulton D. G. (1957) Olfactory acuity in the dog. *Nature*, 179, 1069-1070.

Axelsson, E., Ratnakumar, A., Arendt M.L., Maqbool, K., Webster, M.T., Perloski, M., Liberg O, Arnemo JM, Hedhammar A, y Lindblad-Toh, K. (2013). The genomic

signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature*, 495(7441), 360–364.

Baars, B.J., N.M. Gage, N.M. (2010) *Cognition, Brain and Consciousness: Introduction to Cognitive Neuroscience* (second edition), Elsevier, Burlington, MA.

Baker, P.J., Funk, S.M., Bruford, M.W., y Harris, S. (2004). Polygynandry in a red fox population: implications for the evolution of group living in canids? *Behav. Ecol*, 15 (5), 766–778.

Becker, F., Markee, J.E., y King, J.E. (1957). Studies on olfactory acuity in dogs discriminatory behaviour in problem box solutions. *Anim. Behav.*, 5 (3), 94–103.

Belger, J., y Bräuer, J. (2018). Metacognition in dogs: Do dogs know they could be wrong? *Learning & Behaviour*. 46, 398–413.

Benjamin, A., y Slocombe. (2018) ‘Who’s a good boy?!’ Dogs prefer naturalistic dog-directed speech. *Animal Cognition*. 21, 353–364.

Bentosela, M., Barrera, G., Jakovcevic, A., Elgier, A. M., y Mustaca, A. E. (2008). Effect of reinforcement, reinforcer omission and extinction on a communicative response in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Behavioural Processes*, 78, 464–469.

Bray, E. E., MacLean, E.L., y Hare, B.A. (2014). Context specificity of inhibitory control in dogs. *Animal Cognition*, 17, 15–31.

Bräuer, J., Call, J., y Tomasello, M. (2004). Visual perspective taking in dogs (*Canis familiaris*) in the presence of barriers. *Applied Animal Behaviour Science*, 88, 299–317.

Brewer, D. Clark, T., y Phillips, A. (2001). *Dogs in antiquity: Anubis to Cerberus, the origins of the domestic dog*. Aris & Phillips. Warminster.

Brooks, S.E., Oi, F.M., y Koehler, P.G. (2003). Ability of canine termite detectors to locate live termites and discriminate them from non-termite material. *J. Econ. Entomol.*, 96 (4), 1259–1266.

- Bonanni, R., Natoli, E., Cafazzo, S., y Valsecchi, P. (2011). Free-ranging dogs assess the quantity of opponents in intergroup conflicts. *Anim. Cogn.* 14 (1), 103–115.
- Cablk, M.E., Heaton, J.S. (2006). Accuracy and reliability of dogs in surveying for desert tortoise (*Gopherus agassizii*). *Ecol. Appl.*, 16 (5), 1926-1935.
- Call, J., Bräuer, J., Kaminski, J., y Tomasello, M. (2003). Domestic dogs (*Canis familiaris*) are sensitive to the attentional state of humans. *Journal of Comparative Psychology*, 117, 257–263.
- Carbone, C., Frame, L., Frame, G., Malcolm, J., Fanshawe, J., y FitzGibbon, C. (2005). Feeding success of African wild dogs (*Lycaon pictus*) in the Serengeti: the effects of group size and kleptoparasitism. *J. Zool.* 266 (02), 153–161.
- Craven, B.A., Neuberger, T., Paterson, A.G., Webb, E.M., Josephson, E.E., y Morrison, G.S. (2017). Reconstruction and morphometric analysis of the nasal airway of the dog (*Canis familiaris*) and implications regarding olfactory airflow. *Anat. Rec.*, 290 (11), 1325-1340.
- Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V. (1997) Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389 (6647), 153–158.
- Crews, D., Fuller, T., Mirasol, E. G., Pfaff, D. W., y Ogawa, S. (2004). Postnatal environment affects behavior of adult transgenic mice. *Experimental Biology and Medicine*, 229, 935–939.
- Clutton-Brock, J. (1995) *Origins of the Dog: Domestication and Early History In The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour, and Interactions with People*.ed. James A.Serpell. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Dimitrijević, V., y Vuković, S. (2015). Was the dog locally domesticated in the Danube Gorges? Morphometric study of dog cranial remains from four Mesolithic–Early Neolithic archaeological sites by comparison with contemporary wolves. *Int. J. Osteoarchaeol.*, 25 (1),1-30.

