



CINCCO
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas



Universidad Autónoma del Estado de Morelos
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Doctorado en Ciencias Cognitivas
Laboratorio de Socioneurobiología

Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Revisión crítica y propuesta para un modelo fundamentado en la perspectiva ecológica

Tesis que para obtener el grado de
Doctora en Ciencias Cognitivas presenta:

Yvette Magaly Gómez Gómez

Dirección

Dr. Germán Octavio López Riquelme (CINCCO, UAEM)
Dra. María de Jesús Rovirosa Hernández (Instituto de Neuroetología, UV)

Comité revisor

Dra. María Marcela Osorio Beristain (CIByC, UAEM)
Dra. Elsay Arce Uribe (CIB, UAEM)
Dr. Héctor Solís Chagoyán (CINCCO, UAEM)
Dra. Diana Verónica Castillo Padilla (CINCCO, UAEM)
Dr. Luis Rodolfo Bernal Gamboa (Fac. de Psicología, UNAM)

Cuernavaca, Morelos. Diciembre 2025

A mi padre **Rodolfo Gómez**
(ya terminé la tesis)



DISCLAIMER

“I myself do not understand all the science that is relevant to the theories I discuss, but then, neither do the scientists.”

—Daniel C. Dennett, *Darwin’s Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life* (1995)

ÍNDICE

ÍNDICE.....	4
AGRADECIMIENTOS.....	6
RESUMEN.....	7
CAPÍTULO 1:	
Introducción al proyecto.....	9
1.1 Objetivo del capítulo.....	9
1.2 La cognición comparada y sus retos dentro de las ciencias cognitivas.....	9
1.3 Objetivos y enfoques teóricos de la tesis.....	15
1.4 Organización de la tesis y publicaciones.....	22
PRIMERA PARTE:	
SESGOS EPISTEMOLÓGICOS EN EL ESTUDIO DE LA COGNICIÓN SOCIAL COMPARADA.....	25
CAPÍTULO 2:	
La perspectiva antropocentrista en el estudio de la cognición social.....	26
2.1 Objetivo del capítulo.....	26
2.2 Repercusiones del antropocentrismo en la cognición comparada....	26
2.3 El antropocentrismo en el estudio de la cognición social.....	30
ANEXO DEL CAPÍTULO 2:	
Artículo publicado “Del antropocentrismo a la cognición social comparada”.....	35
CAPÍTULO 3:	
Representatividad de los modelos animales en el estudio de la cognición social.....	71
3.1 Objetivo del capítulo.....	71
3.2 Función de los modelos animales en la cognición comparada.....	71
3.3 Supuestos de representatividad de los modelos animales.....	76
3.4 Modelos animales en la cognición social comparada.....	80
ANEXO DEL CAPÍTULO 3:	
Artículo en borrador “Reflections on the use of albino rat as a standard model of social cognition”.....	84
SEGUNDA PARTE:	
INTEGRACIÓN DE LA PERSPECTIVA ECOLÓGICA AL ESTUDIO DE LA COGNICIÓN SOCIAL.....	111
CAPÍTULO 4:	
Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Un marco teórico desde la perspectiva ecológica.....	112

4.1 Objetivo del capítulo.....	112
4.2 La necesidad de un marco ecológico en el estudio de la cognición social.....	112
4.3 Conceptos y relaciones clave.....	121
4.4 Recursos analíticos y heurísticos para la operacionalización del marco propuesto.....	126
4.5 Futuras direcciones.....	133
CAPÍTULO 5:	
Implementación del marco propuesto a la cognición comparada.....	135
5.1 Objetivo del capítulo.....	135
5.2 Modelos animales ecológicos como sistemas ejemplares para el análisis comparado.....	135
5.3 Aplicación.....	136
ANEXO DEL CAPÍTULO 5:	
Artículo en borrador “Sociability and social cognition: a comparative ecological review in rodents”	139
DISCUSIÓN.....	186
CONCLUSIONES.....	190
REFERENCIAS.....	192

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Germán Octavio López Riquelme, mi director de tesis, un investigador que a mi parecer, posee una perspectiva especialmente aguda sobre el papel de la biología en las ciencias cognitivas, y que no teme sostenerla y exponerla, incluso cuando ésta desafía enfoques dominantes o resulta incómoda para ciertos marcos disciplinares. De él aprendí a buscar el rigor científico en mis propios argumentos y en los de otros.

A los miembros de mi comité tutorial y mi comité revisor, los doctores Hector Solis Chagoyán, Rodolfo Bernal Gamboa, y las Doctoras María de Jesús Roviroso Hernandez, María Marcela Osorio Beristain, Elsa Arce Uribe y Diana Verónica Castillo Padilla, por sus excelentes consejos y comentarios hacia mi trabajo.

Al CONAHCyT (Ahora SECIHTI) por el apoyo otorgado de la beca de doctorado, número 478525, que hizo posible la realización de este trabajo.

A mis padres, Ana y Rodolfo, porque gracias a ellos tuve todos los privilegios necesarios para poder llegar a este punto en mis estudios.

A Moyo, por hacerme compañía sin clichés motivacionales en los días buenos (cuando lograba escribir un párrafo de esta tesis) y los días malos (cuando la despreciaba y no le encontraba el sentido).

A lxs compañerxs del CINCCO con quienes de vez en cuando pude formar alianzas para alzar la voz en la defensa de nuestros derechos como doctorantes y en la exigencia de un centro de investigación con calidad académica y científica: Karime, Alejandro, Agustín, Luís, Georgina, Dervilia, Jorge, Ceci y Ross. Les deseo todo el éxito y que los espacios académicos se llenen de investigadores íntegros y éticos como ustedes.

RESUMEN

Esta tesis surge de una crítica fundamental al sesgo antropocéntrico que ha dominado históricamente el estudio de la cognición social. Sostiene que utilizar a la mente humana como medida universal no solo constituye una limitación interpretativa, sino un problema epistemológico de raíz que distorsiona la formulación de preguntas, la selección de modelos animales y la propia comprensión de lo que significa “cognición”. Frente a este paradigma, la investigación presente defiende una *perspectiva ecológica* como marco alternativo, con el objetivo de fundamentar una ciencia comparativa genuina capaz de explicar la diversidad de inteligencias sociales como fenómenos biológicos y adaptativos.

Los primeros capítulos se dedican a deconstruir los cimientos del enfoque tradicional. Se analiza cómo el antropocentrismo, ha conducido a la psicología comparada a un callejón sin salida. En lugar de investigar las soluciones cognitivas adaptativas desarrolladas por cada especie, gran parte del campo se ha centrado en evaluar qué tan parecida es una especie al ser humano o si “posee” habilidades cognitivas complejas como la teoría de la mente o la empatía. Este enfoque ha privilegiado el uso de un número reducido de modelos animales, principalmente roedores de laboratorio y primates, seleccionados por su conveniencia experimental o su cercanía filogenética, bajo la premisa errónea de que tal proximidad garantiza similitud cognitiva. Esta práctica ha invisibilizado la enorme diversidad de trayectorias evolutivas y ha obstaculizado el desarrollo de una comprensión objetiva de la cognición como fenómeno biológico distribuido.

En respuesta a estas limitaciones, la tesis desarrolla las bases de un marco teórico integrador desde la *perspectiva ecológica*. Su núcleo radica en un giro epistemológico: abandonar el nivel fenomenológico centrado en la experiencia humana y validado por la cercanía filogenética y adoptar un nivel de análisis funcional, validado por la teoría de la selección natural, que permita comprender los procesos cognitivos a partir de las presiones adaptativas propias de cada especie. Este enfoque implica redefinir los constructos tradicionales, reemplazando nociones especulativas como “teoría de la mente” o “sentido de la justicia” por módulos cognitivos funcionales, tales como “predicción del comportamiento” o “detección de

free-riders". De este modo, la discusión se traslada del terreno antropocéntrico al evolutivo y funcional, sentando las bases para la construcción de modelos, hipótesis y predicciones basadas en el principio de que las adaptaciones se organizan en módulos interdependientes que configuran los sistemas sociales, estableciendo un ciclo coevolutivo entre conducta y cognición social. Un punto central de la propuesta es dar cuenta de otros tipos de complejidad cognitiva; tanto especies solitarias como altamente sociales pueden desarrollar módulos cognitivos complejos, aunque especializados para resolver distintos problemas sociales.