Duranton C, Range F, y Virányi, Z. (2017) Do pet dogs (*Canis familiaris*) follow ostensive and non-ostensive human gaze to distant space and to objects? *R. Soc. open sci.* 4: 170349.

Duranton, C., Bedossa, T., Gaunet, F. (2016) When facing an unfamiliar person, pet dogs present social referencing based on their owner's direction of movement alone. *Animal Behaviour*. 113, 147-156.

Favela, L.H., Riley, M.A., Shockley, K., y Chemero, H. (2018) Perceptually equivalent judgments made visually and via haptic sensory-substitution devices *Ecol. Psychol.*, 30, 326-345.

Feng, C. L., Hodgins, N. H., Woodhead, J.K., Howell, T., y Bennet, P.C. (2018) Is clicker training (Clicker+food) better than food-only training for novice companion dogs and their owners? *Applied Animal Behaviour Science*, 204, 81-93.

Firnkes, A., Bartels, A., Bidoli, E., Erhard, M. (2017) Appeasement signals used by dogs during dog-human communication. *Journal of Veterinary Behaviour*, 19, 35-44.

Ford, F., Kun, G., & Mills, D. (2019) Human facial expression affects a dog's response to conflicting directional gestural cues. *Behavioural Processes*. 159, 80-85

Freedman, A.H., Gronau, I., Schweizer, R.M., Ortega-Del Vecchyo, D., Han, E., Silva, P.M., Galaverni, M., Fan, Z., Marx, P., Lorete-Galdos, B., Beale, H., Ramirez, O., Hotmozdiari, F., Alkan, C., Vilá, C., Squire, K., Geffen, E., Kusak, J., Boyko, A.R., Parker, H.G., Lee, C., Tadiotla, V., A. Siepel, Bustamante, C.D., Harkins, T.T, Nelson, S.F., Ostrander, E.A., Marques-Bonet, T., y Wayne J. (2014) Genome sequencing highlights the dynamic early history of dogs. *PLOS Genet.*, 10, 1-12.

Fugazza, C., Moesta, A., Pogány, A., y Miklósi A. (2018). Social learning from conspecifics and humans in dog puppies. *Scientific Reports*, 8, 9257.

Gácsi, M., Vas, J., Topál, J., y Miklósi, Á. (2013). Wolves do not join the dance: sophisticated aggression control by adjusting to human social signals in dogs. *Animal Behaviour. Science*, 145, 109–122.

Galef, B. G., y Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: Empirical studies and theoretical models. *Bioscience*, 55, 489-499.

Gaunet, F., y Deputte, B. L. (2011). Functionally referential and intentional communication in the domestic dog: Effects of spatial and social contexts. *Applied Animal Cognition*, 14, 849–860.

Germonpré, M., Lázníčková, M., Galetová, R., Losey, J., Rääkkönen, J., y Sablin, M.V. (2015) Large canids at the Gravettian Předmostí site, the Czech Republic: the mandible. *Quat. Int*, 359, 261-279.

Göth, I.G., McLean, J., Trevelyan, D. (2003). Odour Detection: The Theory and Practice, Mine Detection Dogs: Training, Operations and Odour Detection. 195–208.

Hare, B., Wobber, V., y Wrangham, R. (2012). The self-domestication hypothesis: evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression. *Animal Behaviour*, 83 (3), 573–585.

Haynes, G. (1983). Frequencies of spiral and green-bone fractures on ungulate limb bones in modern surface assemblages. *Am. Antiq.* 48, 102–114.

Heberlein, M., y Turner, D. C. (2009). Dogs, *Canis familiaris*, find hidden food by observing and interacting with a conspecific. *Animal Behaviour*, 78, 385–391.

Heyes, C., Huber, L., Gergely, G., y Brass, M. (2009). Evolution, development and intentional control of imitation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 364(1528), 2291–2443.

Huber, L., Popovová, N., Riener, S., Salobir, K., y Cimarrelli, G. (2018) Would dogs copy irrelevant actions from their human caregiver? *Learning & Behavior*, 46, 387-397.

Huber, A., Barber, A. L.A., Faragó, T., Müller, C. A., y Huber, L. (2017). Investigating emotional contagion in dogs (*Canis familiaris*) to emotional sounds of humans and conspecifics. *Animal Cognition*, 20, 703–715.

Huber, L., Range, F., Voelkl, B., Szucsich, A., Virányi, Z., y Miklósi, Á. (2009). The evolution of imitation: What do the capacities of non-human animals tell us about the mechanisms of imitation? *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences*, 364, 2299–2309.

Hutchins, E. (1995) How a cockpit remembers its speed. *Cogn. Sci*, 19, 265-288.

Ittyerah, M., y Gaunet, F. (2009). The response of guide dogs and pet dogs (*Canis familiaris*) to cues of human referential communication (pointing and gaze). *Animal Cognition*, 12, 257–265.

Kalish, C., Rau, M., Zhu, J., y Rogers T.T. (2018). Proceedings of the 40th Annual Conference of the Cognitive Science Society, 812-817.

Kaminski, J., Neumann, M., Bräuer, J., Call, J., y Tomasello, M. (2011). Dogs, *Canis familiaris*, communicate with humans to request but not to inform. *Animal Behaviour*, 82, 651 – 658.

Kaminski, J., Schulz, L. y Tomasello, M. (2012). How dogs know when communication is intended for them. *Developmental Science*, 15, 222-232.

Kaminski, J. Tempelmann, S., Call, J., y Tomasello, M. (2009b). Domestic dogs comprehend human communication with iconic signs. *Developmental Science*, 12, 831 – 837.

Kaminski, J., Neumann, M., Bräuer, J., Call, J., y Tomasello, M. (2011). Dogs, *Canis familiaris*, communicate with humans to request but not to inform. *Animal Behaviour*, 82, 651 – 658.

Kavoi, A., Makanya, J. Hassanali, H.E., y Carlsson, S. (2010) Comparative functional structure of the olfactory mucosa in the domestic dog and sheep. *Ann. Anat.*, 192, 329-337.

Keil, P.G. (2015) Human-sheepdog distributed cognitive systems: an analysis of interspecies cognitive scaffolding in a sheepdog trial. *J. Cognit. Culto.* , 15, 508 – 529.

Kerepesi, A., Dóka, A., y Miklósi, A. (2015) Dogs and their human companions: The effect of familiarity on dog–human interactions. *Behavioural Processes*, 110, 27-36.

Konno, A., Romero, T., Inue-Murayama, M., Saito, A., y Hasegawa, T. (2016) Dog Breed Differences in Visual Communication with Humans. *PLoS ONE*, 11(10).

Kretchmer, K.R., y Fox M.W. (1975). Effects of domestication on animal behaviour. *Vet Rec*, 96,102-108.

Kruglyak, L. (2004). Genetic structure of the purebred domestic dog. *Science*, 304, 1160–1164.

Kubinyi, E., Miklósi, Á., Topál, J., & Csányi, V. (2003). Social mimetic behavior and social anticipation in dogs: Preliminary results. *Animal Cognition*, 6, 57–63.