Para implementar este marco teórico es imprescindible ampliar nuestro uso de modelos animales, seleccionándolos por su valor representacional en cuanto a estilos de vida social contrastantes, no por su cercanía al ser humano. El procedimiento metodológico implica caracterizar los sistemas sociales, identificar presiones ecológicas y conflictos sociales, inferir los módulos cognitivos funcionales requeridos e integrar la neurobiología como puente entre comportamiento y cerebro. Esta operacionalización implica diversos retos, tales como la identificación de unidades conductuales y cognitivas funcionales, la construcción de matrices de datos donde se puedan organizar esta clase de datos así como sus correlaciones ecológicas y neurobiológicas y el uso de recursos gráficos que nos permitan visualizar estas relaciones coevolutivas en sus múltiples dimensiones.

En conjunto, la tesis postula que superar el antropocentrismo no es solo un ejercicio crítico, sino una necesidad científica para avanzar en la comprensión de la mente. La *Perspectiva Ecológica* no solo corrige un sesgo, sino que sienta las bases para una ciencia comparativa genuina, capaz de cartografiar la diversidad sociocognitiva en sus propios términos, reevaluar la supuesta excepcionalidad humana y formular hipótesis predictivas sobre la arquitectura cognitiva de cada especie a partir de su ecología social. En última instancia, la cognición social se redefine como un espacio de posibilidades adaptativas, donde la pluralidad de inteligencias no diluye lo humano, sino que lo ilumina como una forma más, entre muchas, de resolver los desafíos de la vida social.

CAPÍTULO 1:

Introducción al proyecto

1.1 Objetivo del capítulo

El objetivo de este primer capítulo es presentar la estructura del proyecto de investigación, los problemas en los que está enfocado, la importancia de abordarlos científicamente y los fundamentos teóricos que lo guían. Así mismo, tiene el propósito de describir los objetivos generales y la organización de la tesis para su mejor comprensión.

En primer lugar se exponen los retos epistemológicos del trabajo, en específico en cuanto al estudio comparado de la cognición social, abordando los problemas que surgen al adoptar una visión antropocentrista de la evolución de la complejidad social y su relación con la inteligencia animal. Posteriormente se enfatizan los enfoques teóricos desde los cuales se pretende mitigar este tipo de interpretaciones erróneas o sesgadas acerca de la cognición social, analizándola como un fenómeno biológico que es ampliamente diverso en el reino animal, tal como lo concibe la ecología cognitiva comparada, y no un fenómeno particularmente humano. Por último se describe la organización de la tesis, los temas que se desglosan en cada capítulo y los artículos trabajados.

1.2 La cognición comparada y sus retos dentro de las ciencias cognitivas

Las ciencias cognitivas son un conjunto de disciplinas que de manera independiente y entrelazada tienen el objetivo de entender *la cognición*. Dicho de otra manera, y para evitar definiciones circulares, tienen el objetivo de estudiar la mente, la inteligencia, los mecanismos que la conforman y sus causas. Dentro de estas disciplinas se incluyen, de manera tradicional, la filosofía, la psicología, la lingüística, la inteligencia artificial, la antropología y las neurociencias (Miller, 2003; Núñez et al., 2019; Thagar, 2023; Thompson, 2008). Sin embargo, muchas otras disciplinas juegan un papel importante como herramientas en el estudio de la cognición, tal es el caso de la biología y sus diversas ramas como biología del comportamiento, biología del desarrollo, biología evolutiva y genética, por

nombrar algunas (Shettleworth, 2009). En este sentido, integrar un enfoque biológico al estudio de la cognición es fundamental, dado que, excluyendo a los sistemas artificiales, la cognición es básicamente un fenómeno de los seres vivos.

Si bien el estudio de un concepto tal como *la mente* es elusivo empíricamente, *la cognición*, como un concepto alternativo, nos ha permitido asirla de una u otra manera desde el método científico (Thompson, 2008), incluso a pesar de que aún no hay un acuerdo universal sobre qué exactamente constituye un proceso cognitivo (Bayne et al., 2019). En teoría y etimológicamente hablando, la palabra cognición significa '*conocimiento*' o '*acto de conocer*', pero su definición varía dependiendo del enfoque disciplinario. Por ejemplo, desde algunos enfoques psicológicos y filosóficos, la cognición se ha definido (con más o menos palabras) como un conjunto de procesos mentales mediante los cuales el humano, o los individuos adquieren conocimientos y comprenden el mundo. Este tipo de definiciones siguen siendo redundantes o problemáticas, ya que por una parte, dependiendo del enfoque, los conceptos de '*mente*', '*cognición*' e incluso '*conciencia*' podrían ser abordados como sinónimos, o bien, como fenómenos complementarios; mientras que por otra parte, suelen encasillarse como fenómenos particularmente sofisticados y humanos, de manera que al estudiar la cognición, la experiencia humana siempre es el punto de referencia, lo que a su vez genera conflictos al tratar de definir qué procesos son "verdaderamente" cognitivos en otros animales (Serrano et al., 2014).

Actualmente las disciplinas que se incluyen dentro de las ciencias cognitivas, y sobretodo aquellas que han sido influenciadas por la dominancia de la psicología experimental dentro del campo, coinciden en general, en definir la cognición, quizá de forma muy básica, como el "*procesamiento de información*", involucrando aquellos procesos responsables de la adquisición, integración, almacenamiento y recuperación de información para responder a las circunstancias ambientales. Aunque para algunos puede ser demasiado laxa, esta definición es menos limitante en términos de investigación empírica, ya que no encasilla la cognición como un proceso meramente mentalista, consciente, ni tampoco como un proceso exclusivamente humano, de los animales, o incluso de los seres orgánicos. Además ha servido como una base común a partir de la cual cada disciplina o enfoque disciplinario ha construido un marco de investigación desde su propia epistemología y metodología (Bayne et al., 2019). Por ejemplo, desde la antropología se intenta entender cómo los procesos cognitivos son influenciados y

modelados por la cultura y el entorno social; desde las neurociencias se intenta dilucidar cuáles son los correlatos neuronales de dichos procesos; mientras que desde el campo de la inteligencia artificial se intenta replicarlos en sistemas no orgánicos e incluso volverlos más eficientes.

Esta tesis en particular, se centra en el estudio de la cognición desde un enfoque metodológico *comparado*, el cual involucra varias disciplinas de las llamadas ciencias cognitivas canónicas, como la psicología, las neurociencias, y desde ciertos ángulos la antropología. En su conjunto esta aproximación suele nombrarse *cognición comparada*. El enfoque comparado en las ciencias cognitivas intenta comprender la cognición a través de la observación y el contraste de sistemas cognitivos singulares, particulares y generales, como pueden ser individuos, conjuntos de individuos, poblaciones, especies, o conjuntos de especies. La presente tesis se centra justo en el estudio comparado entre especies, que es el enfoque característico de la psicología comparada, a veces nombrada también *cognición animal* (Beran et al., 2014; Wynne & Udell, 2023) para la cual es fundamental la biología, no sólo para abordar cuestiones de neuroanatomía o neurofisiología, sino también para abordar cuestiones más fundamentales, a partir de la teoría de la evolución, ya que basándonos en sus principios podemos hacer inferencias importantes sobre el origen de la cognición, sus diversas formas y su funcionamiento.

El enfoque comparado entre especies ya era abordado desde mucho antes de la revolución que trajo consigo el trabajo de Charles Darwin (Johnston, 2021). Por ejemplo, en Francia con la anatomía comparada, fundada por George Cuvier, o con la ecología comparada, fundada por Geoffroy Saint-Hilaire. No obstante uno de los hitos más determinantes en el desarrollo de la psicología comparada y sus fundamentos epistemológicos fue justamente la publicación de “*La Teoría de la evolución por medio de la selección natural*” de Charles Darwin en 1859, así como las publicaciones posteriores de “*El origen del hombre y su selección en relación al sexo*” en 1871, y “*La expresión de las emociones en el hombre y los animales*” en 1872. Las ideas de Darwin fomentaron la noción de que el comportamiento y los caracteres psicológicos que lo acompañan, al igual que las estructuras físicas de los seres vivos, son el resultado de la adaptación a diferentes entornos y presiones ambientales, y por lo tanto, también surgen y se modifican a partir de ancestros comunes, abriendo las puertas para la exploración de la cognición como un fenómeno biológico con explicaciones causales evolutivas.