Kundey, S. M. A., German, R., De Los Reyes, A., Monnier, B., Swift, P. Delise, J. y Tomlin, M. (2012). Domestic dogs' (*Canis familiaris*) choices in reference to agreement among human informants on location of food. *Animal Cognition*, 15, 991 – 997.

Laska, M. Fendt, M., Wieser, A., Endres, Hernandez, L.T., y Salazar, R. (2005). Detecting danger--or just another odorant? Olfactory sensitivity for the fox odor component 2,4,5-trimethylthiazoline in four species of mammals.. *Physiol. Behav.*, 84 (2), 211-215.

Larrañaga, A., Bielza, C., Pongrácz, P., Faragó, T., Bálint, A., y Larrañaga, P. (2015) *Animal Cognition*. 18, 405-421.

Lazarowski, L., y Dorman, D. D. (2015) A comparison of pet and purpose-bred research dog (*Canis familiaris*) performance on human-guided object-choice tasks. *Behavioural Processes*, 110, 60-67.

Leonard, J.A. (2015) Ecology drives evolution in grey wolves. *Evol. Ecol. Res.*, 16 (6), 461-473.

Lit, L., Schweitzer, J. B., y Oberbauer, A. M. (2011). Handler beliefs affect scent detection dog outcomes. *Animal Cognition*, 14, 387–394.

Lyras, G.A., Van der Geer, A.A.E., 2003. External brain anatomy in relation to the phylogeny of Caninae (Carnivora: Canidae). *Zool. J. Linnean Soc.* 138 (4), 505–522.

Macdonald, D.W., Creel, S., Mills, M.G.L. (2004). Canid society. In: Macdonald, D.W., Sillero-Zubiri, C. (Eds.), *Biology and conservation of wild canids*. Oxford University Press, New York, pp. 85–106.

MacNulty, D.R., Smith, D.W., Mech, L.D., Vucetich, J.A., Packer, C. (2012). Nonlinear effects of group size on the success of wolves hunting elk. *Behav. Ecol.*, 23 (1), 75–82.

MacLean, E. L., Krupenye, C., y Hare, B. (2014) Dogs (*Canis familiaris*) Account for Body Orientation but Not Visual Barriers When Responding to Pointing Gestures. *Journal of Comparative Psychology*, 128 (3), 285-297.

Marshall-Pescini S, Ceretta M, y Prato-Previde E (2014) Do Domestic Dogs Understand Human Actions as Goal-Directed? *PLoS ONE*, 9 (9).

McKinley, J., y Sambrook, T. D. (2000). Use of human-given cues by domestic dogs (*Canis familiaris*) and horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition*, 3, 13–22.

Mehrkam, L.R., Hall, N.J., Haitz, C., y Wynne, C.D.L. (2017) The influence of breed and environmental factors on social and solitary play in dogs (*Canis lupus familiaris*). *Learn Behav*, 45, 367-377.

Mersmann, D., Tomasello, M., Call, J., Kaminski, J., y Taborsky, M. (2011). Simple mechanisms can explain social learning in domestic dogs (*Canis familiaris*). *Ethology*, 117, 675–690.

Metzinger, T. (2003) The myth of cognitive agency: subpersonal thinking as a cyclically recurring loss of mental autonomy. *Front. Psychol.*, 4 (931) ,1-19.

Miklósi, Á., Polgárdi, R., Topál, J., y Csányi, V. (1998). Use of experimenter-given cues in dogs. *Animal Cognition*, 1, 113–121.

Miklósi, Á., y Soproni, K. (2006). A comparative analysis of animals' understanding of the human pointing gesture. *Animal Cognition*, 9, 81–93.

Miklósi, Á., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z., y Csányi, V. (2003). A simple reason for a big difference: wolves do not look back at humans, but dogs do. *Curr. Biol.* 13 (9), 763–766.

Miklósi, Á., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z., y Csányi, C. (2003). A Simple Reason for a Big Difference. *Curr. Biol.*, 13 (9), 763-766.