Además, al documentar cómo el comportamiento podía ser observado y comparado entre diferentes especies, Darwin demostró la importancia de la observación directa y la recopilación de datos empíricos

en la investigación psicológica, sentando gran parte de las bases metodológicas para la psicología comparada e impulsando estudios detallados de las conductas animales con el fin de inferir principios generales aplicables a otras especies, incluyendo los humanos, o bien, a grupos o taxones animales, ya sea monofiléticos (con un ancestro común) o polifiléticos (que comparten ciertas características sin ancestría común) (Burghardt, 2009). La inferencia de principios generales aplicables a otras especies a través del enfoque comparado es de hecho, la base que nos permite considerar a ciertas especies como modelos animales, a partir de los cuales se pueden hacer extrapolaciones o predicciones sobre la cognición de otras especies, así como identificar las diferencias cruciales entre ellas, lo que nos ha llevado a formular una de las preguntas más desafiantes en el campo de la cognición comparada *¿qué hace a los humanos cognitivamente diferentes de otros animales y cómo adquirimos esas diferencias?*

Para esta pregunta, el mismo Darwin propuso una respuesta muy controversial: que la diferencia entre la cognición humana y la de otros animales es esencialmente de grado y no de tipo, lo que significa que no hay una ruptura cualitativa fundamental entre la mente humana y la de otros animales; en lugar de eso, las capacidades cognitivas humanas representan una extensión y refinamiento de habilidades que ya están presentes en otras especies en menor grado (Penn et al., 2008). Este paradigma, llamado paradigma o *perspectiva antropocentrista de la evolución* está profundamente arraigado en las teorías, métodos y objetivos de investigación en el campo de la psicología comparada, y presupone a grandes rasgos, que la evolución de la cognición se da de manera escalar, sofisticándose cada vez más, hasta llegar a una inteligencia o mente similar a la humana, como si este tipo de mente fuera un pináculo evolutivo hacia el cual se dirigen eventualmente todas las formas de vida. Sin embargo, a medida que se ha ido desarrollando la cognición comparada como disciplina científica, la perspectiva antropocentrista se ha identificado como un problema epistemológico, el cual se ha tratado de solucionar considerando los principios de la teoría de la selección natural y cómo a partir de estos podemos entender de manera más precisa las diferencias y semejanzas cognitivas entre especies, examinando desde su propia teoría las suposiciones de Darwin sobre la evolución de la mente (Shettleworth, 1993).

El antropocentrismo, que es un problema de interpretación evolutiva, es solo uno de los problemas epistemológicos a los que se enfrenta la cognición comparada. Otros problemas comprenden por ejemplo, la manera en cómo se infieren procesos cognitivos a partir del

comportamiento de las especies, lo cual involucra sesgos como el *antropomorfismo* y la *antroponegación*. El primero se refiere a una sobreestimación de los procesos cognitivos de otros animales, asumiendo que son iguales a los nuestros, mientras que el segundo por el contrario, se refiere a una subestimación, negando que puedan ser iguales o incluso más sofisticados que los de los humanos (de Waal, 1999). Si bien el comportamiento de los animales puede dar pistas sobre cuáles son los procesos cognitivos implicados en su realización (memoria, aprendizaje, teoría de la mente, autoreconocimiento, etc.) el hecho de que no sean capaces de comunicarnos y describirnos sus estados subjetivos, nos deja sin evidencia clara sobre los mismos, llevándonos a atribuirles mecanismos causales más simples, que no todos consideran estrictamente cognitivos, y que no necesariamente posean propiedades “*mentales*”, “*conscientes*” o “*fenomenológicas*”, como representaciones, deseos, intenciones, etc. La antroponegación se ha adoptado en la psicología comparada a través de la Ley de Canon o Ley de la Parsimonia, formulada por el psicólogo Lloyd Morgan, que establece que un comportamiento no tiene por qué interpretarse como si fuera el resultado de una facultad psíquica superior si se puede interpretar como el resultado de una actividad psíquica inferior (Costall, 1998). No obstante, a pesar de los esfuerzos por eliminar sesgos como el antropomorfismo y la antroponegación, el problema radica en que el punto de comparación sigue siendo el humano, su comportamiento y su cognición.

Aunado a lo anterior, la cognición comparada también tiene que resolver cómo enfrentarse empíricamente al concepto de complejidad o sofisticación cognitiva, para poder abordar comparaciones en torno al supuesto grado de inteligencia de las especies y sus explicaciones causales evolutivas (L. Barrett et al., 2007; Coventry & Clibbens, 2002; Mikhalevich et al., 2017; Sambrook & Whiten, 1997). La complejidad o sofisticación cognitiva está estrechamente asociada con un dominio específico de la cognición, que es el objeto de estudio en esta tesis: *la cognición social* (L. Barrett et al., 2007). La cognición social abarca capacidades que suelen asociarse a una mayor inteligencia, tales como el reconocimiento de otros individuos, la teoría de la mente, la moral, el lenguaje, la empatía, el altruismo, la cultura y todas aquellas habilidades que nos permiten navegar en un mundo social, tanto racional como emocionalmente (Caporalet, 1997; Emery & Clayton, 2009; Frith, 2008). Se cree que nuestro estilo de vida ultra social es el principal causante de la sofisticada inteligencia humana (Read, 2020; Schaller et al., 2012; Tomasello, 2014), lo que ha llevado a plantear hipótesis, como la *hipótesis de la inteligencia social* también llamada *hipótesis del cerebro social*, en la que se sugiere que las especies sociales son

cognitivamente más complejas, y que el incremento en el grado de sociabilidad en las especies está directamente relacionado con su grado de encefalización y de inteligencia (Dunbar, 1998; Humphrey, 1976; Johnson-Ulrich, 2017; Jolly, 1966), llevándonos una vez más a una visión antropocentrista y gradual de la evolución, ya que la inteligencia, cerebro y vida social humana suele ser el único o máximo punto de comparación, ignorando la enorme diversidad que puede haber con respecto a la cognición social en los animales, que en lo general no corresponde a una idea lineal y gradual de sociabilidad (Bräuer et al., 2020).

Desde otro marco interpretativo, el evolucionista y adaptacionista, el estudio de la cognición social se popularizó con el surgimiento de la **sociobiología** a partir de la publicación de “*Sociobiology the New Synthesis*” de E. O. Willson en 1975, y se reforzó con el surgimiento de la psicología evolutiva a partir del trabajo de Cosmides y Tooby en los 90's (Tooby & Cosmides, 2015), suscitando críticas en las que se ha encasillado este enfoque como reduccionista, cuestionando la idea de que la cognición y el comportamiento, en especial el comportamiento humano, se deban únicamente a procesos evolutivos de selección natural, dejando a un lado otro tipo de explicaciones evolutivas y no evolutivas, e ignorando también las explicaciones fenomenológicas que buscan entender la experiencia subjetiva al centrarse únicamente en las explicaciones funcionalistas de la cognición (Gould & Lewontin, 1979; Grossi et al., 2014; Halina, 2003; Lloyd, 2013).

Sin embargo, a pesar de las críticas, y asumiendo sus limitaciones, la visión adaptacionista se ha ganado un lugar respetable dentro de la psicología, la antropología y la etología, permitiendo el desarrollo de subdisciplinas como la *ecología del comportamiento humano*, la *antropología ecológica darwiniana* y de manera más amplia, de la *ecología cognitiva comparada*, que adopta una visión adaptacionista enfocándose en las explicaciones ecológicas de la cognición (Nettle et al., 2013), es decir, se centra en las características ambientales en las que están inmersas las especies y los desafíos que estas les suponen, con el objetivo de tratar de comprender las causas que dan pie a los procesos de selección natural, a partir de los cuales se promueven las diferentes adaptaciones cognitivas de los animales (Real, 1993; Shettleworth, 1993).