Miklosi, A., Polgardi, R., Topal, J. & Csanyi, V. (2000). Intentional behaviour in dog-human communication: An experimental analysis of 'showing' behaviour in the dog. *Animal Cognition*, 3, 159-166.

Miller, H. C., Gipson, C. D., Vaughan, A., Rayburn-Reeves, R., y Zentall, T. R. (2009). Object permanence in dogs: Invisible displacement in a rotation task. *Psychonomic Bulletin and Review*, 16, 150–155.

Moehlman, P.D., (1989). Intraspecific variation in canid social systems. In: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore behavior, ecology and evolution*, vol. 1. Cornell University Press, Ithaca, NY, 143–163.

Mongillo, P., Pitteri, E., y Marinelli, L. (2017) Sustained attention to the owner is enhanced in dogs trained for animal assisted interventions. *Behavioural Processes*, 140, 69-73.

Mongillo, P., Pitteri, E., Candate, M., y Marinelli, L. (2016). Can attention be taught? Interspecific attention by dogs (*Canis familiaris*) performing obedience tasks. *Applied Animal Behaviour Science*, 182, 30-37.

Mongillo, P., Adamelli, S., Pitteri, E., y Marinelli, L. (2014) Reciprocal attention of dogs and owners in urban contexts. *Journal of Veterinary Behaviour*, 9, 158-163.

Morey, D.F. (2014). In search of Paleolithic dogs: a quest with mixed results. *J. Archaeol. Sci.*, 52 (2014), pp. 300-307.

Nance, S. (2015) *The Historical Animal*. Syracuse Syracuse University Press, NY.

Nitzschner, M., Kaminski, J., Melis, A., y Tomasello, M. (2014) Side matters: potential mechanisms underlying dogs' performance in a social eavesdropping paradigm, *Animal Behaviour*, 90, 263-271.

Olsen S. (1985). *Origins of the domestic dog. The fossil record*. The University of Arizona Press, Tucson Arizona, USA.

Ovodov, N.D., Crockford, S.J., Kuzmin, Y.V., Higham, T.F., y Hodgins, G.W. J. (2011). 33,000-year-old incipient dog from the Altai mountains of Siberia: evidence of the earliest domestication disrupted by the Last glacial Maximum. *PLoS One*, 6 (7).

Passalacqua, C., Marshall-Pescini, S., Barnard, S., Lakatos, G., Valsecchi, P., y Prato-Previde, E. (2011). Human-directed gazing in puppies and adult dogs, *Canis lupus familiaris*. *Animal Behaviour*, 82, 1043–1050.

Petter, M., Musolino, E., Roberts, W. A., y Cole, M. (2009). Can dogs (*Canis familiaris*) detect human deception? *Behavioural Processes*, 82, 109–118.

Pilot, M., Greco, C., Jędrzejewska, E. Randi, W. Jędrzejewski, V.E. Sidorovich, E., Ostrander, A. (2014). Genome-wide signatures of population bottlenecks and diversifying selection in European wolves. *Heredity*, 112 (4), 428-442.

Piotti, P., Spooner, R. M., Jim, H., y Kaminski, J. (2017). Who to ask for help? Do dogs form an opinion on humans based on skilfulness? *Applied Animal Behaviour Science*, 195,93-102.

Piotti, P., y Kaminski, J. (2016). Do dogs provide information helpfully?. *PLOS ONE*, 11(8).

Plant, K.L., y Stanton, N.A. (2017). *Distributed Cognition and Reality: How Pilots and Crews Make Decisions* CRC Press, Boca Raton, FL.

Poessel, S.A., Gese, E.M. (2013). Den attendance patterns in swift foxes during pup rearing: varying degrees of parental investment within the breeding pair. *J. Ethol.* 31 (2), 1–9.

Pongrácz, P., Lenkei, R., Marx, A., y Faragó, T. (2017) Should I whine or should I bark? Qualitative and quantitative differences between the vocalizations of dogs with and without separation-related symptoms. *Applied Animal Behaviour Science*, 196, 61-68.