La perspectiva ecológica ha tomado fuerza dentro de la psicología comparada defendiendo la tesis de que las diferencias en las capacidades cognitivas de los animales se comprenden de una mejor manera cuando son analizadas como diferencias de tipo y no de grado, ya que las capacidades cognitivas se adquieren mediante procesos adaptativos que dependen de problemas ecológicos particulares a los que se han

enfrentado las especies durante su historia evolutiva, lo que explica que existan capacidades fundamentales, capacidades compartidas y capacidades especializadas, y no meramente capacidades más primitivas y más evolucionadas. La perspectiva ecológica se ha contrapuesto al antropocentrismo corrigiendo los supuestos erróneos sobre la evolución que permean en la psicología comparada, permitiéndonos hacer interpretaciones más acertadas sobre qué características cognitivas son compartidas o diferenciadas entre determinadas especies y por qué, así como cuáles son los principios evolutivos de la cognición, o qué problemas ambientales pueden ser causantes de la evolución de características cognitivas sociales tan particulares como el lenguaje, la moral, el altruismo o la cultura.

Si bien en esta tesis no se pretende resolver cada uno de los problemas aquí planteados, es importante tomar en cuenta a qué retos nos enfrentamos así como aclarar cuáles son exactamente los objetivos de este proyecto y cuales son los enfoques teórico-epistemológicos que van a fungir como pilares de nuestros argumentos al adentrarnos en el estudio comparado de la cognición, lo cuál se desglosa en la siguiente sección.

1.3 Objetivos y enfoques teóricos de la tesis

El objetivo principal de la presente tesis, es hacer una propuesta integral del estudio del comportamiento y la evolución de la cognición social, desde un enfoque adaptativo-comparativo que nos permita contextualizar la diversidad social entre especies en función de sus historias ecológicas, aportando un marco teórico más sólido para la construcción de modelos, hipótesis y en general, para la investigación empírica de la cognición social. Para ello es necesario aclarar los enfoques teóricos que fundamentan esta tesis.

Como primer punto, se discute el **estudio de la cognición como un fenómeno biológico** y su relación integral con el estudio del comportamiento; posteriormente se aclara el **nivel de análisis** en el que se plantea esta investigación, ya que suele haber mucha confusión sobre qué es exactamente lo que se quiere explicar desde diferentes enfoques en el estudio de la cognición; por último, se discute el problema que supone el **estudio de la complejidad social**, por qué es relevante para nuestro análisis y cómo es que se aborda a lo largo del trabajo de manera más objetiva desde la perspectiva ecológica-evolutiva. Si bien estas cuestiones ya están siendo discutidas a nivel global en el ámbito de la psicología comparada, han cobrado especial fuerza en los últimos años, dentro del laboratorio de socioneurobiología donde se desarrolló esta tesis como parte de un esfuerzo sostenido por ampliar el marco biológico de las ciencias

cognitivas (Lopez-Riquelme, 2021; López-Riquelme *et al*; 2022), posicionándose como uno de los laboratorios pioneros en México en esta línea de investigación.

En las ciencias cognitivas clásicas, la cognición suele entenderse como un fenómeno distinto al comportamiento, sin embargo actualmente son más aceptadas propuestas filosóficas como la cognición corporizada o enactiva (Aizawa, 2017; Keijzer, 2017), que llegan a conclusiones que la biología ya había explorado con un lenguaje distinto, desde teorías como por ejemplo, los sistemas de comportamiento propuestos por Hogan (1994, 2021), en la cual el comportamiento y la cognición se entienden como parte de un fenómeno unificado. La propuesta de Hogan (2021) sobre los sistemas de comportamiento asume la cognición como parte estructural de los mismos, sugiriendo que no puede ser separada del contexto del comportamiento observable. Los sistemas de comportamiento, de acuerdo a esta propuesta, están estructurados en el sistema nervioso por mecanismos cognitivos *aferentes* o *perceptivos*, *centrales* o de *procesamiento* (integración y coordinación), y *eferentes* o *motores*. Al estar intrínsecamente vinculadas con la percepción y la acción, las capacidades cognitivas se enmarcan como adaptaciones específicas a los desafíos ecológicos que enfrentan las especies (Hogan, 2015). Esta visión integrada permite entender la cognición no sólo como una serie de procesos mentales, sino como funciones biológicas concretas que facilitan la interacción efectiva del organismo con su entorno, adaptaciones de tipo cognitivo, cuestión que se ha discutido más a fondo en el trabajo de López-Riquelme (2021), demostrando que esta perspectiva es útil no solo porque unifica comportamiento y cognición, sino que también proporciona un marco más sólido para estudiar cómo estas capacidades evolucionan en respuesta a las demandas del ambiente.

De acuerdo a Hogan (2015) el comportamiento animal en general, es el resultado de la integración evolutiva de distintos sistemas de comportamiento, los cuales son ***unidades definidas por la función que cumplen de manera integral y coordinada para todo el organismo***, por ejemplo: nutrición, defensa, reproducción, etc. Los sistemas de comportamiento se definen en razón de las consecuencias de ejecutar un comportamiento o una serie de comportamientos, y pueden partirse o subdividirse en *unidades funcionales* más básicas, por ejemplo, el sistema de lucha o huida puede ser un sistema de comportamiento por sí mismo, cuya función es evitar ser depredado o lastimado, y toda conducta y proceso cognitivo que sea importante para esa función última es parte del sistema, tal como el reconocimiento de peligro, la búsqueda de refugio, la emisión de señales de advertencia o las conductas de ataque. En este

sentido, el desempeño completo de un organismo, o la resolución de un problema particular en su ambiente, se ve sometido a selección natural, mientras que los rasgos en los niveles más bajos de organización que lo hacen posible, que en este caso son los mecanismos neurocognitivos, prosperan como adaptaciones específicas en la población (Varela et al., 2020). Los sistemas de comportamiento están estrechamente relacionados con la teoría de los *módulos cognitivos funcionales* proveniente de la psicología evolutiva y apoyada también por muchos psicólogos cognitivos (H. C. Barrett & Kurzban, 2006). Desde esta propuesta se utiliza el concepto de *modularidad* para referirse a una *especialización funcional*. Lo que los psicólogos evolucionistas han querido decir con este concepto, es que la mente está compuesta por muchos mecanismos diferentes que pueden ser descritos según su función. En un marco evolutivo, estos mecanismos funcionales son adaptaciones y se caracterizan o describen en términos de su propósito y de cómo funcionan (Hadley, 2003). Sin embargo, el uso del concepto ha generado confusión con respecto a otras tesis sobre modularidad, como la clásica tesis de Fodor (Robins, 2017) lo que ha llevado a los psicólogos evolucionistas a hacer énfasis en el nivel de análisis, o bien, el nivel de descripción desde el cual se hacen los planteamientos sobre los módulos cognitivos funcionales.

Pietraszewski & Wertz (2022) hacen una revisión excelente al respecto, en la que, basados en las categorías antes propuestas por Daniel Dennett, clasifican el enfoque fodoriano clásico de la modularidad en el nivel intencional de análisis, que corresponde a la perspectiva predeterminada que los humanos adoptan sobre la mente y que contiene la fenomenología en primera persona o los estados mentales. Por otro lado, clasifican el enfoque de la psicología evolutiva en el *nivel funcional* de análisis, que se refiere básicamente a los mecanismos que ejecutan funciones que son definidas por los problemas que resuelven. Hacer comparaciones interespecíficas de la cognición en el nivel intencional resulta poco viable, pero desde el nivel funcional puede generar observaciones bastante fructíferas. Además, se recalca que el nivel funcional tampoco debe confundirse con el nivel implementacional que describe los mecanismos en términos neuroanatómicos y neurofisiológicos, es decir, la forma física de los mecanismos (Bergeron, 2007), pues con respecto a este último punto, desde la neurobiología evolutiva existe bastante evidencia de que un sistema de comportamiento, o módulo cognitivo funcional, puede estar implementado física y neuronalmente de distintas formas, lo que se explica por procesos de evolución convergente, los cuales promueven adaptaciones con funciones

similares a partir de implementaciones físicas de origen independiente (Marino, 2002; Nishikawa, 2002).

De la misma forma que ocurre con el concepto de los sistemas de comportamiento, tal como lo describe López-Riquelme (2021), un módulo cognitivo funcional puede existir en diferentes escalas, hay tantos mecanismos como hay maneras de describir funciones, de forma que no tiene valor preguntar cuántos módulos o mecanismos componen la mente. De acuerdo a Pietraszewski & Wertz, (2022) el vínculo entre la evolución y el comportamiento se encuentra en la forma y la función de los mecanismos para producir el comportamiento. Los mecanismos o sistemas reciben tipos específicos de entradas, procesan la información y producen un resultado; este nivel de descripción de entrada-salida es el nivel funcional de análisis. Todos los mecanismos en un nivel funcional de análisis pueden describirse en términos de sus entradas, procesamientos y salidas, y todos los mecanismos biológicamente evolucionados descritos en este nivel son producto de la selección natural.

Tomemos por ejemplo la propuesta de Cosmides y Tooby (1992) sobre un módulo o sistema de comportamiento de “detección de tramposos” que supone que el intercambio social es un problema evolutivamente recurrente y que para no ser explotado en intercambios sociales, se requiere un conjunto de competencias cognitivas que son adecuadas para evitar o resolver este problema. El sistema de detección de tramposos toma como entrada aquellos eventos en los que un individuo intenta adquirir un beneficio a costa de otros, y luego procesa esa información integrándola a otros sistemas involucrados en la orquestación de respuestas contra la explotación.

En la misma línea, posterior al reconocimiento de la ciencias cognitivas en los 50's, desde la filosofía de la mente surgió la tesis del *funcionalismo* como una propuesta para integrar el problema mente-cuerpo en una concepción materialista, que es, en muchos sentidos, compatible con el estudio de la cognición desde la perspectiva evolutiva. El funcionalismo propone que los estados mentales son estados funcionales, es decir, que se definen por sus funciones o roles causales (al igual que los sistemas de comportamiento) no por su composición material o por una experiencia subjetiva (Polger, 2012). De esta forma, un estado mental como el dolor se define no por su cualidad subjetiva, sino por su rol funcional en el sistema cognitivo que es causar comportamientos de retirada y de aversión hacia aquello que daña al organismo.

La aproximación funcionalista también puede ser interpretada como adaptacionista debido a que, desde la teoría evolutiva, la función de un

comportamiento y sus mecanismos cognitivos subyacentes, son resultado de la selección natural: en una población, prevalecen aquellas adaptaciones cognitivas que permiten, a través del comportamiento, solucionar problemas a los que los individuos se enfrentan constantemente (Mahner & Bunge, 2001). Esto permite a los investigadores inferir la presencia de ciertos procesos cognitivos basándose en cómo contribuyen al éxito adaptativo de una especie, en lugar de depender exclusivamente de la introspección o el reporte verbal. Si bien esta aproximación en realidad no resuelve como tal el problema mente-cuerpo, proporciona un marco robusto para estudiar la cognición de manera comparada, enfocándose en cómo los procesos cognitivos se manifiestan y se convierten en adaptaciones en diferentes especies (Ereshefsky, 2007).

Hasta aquí podemos subrayar que además de centrarse en el *enfoque comparado y ecológico-evolutivo*, esta tesis se asume en un *nivel funcional de análisis* y aborda el comportamiento y la cognición como un fenómeno unificado. Otro problema abordado a lo largo de la tesis es la complejidad social y su relación con la inteligencia animal, pues es a partir del nivel de complejidad con la que se organizan socialmente los animales que se suelen hacer conclusiones sobre su inteligencia y por ende sobre su similitud con el humano y su validez como modelos animales para el estudio de la cognición social. A pesar del esfuerzo colectivo, en las ciencias cognitivas persiste un problema metodológico para unificar la relación entre complejidad social e inteligencia (Bergman & Beehner, 2015), primero por el sesgo antropocentrista, y segundo, porque se suele abordar la inteligencia como una entidad unitaria lineal y no como lo que se ha venido describiendo desde la perspectiva ecológica, un conjunto de capacidades funcionales con propósitos distintos y específicos que reflejan historias ecológicas y evolutivas particulares y que por ende, pueden estar arregladas en muchas configuraciones distintas, dando lugar a inteligencias diferentes que no pueden ser comparables de manera lineal en todo sentido.

Para comprender esto, es necesario aclarar que la sociabilidad no solamente se refiere a la vida en sociedad de las especies, que es la visión clásica en la que se consideran como *sociales* solo a aquellas especies que viven en grupos organizados, sino que la sociabilidad implica cualquier interacción ya sea cooperativa o competitiva entre dos o más conespecíficos que cumpla un objetivo funcional para ellos (Frank, 2007). Mientras que algunas especies están toda su vida inmersas en grupos relativamente pequeños pero organizados donde interactúan constantemente y de diversas formas, otras se pueden llegar a congregarse en grupos que superan los miles e incluso millones de individuos, pero que

no requieren tantas interacciones entre ellos, mientras que otras, de vida solitaria, suelen interactuar únicamente para aparearse (lo cual puede ocurrir una sola vez en su vida) o para defender un territorio. En estos ejemplos es obvio que las primeras son socialmente más complejas que las últimas, sin embargo, el grado de complejidad social no está determinado por una escala filogenética y antropocéntrica, que implicaría por ejemplo, que los mamíferos, al ser más cercanos al humano, sean socialmente más complejos que los invertebrados, o que los primates sean socialmente más complejos que otro tipo de mamíferos.

Aunque es evidente la influencia de restricciones evolutivas y la inercia filogenética en la sofisticación social y cognitiva de diferentes grupos taxonómicos de manera general, el análisis ecológico-evolutivo nos permite identificar qué cuestiones son en efecto contingentes a la filogenia, y qué cuestiones, en cambio, son contingentes a la ecología y susceptibles de aparecer en cualquier taxón (Ereshefsky, 2007; Hall, 2013; MacLean et al., 2012). Algunas adaptaciones sociales, por ejemplo, corresponden a conflictos universales, resueltos tempranamente en la evolución, dando lugar a capacidades cognitivas básicamente fundamentales y conservadas en la mayoría de las ramas filogenéticas, mientras que otras están relacionadas con ambientes socio-ecológicos muy particulares, que promueven adaptaciones especializadas y que pueden llevar al surgimiento de convergencias evolutivas en aquellas especies que se enfrenten a los mismos conflictos socioecológicos, aunque sean filogenéticamente lejanas.

La complejidad social no puede analizarse como un fenómeno lineal en función de variables únicas que sean indicativas de un supuesto grado de sociabilidad, tal como el tamaño de grupo, que ha sido la variable más empleada en su análisis, o como sugieren otras propuestas, a partir del número de relaciones sociales diferenciadas que tienen los individuos de una especie (Bergman & Beehner, 2015), ya que por sí solas este tipo de variables cuantitativas no son indicativas de los conflictos particulares que los individuos tienen que resolver ni de cómo los están resolviendo. Los sistemas complejos no están determinados solo por el número de componentes, sino por la función de las interacciones entre esos componentes que pueden ser variadas, indirectas y moduladas por el contexto. Aunque se han propuesto diversas fórmulas para comparar la complejidad social (Bergman & Beehner, 2015; Hinde, 1976; Wilson 1975) sigue habiendo una falta de consenso en los enfoques conceptuales y metodológicos utilizados en el estudio de la sociabilidad animal, siendo mucho más notorio cuando se comparan animales tan filogenéticamente distantes como invertebrados y vertebrados.

En respuesta a esta falta de consenso, recientemente Kappeler (2019) ha propuesto un marco de comparación para analizar la complejidad social partiendo de cuatro aspectos fundamentales de todos los sistemas sociales que son la *organización social*, la *estructura social*, el *sistema de apareamiento* y el *sistema de cuidado*. Estos aspectos toman en cuenta la identidad de los individuos entre los cuales se generan las relaciones sociales en términos de sexo, parentesco genético y otras cuestiones que determinan en gran medida hacia dónde se balancean las fuerzas de selección natural en términos de cooperación y competencia, y que pueden llevar a la generación de distintos tipos de complejidad social. Este marco de análisis propuesto por Kappeler puede ser una buena base para hacer comparaciones de la sociabilidad desde un nivel funcional, facilitando la identificación de patrones comunes y divergentes de distintas especies, lo que nos brinda una visión más holística y detallada de cómo evoluciona la complejidad social en diferentes contextos ecológicos.