Pongrácz, P., Hegedüs, D., Sanjurjo, B., Kövari, A., Miklósi, A. (2013). “We will work for you”– Social influence may suppress individual food preferences in a communicative situation in dogs. *Learning and Motivation*, 44, 270-281.

Pongrácz, P., Bánhegyi, P., & Miklósi, Á. (2012). When rank counts – dominant dogs learn better from a human demonstrator in a two – action test. *Behaviour*, 149, 111 – 132.

Quignon, P., Rimbault, M., Robin, S., y Galibert, F. (2012). Genetics of canine olfaction and receptor diversity. *Mamm. Genome*, 23,(1–2),132-143.

Range, F.,y Virányi, Z. (2014). Tracking the evolutionary origins of doghuman cooperation: the Bcanine cooperation hypothesis. *Frontiers in Psychology*, 5, 1582.

Reid, P.J. (2009). Adapting to the human world: dogs’ responsiveness to our social cues. *Behav. Processe*, 80 (3), 325–333.

Roberts, T., McGreevy, P., y Valenzuela, M. (2010). Human-induced rotation and reorganization of the brain of domestic dogs. *PLoS One*, 5,(7).

Romero, T., Konno, A., y Hasegawa, T. (2013). Familiarity bias and physiological responses in contagious yawning by dogs support link to empathy. *PLOS ONE*, 8.

Rossi, D., Smedema, F.J. Parada, Y., Allen, C. (2014). Visual attention in dogs and the evolution of non-verbal communication A. Horowitz (Ed.), *Domestic Dog Cognition and Behavior*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg , 133-154.

Savalli, C., Resende, B., Gaunet, F. (2016) Eye Contact Is Crucial for Referential Communication in Pet Dogs. *PloS ONE*, 11 (9).

Savalli C, Ades, C., y Gaunet, F. (2014) Are Dogs Able to Communicate with Their Owners about a Desirable Food in a Referential and Intentional Way? *PLoS ONE*, 9(9).

Scandurra, A., Alerisio, A., Marinelli, L., Mongillo, P., Semin, G. R. y D'Aniello, B. (2017) .Effectiveness of verbal and gestural signals and familiarity with signal-senders on the performance of working dogs. *Applied Animal Behaviour Science*. 191, 78-83.

Sillero-Zubiri, C., Hoffman, M., y Macdonald, D.W. (2004). Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status Survey and Conservation Action Plan, vol. 62. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK.

Smith, D.A., Ralls, K., A. Hurt, A., Adams, B., Parker, B. Davenport, M.C., Smith, J.E (2003). Detection and accuracy rates of dogs trained to find scats of San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*). *Anim. Conserv.*, 6 (4), 339-346.

Skoglund, P., Ersmark, E., Palkopoulou, E., y Dalén, L. (2015) Ancient wolf genome reveals an early divergence of domestic dog ancestors and admixture into high-latitude breeds. *Curr. Bio*, 25, 1515-1519.

Slabbert, J. M., y Rasa, O. A. E. (1997). Observational learning of an acquired maternal behaviour pattern by working dog pups: An alternative training method? *Applied Animal Behaviour Science*, 53, 309–316.

Stanton, N.A., Salmon, P.M., Walker, G.H., Jenkins, D. (2009). Genotype and phenotype schemata and their role in distributed situation awareness in collaborative systems *Theor. Issues Ergon. Sci.*, 10, 43-68.

Suma, P., La Pergola, A., Longo, S., y Soroker, V. (2013). The use of sniffing dogs for the detection of *Rhynchophorus ferrugineus* *Phytoparasitica*, 42 (2), 269-274.

Sutton, J., Harris, C.B., Keil, P.G., y Barnier, A.J. (2010). The psychology of memory, extended cognition, and socially distributed remembering *Phenomenol. Cogn. Sci.*, 9, 521-560.

Szetei, V., Miklósi, Á., Topál, J., y Csányi, V. (2003). When dogs seem to lose their nose: An investigation on the use of visual and olfactory cues in communicative context between dog and owner. *Applied Animal Behaviour Science*, 83, 141–152.

Tempelmann S, Kaminski J, y Tomasello M (2014) Do Domestic Dogs Learn Words Based on Humans' Referential Behaviour? *PLoS ONE*, 9(3).

Thagard, P. (2005) *Mind: Introduction to Cognitive Science* (second edition), The MIT Press, Cambridge, MA.

Theiner, G., O'Connor, T. (2010) The emergence of group cognition Corradini, T. O'Connor (Eds.), *Emergence in Science and Philosophy*, Routledge, New York, NY, 78-117.

Topál, J., Byrne, R. W., Miklósi, Á., & Csányi, V. (2006a). Reproducing human actions and action sequences: “Do as I do!” in a dog. *Animal Cognition*, 9, 355–367.

Trut, L., Oskina, I., y Kharlamova, A. (2009). Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *Bioessays*, 31 (3), 349–360.

Udell, M. A. R., y Wynne, C. D. L. (2011). Reevaluating canine perspective-taking behavior. *Learning and Behavior*, 39, 318 – 323.

- Udell, M. A. R., Dorey, N. R., y Wynne, C. D. L. (2008). Wolves outperform dogs in following human social cues. *Animal Behaviour*, 76, 1767–1773.
- Urrútia, G., y Bonfill, X. (2010). *Declaración PRISMA: una propuesta para mejorar la publicación de revisiones sistemáticas y metaanálisis*. Med Clin: Barcelona.
- Van Valkenburgh, B. (1991). Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology*, 17 (4), 340–362.
- Valadez R. (1996) *La domesticación animal*. Pla-za y Valdez-UNAM, México.
- Vila, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorim, I. R., Rice, J. E., y Honeycutt, R. L. (1997). Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science*, 276, 1687-1689.
- Virányi, Z., Gácsi, M., Kubinyi, E., Topál, J., Belényi, B., y Ujfalussy, D. (2008). Comprehension of human pointing gestures in young human-reared wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition*, 11 (3), 373–387.
- Virányi, Z., Topál, J., Gácsi, M., Miklósi, Á., y Csányi, V. (2004). Dogs respond appropriately to cues of humans' attentional focus. *Behavioural Processes*, 66, 161–172.
- Virányi, Z., Topál, J., Gácsi, M., Miklósi, Á., y Csányi, V. (2006). A nonverbal test of knowledge attribution: A comparative study on dogs and children. *Animal Cognition*, 9, 13-26.
- Waller, B.M., Peirce, K., Caeiro, C.C., Scheider, L., Burrows, A.M., McCune, S. (2013). Paedomorphic facial expressions give dogs a selective advantage. *PloS OnE*, 8, (12).
- Wanser, S. H., y Udell, M. (2019). Does attachment security to a human handler influence the behavior of dogs who engage in animal assisted activities? *Applied Animal Behaviur Science*, 210, 88-94.

Wayne, R.K., Geffen, E., Girman, D.J., Koepfli, K.P., Lau, L.M., y Marshall, C.R.. (1997). Molecular systematics of the Canidae. *Syst. Biol.* 46 (4), 622–653.

Wobber, V., y Hare, B. (2009). Testing the social dog hypothesis: Are dogs also more skilled than chimpanzees in non-communicative social tasks? *Behavioural Processes*, 81, 423–428.

Zabel, C.J y, Taggart, S.J. (1989). Shift in red fox, *Vulpes vulpes*, mating system associated with El Niño in the Bering Sea. *Animal Behaviour*, 38 (5), 830–838.

Zeder, M. A. (2006). Central questions in the domestication of plants and animals. *Evolutionary Anthropology*, 15, 105–117.