En este sentido, la complejidad social puede analizarse desde una metodología comparada y de manera más objetiva cuando se identifican las funciones que cumplen los patrones de interacción social de las especies, sean cuales sean, es decir, no comparando la inteligencia animal en un sentido global y escalar, sino las unidades funcionales de la misma, o como sugieren Aureli y Schino (2019) tratando de entender la complejidad desde dentro, observando cómo la viven los individuos de una especie. Para ello es crucial que la psicología comparada amplíe su visión (generalmente opacada por las comparaciones basadas en la filogenia) integrando tanto la etología como la ecología para poder examinar las relaciones sociales de una mayor diversidad de especies y sus intereses en términos de adecuación biológica, y así poder generar mejores modelos e hipótesis sobre las diversas adaptaciones cognitivas que subyacen los comportamientos sociales.

Si bien se reconoce la existencia de grados de complejidad social entre especies, en este trabajo se defiende la importancia de hacer comparaciones para comprender la cognición como un fenómeno biológico a partir de las historias ecológico-evolutivas y no meramente a partir de la posición filogenética. Lo que nos interesa no es ubicar a las especies dentro de una escala de inteligencia, dicho sea de paso, antropocentrista, sino entender las causas y funciones de las diversas competencias socio-cognitivas presentes en el reino animal y cómo a partir de la evolución de diversas estrategias sociales pueden emerger más conflictos que a su vez requieren la adición de sistemas de comportamiento sociales más complejos para resolverlos. Para las ciencias cognitivas comparadas esto puede tener muchas ventajas, pues

proporciona un marco para el estudio integral y comparado de la sociabilidad, permitiendo por un lado la identificación de sus principios y patrones evolutivos, y por otro lado la identificación del valor epistémico de otras especies para el estudio de capacidades sociocognitivas generales o especializadas.

1.4 Organización de la tesis y publicaciones

Este primer capítulo nos ha servido como una introducción general al trabajo, dejando más claros los problemas que nos preocupan con respecto al estudio de la cognición social, así como los enfoques teóricos y metodológicos que lo sostienen. En esta sección se detalla la organización de los capítulos que conforman la tesis; cada uno de ellos enfocado en un objetivo específico que de manera integrada, contribuirá a desarrollar un marco teórico más completo y coherente para el estudio comparado de la cognición social.

Además del presente capítulo introductorio, la tesis está constituida por cuatro capítulos más divididos en dos secciones complementarias. La primera parte *“Sesgos epistemológicos en el estudio de la cognición social comparada”* es una revisión crítica que aborda el problema del antropocentrismo como el principal sesgo epistemológico que afecta la objetividad en el estudio de la cognición social. Esta sección está constituida por dos capítulos; el Capítulo 2 *“La perspectiva antropocentrista en el estudio de la cognición social”* enfocado en la revisión del sesgo antropocentrista como un problema de interpretación evolutiva que nos impide plantearnos preguntas verdaderamente científicas acerca de la cognición social y cómo el enfoque ecológico (adaptativo) está solucionado dicho problema. El Capítulo 3 *“La representatividad de los modelos animales en el estudio de la cognición social”* está enfocado cómo el sesgo antropocentrista y otros, influyen de manera importante en la elección de modelos animales para el estudio de la cognición social, en la forma en la que interpretamos su representatividad y en las conclusiones que extraemos a partir de su estudio. Como solución, aborda el estudio de diversas especies como modelos ecológicos de comportamiento y cognición, más que como modelos sustitutos de los humanos, que es la visión clásica de los modelos animales.

La segunda parte de la tesis llamada *“Integración de la perspectiva ecológica al estudio de la cognición social”* se enfoca en la utilidad de la aplicación de la perspectiva ecológica al estudio de la cognición social para analizar de maneras más objetivas la sociabilidad de las especies que

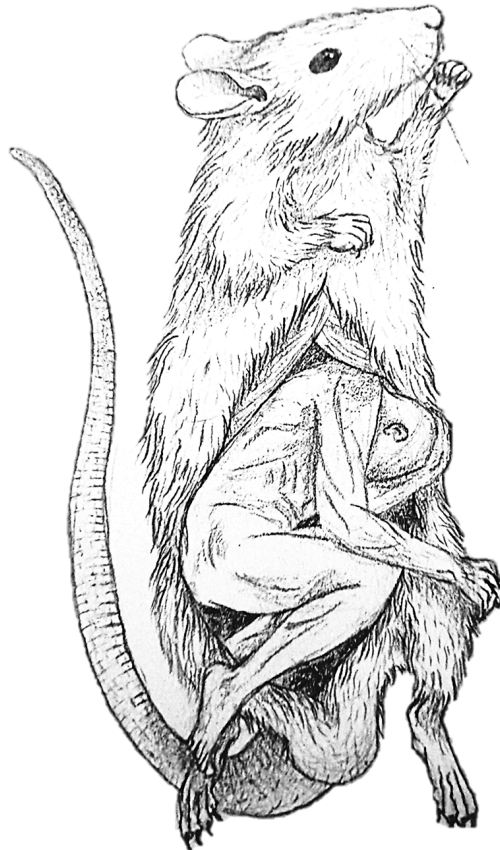
permita proponer y poner a prueba diversas hipótesis y modelos sobre las adaptaciones cognitivas que subyacen sus comportamientos sociales. En esta sección, el Capítulo 4 ***“Coevolución entre sociabilidad y cognición social: un marco teórico desde la perspectiva ecológica”***, presenta una propuesta inicial de marco teórico-conceptual fundamentado en la perspectiva ecológica que busca contribuir al fortalecimiento de un nuevo paradigma para la comprensión del comportamiento y la cognición social como un fenómeno biológico integrado, ofreciendo elementos para la formulación de modelos explicativos y de hipótesis menos condicionadas por los sesgos antropocentristas que han caracterizado tradicionalmente a este campo. Por último, en esta misma sección, el capítulo 5 ***“Implementación del marco teórico propuesto a la cognición comparada”*** tiene el propósito de poner en acción el marco teórico propuesto para valorar su alcance explicativo y su potencial integrador dentro del estudio comparado de la cognición social. Para ello, se propone el uso de modelos animales ecológicos que representen distintas formas de sociabilidad, y que esta no dependa exclusivamente de la proximidad filogenética ya que su valor principal debe ser permitirnos explorar la relación funcional y adaptativa entre las presiones ecológicas y las estrategias sociocognitivas que han adquirido.

Cada capítulo de esta tesis es una introducción a una serie de artículos de investigación que refuerzan sus objetivos y que son anexados después de un breve contexto. En el Capítulo 2 se anexa un artículo publicado en en la revista *ConCiencia* (López-Riquelme et al., 2022) titulado ***“Del Antropocentrismo a la Cognición Social Comparada”*** el cual es de utilidad para una mayor profundización de los problemas que supone el enfoque antropocentrista y su solución desde la perspectiva ecológica. Para el Capítulo 3, se anexa un artículo en borrador titulado ***“Reflections on the use of the albino rat as a standard model of social cognition”*** que aborda el caso particular de la rata albina como uno de los modelos más utilizados en el estudio de la cognición social y los problemas que podemos encontrar con respecto a su representatividad desde una aproximación antropocentrista.

En la segunda sección, el Capítulo 4 representa en sí mismo un posible artículo para publicaciones futuras, mientras que en el capítulo 5, como ejemplo de aplicación del marco teórico propuesto, se anexa también a manera de borrador, una revisión integrativa titulada ***“Sociability and social cognition: a comparative ecological review in rodents”*** en la que se utilizan 5 especies de de roedores como modelos ecológicos para ejemplificar la relación coevolutiva entre comportamiento y cognición

social y sus sustratos neurológicos. Por último se presenta una breve discusión general y conclusiones sobre el trabajo.

PRIMERA PARTE: SESGOS EPISTEMOLÓGICOS EN EL ESTUDIO DE LA COGNICIÓN SOCIAL COMPARADA



(Ilustración de Yvette M. Gómez-Gómez)

CAPÍTULO 2:

La perspectiva antropocentrista en el estudio de la cognición social

2.1 Objetivo del capítulo

El objetivo de este capítulo es presentar una revisión crítica de las repercusiones que ha tenido el sesgo antropocentrista en la comprensión de la cognición y el comportamiento social, desde la manera en la que nos planteamos preguntas acerca de la misma, hasta el cómo abordamos estas preguntas empírica y experimentalmente, y el cómo interpretamos los procesos cognitivos al observar el comportamiento animal.

Este análisis es necesario para identificar las limitaciones inherentes a un enfoque que coloca al ser humano como medida de todas las cosas, lo cual puede distorsionar nuestra comprensión de la cognición como un fenómeno biológico en general, y cómo se manifiesta en otras especies. Al adoptar una postura más consciente y rigurosa, podremos reexaminar estudios previos y proponer nuevos enfoques metodológicos que se alineen mejor con una perspectiva no antropocéntrica, abriendo la puerta a descubrimientos más profundos sobre la cognición en el reino animal y su evolución.

2.2 Repercusiones del antropocentrismo en la cognición comparada

El estudio científico de la cognición, como ocurre con el estudio de cualquier otro fenómeno, ha requerido el desarrollo de metodologías y epistemologías que permitan su exploración de maneras objetivas, sin embargo, debido a su naturaleza esquiva, este campo se ha visto particularmente susceptible a la aparición de sesgos. Estos sesgos pueden influir tanto en la formulación de preguntas de investigación como en la elección de métodos experimentales, además de afectar la interpretación

de los datos obtenidos. Así, la manera en que se conceptualiza la cognición y los modelos que se emplean para su estudio, pueden reflejar más las limitaciones de nuestras herramientas y paradigmas que la verdadera naturaleza del fenómeno, lo que subraya la necesidad de un constante examen crítico y la reevaluación de las suposiciones subyacentes. En el campo de la cognición comparada, la dificultad de observar directamente los fenómenos cognitivos en otros seres vivos ha llevado a la tendencia de negar o de proyectar nociones preexistentes sobre la mente humana en otros contextos o especies. Esto representa uno de los sesgos más problemáticos dentro del campo, el antropocentrismo y sus sesgos derivados, tales como el antropomorfismo y la antroponegación, ante los cuales se han hecho amplios esfuerzos para poder mitigar su influencia (Altman, 2013; de Waal, 1999; Hodos & Campbell, 1969; Scotto, 2024; Shettleworth, 1993; Wynne, 2006), dentro de los cuales se encuentran trabajos propios de este laboratorio (López-Riquelme, 2021; López-Riquelme *et al.*, 2022).

El antropocentrismo, dentro del estudio de la cognición se define como la perspectiva según la cual las características cognitivas que se consideran distintivas o exclusivas de los seres humanos se toman como referencia o estándar, de manera explícita o implícita, para estudiar y evaluar las habilidades cognitivas de los animales (Scotto, 2024). Se podría decir que el antropocentrismo es un sesgo cognitivo en sí mismo, ya que al ser seres humanos, no podemos deshacernos por completo de la experiencia humana ni de usarla como referencia al tratar de comprender más allá de la misma (Varella, 2018). A lo largo de la historia el ser humano se ha comparado constantemente a sí mismo con otros seres vivos, tratando de entender qué es lo que nos hace diferentes y “*superiores*” a ellos. La mente o cognición, y todos sus procesos implicados, desde los considerados más básicos, como la percepción sensorial, hasta los considerados más complejos, como la habilidad matemática o el lenguaje, han sido el principal punto de separación. Debido al antropocentrismo, la cognición comparada se empezó a desarrollar tardíamente en la historia de la ciencia, ya que por mucho tiempo, al menos desde la perspectiva occidental y cartesiana, no se consideró que otros animales tuvieran *mente*, la cognición se concebía como una cualidad exclusivamente humana, y los demás animales eran considerados autómatas, sin *alma*, *conciencia*, o procesos mentales complejos (Grene, 1995; Jaimeson, 1998).

Con el tiempo, y especialmente a partir del siglo XIX, con el trabajo de Charles Darwin (1859; 1871; 1872), se reconoció al humano como una especie más en el reino animal, mientras que a otras especies se les comenzó a reconsiderar como agentes cognitivos, llevando al desarrollo de

la psicología comparada y abriendo la posibilidad de estudiar la mente o cognición como un fenómeno biológico, sujeto a causas naturales y con una historia evolutiva, dejando atrás las ideas de su adquisición por obra divina. No obstante la visión antropocentrista mutó, adaptándose a la nueva visión evolucionista, se reconoció que la cognición no era exclusivamente humana, pero asumiendo que la cognición humana era la más evolucionada, sofisticada y *perfecta*. Esta suposición de superioridad cognitiva ha sido sumamente criticada, pues lleva a una interpretación errónea de los principios evolutivos, en la que la evolución es un proceso que tiende a complejizar las formas de vida con el tiempo, resultando en formas e inteligencias cada vez más "*perfectas*", de tipo humano. Si bien durante la evolución de la vida en la Tierra ha emergido la complejidad biológica en varios sentidos, este no es un proceso inherente a la evolución ni un fin último de la misma, y no existe evidencia de que tienda a la humanización (Heylighen, 1999; Pope, 2017; Rosslenbroich, 2006; Shanahan, 2011; Yaeger, 2009).

Irónicamente, la semilla antropocentrista evolucionista fue sembrada por el mismo Darwin, quien sostuvo que las diferencias cognitivas entre otros animales y el humano eran de grado y no de tipo (Darwin, 1871), llevando a la posterior conceptualización de una escala evolutiva en la que el humano se encuentra en el ápice, e inspirada también por la *scala naturae* planteada antes por Aristoteles (Barham, 1999). En la escala evolutiva antropocentrista, las demás especies adquieren su lugar dependiendo de qué tan filogenéticamente cercanas sean al humano. En este sentido, otros homínidos como el *Homo neanderthalensis* o el *Homo erectus* estarían casi a la altura del humano, seguidos por los chimpancés y bonobos, y después por otras especies de primates; así mismo, los mamíferos como grupo monofilético se encontrarían más arriba que aves y reptiles, y estos últimos más arriba que anfibios y peces, seguidos de los invertebrados.

El orden de la escala evolutiva también está definido por el surgimiento de ciertos grupos monofiléticos en el tiempo, infiriendo que los grupos más antiguos son más primitivos y simples que los más actuales, tanto morfo-anatómicamente como cognitivamente. Sin embargo, el ordenamiento desde el ángulo temporal no siempre coincide con el ordenamiento que les damos a las especies de acuerdo a su similitud subjetiva con el humano. Por ejemplo, desde un ordenamiento antropomórfico, los mamíferos serían más evolucionados y complejos que las aves, pero desde la escala temporal, ya que los mamíferos surgieron mucho antes que las aves, serían más primitivos (Benton et al., 2015). Además, hay que tomar en cuenta que cada grupo monofilético tiene sus

propios eventos de especiación y sigue sus propios caminos, formando un árbol con múltiples ramas que evolucionan en paralelo a las ramas de otros grupos y en las que también puede aumentar la complejidad de distintas maneras.

Aunque parezca inofensiva, la escala antropocentrista de la evolución tiene repercusiones importantes en la manera de hacer cognición comparada. Las preguntas que nos planteamos a partir de esta perspectiva son sobre qué tan similar es la cognición de otras especies a la humana con el principal objetivo de utilizar a las especies más similares como modelos de estudio para comprendernos a nosotros mismos. Si bien este cuestionamiento puede ser científicamente válido, lo hemos abordado de maneras erróneas. Primero, bajo el supuesto de que la diferencia sólo puede ser de grado, se ha asumido *a priori* que los procesos cognitivos de otros animales siempre serán más simples que los del humano, y segundo, bajo el supuesto de que todas las especies comparten un ancestro común en algún punto, se ha asumido que la cognición de otras especies es una forma primitiva de la humana, pero nunca que la cognición humana es una forma primitiva de la cognición de otras especies (Katz, 2019), como si la rama evolutiva del humano hubiera sido la única en cambiar con el tiempo, mientras que otras hubieran permanecido iguales.

De esta forma al diseñar investigaciones empíricas, ponemos a prueba a otras especies en tareas humanas, proyectando expectativas humanas sobre su comportamiento y cognición, pero negándolas al mismo tiempo, sin tratar de entender en un principio cómo pudieron haber surgido las capacidades humanas, y si esas causas también forman parte de la evolución de otras especies o viceversa. Esta ha sido en general, la agenda de investigación de la psicología comparada desde sus inicios, aunque disfrazada de tratar de entender los principios biológicos de la cognición, es más un programa de demostraciones acerca de si otros animales pueden hacer lo mismo que los humanos y en qué grados (Shettleworth, 1993). El antropocentrismo y la idea de la escala evolutiva lineal en cuestión de inteligencia, es una postura muy vigente a pesar de que, en general, en el ámbito académico, se entiende el concepto no lineal ni escalar del árbol filogenético, a pesar de los descubrimientos que ha traído consigo la etología acerca de la riqueza conductual y cognitiva de especies no primates y filogenéticamente alejadas de este grupo (Katz, 2019), que en teoría, y de acuerdo a la concepción antropocentrista no deberían ser tan “inteligentes”, tal como el caso de abejas, pulpos, elefantes, córvidos y cetáceos, por nombrar algunos.

A pesar de que la psicología ha adoptado un enfoque comparado para el estudio de la cognición, los fundamentos de sus comparaciones no

tienen un rumbo claro. La distinción entre animales 'superiores' e 'inferiores' carece de sentido biológico, ya que la complejidad cognitiva debe ser estudiada como un fenómeno emergente y contextualmente dependiente. En lugar de centrarnos en una comparación jerárquica que pregunte quién es más inteligente, es científicamente más útil explorar cómo y por qué surgen diferentes tipos de inteligencia o capacidades en diversos contextos evolutivos y ecológicos. Este enfoque permite una comprensión más rica y matizada de la diversidad biológica, evitando simplificaciones que no reflejan la realidad de los procesos evolutivos.

2.3 El antropocentrismo en el estudio de la cognición social

El sesgo antropocentrista es particularmente evidente con respecto al estudio del comportamiento y cognición social, pues creemos que si algo nos hace superiores al resto de especies animales es la cultura, el lenguaje, la sociedad y las capacidades cognitivas que sostienen esas peculiaridades; la *inteligencia social* se considera la especialidad cognitiva de los primates y en especial del humano, y ninguna otra especie nos supera en eso (Boyd, 2017; Tomasello, 2014). Tanto así se ha considerado superior nuestro carácter social, que las ciencias humanas y sociales históricamente han establecido una marcada discontinuidad entre ellas y las ciencias naturales, asumiendo una separación tajante en el estudio de los humanos y los animales, y negando la influencia de la evolución sobre lo social (Kagan, 2009). Aunque es cierto que gran parte de los fenómenos estudiados por las ciencias sociales no pueden reducirse a meras explicaciones biológicas, el comportamiento social humano, al igual que el de otras especies, está condicionado por sus causas biológicas, tanto próximas (ontogenéticas y mecanicistas) como últimas (evolutivas y filogenéticas). Fué a partir del surgimiento de la sociobiología, impulsado por E.O. Wilson, y más tarde de la psicología evolutiva, desarrollada por Cosmides y Tooby, que el estudio de las causas biológicas y sobre todo evolutivas del comportamiento social humano y no humano cobró mayor interés (Levallois, 2018; Siegert & Ward, 2002; Wilson & Wilson, 2007).

No obstante, a pesar de esta revalorización de lo social influenciado por lo biológico, el enfoque antropocéntrico ha persistido de manera notable en su estudio. La complejidad o sofisticación social que atribuimos a otras especies, especialmente en cuanto a conductas relacionadas con el apego, la cooperación y la predicción del comportamiento de otros, se ha convertido en un criterio antropométrico para evaluar su similitud en términos de *inteligencia* y *sintiencia* con el ser humano. Esto ha impulsado la inversión en el estudio de diversas especies sociales, tanto primates como no primates, con el fin de comprender la cognición social, lo que a

primera vista podría interpretarse como un alejamiento de la perspectiva antropocéntrica y un avance hacia el estudio de la diversidad cognitiva; sin embargo, las viejas prácticas persisten, ya que seguimos formulando preguntas desde una perspectiva humanizada sin considerar adecuadamente el contexto ecológico en el que ha evolucionado la sociabilidad de cada especie (Bräuer et al., 2020). Además, cuando las especies que demuestran características sociales consideradas sofisticadas, están filogenéticamente alejadas del ser humano, como es el caso de los invertebrados, se suele aplicar el sesgo de la antroponegación (Blystad, 2021). En resumen, seguimos priorizando la idea antropomórfica de complejidad cognitiva y haciendo comparaciones basándonos en la cercanía filogenética y las homologías neuronales con el ser humano, en lugar de atender a las características sociales propias de cada especie y a las convergencias evolutivas en su comportamiento.

Desde la psicología cognitiva comparada el estudio de la cognición social se ha centrado en usar otras especies, no para entender sus principios biológicos, sino para tratar de entender los mecanismos y el origen de la cognición social humana. Existen ejemplos extremos y evidentes que pueden dar cuenta de los desaciertos que conlleva el estudio de la cognición social desde la perspectiva antropocentrista, como los intentos, en gran parte fracasados, de enseñar lenguaje humano a otros primates, que no nos han llevado a descubrimientos relevantes acerca de la evolución ni del desarrollo del lenguaje (Cockburn, 2013; Krause & Beran, 2020), o las extrapolaciones directas del comportamiento social de los roedores al caso humano, en los famosos experimentos de Calhoun sobre los efectos negativos de la sobrepoblación (Ramsden & Adams, 2009). También existen ejemplos en los que el antropocentrismo se esconde de manera sutil, como en el caso de las hipótesis de la inteligencia y cerebro social (Holekamp, 2007), en las cuales las preguntas sobre la cognición social de otros primates se han formulado de manera que se privilegien las habilidades sociales humanas, ya que estas se consideran esenciales para explicar el origen evolutivo de nuestros enormes cerebros; aún más, el aparente éxito de estas hipótesis ha llevado a que otras especies sociales sean juzgadas según un estándar específicamente primate (L. Barrett, 2016).

En este sentido, el antropocentrismo ejerce una influencia significativa en el estudio de la cognición social a través de tres dimensiones clave. En primer lugar, afecta la forma en que comparamos a las especies, estableciendo comparaciones en términos de grados de complejidad social. En segundo lugar, condiciona los marcos teóricos utilizados, predominando conceptos y teorías que se fundamentan en la

cognición social humana trasladándose a otros animales (principalmente en los procesos que permiten a los humanos hacer inferencias acerca de lo que ocurre en la mente de otros individuos, como sus intenciones, emociones y pensamientos). En tercer lugar, determina las preguntas de investigación que se consideran relevantes, a menudo centradas en la cuestión de si otros animales poseen habilidades sociocognitivas comparables a las humanas, como teoría de la mente, cultura, lenguaje, sentido de la moral y de la justicia, empatía, amor, rencor, etc. Este sesgo se vuelve anticientífico porque además, presupone las respuestas: que todas las sociedades animales son inherentemente más primitivas que la humana y que, aunque puedan presentar similitudes, estas se explican por mecanismos sociocognitivos más simples. Esta perspectiva limita la comprensión objetiva de la cognición social animal al imponer una jerarquía basada en la complejidad humana, tal como se explica en Lopez-Riquelme (2022).

Notar los sesgos en la práctica científica es indispensable. Con una articulación clara acerca de estos sesgos, podemos formar mejores hipótesis que expliquen y unifiquen los hallazgos sobre la cognición en otras especies y en el humano. Desde hace ya varias décadas se ha venido proponiendo la *ecología cognitiva* como una disciplina que es indispensable integrar al campo de la psicología comparada, ya que la perspectiva bajo la cual se fundamenta su agenda de investigación es alternativa al antropocentrismo (S. Healy & Braithwaite, 2000; S. D. Healy et al., 2009; Lamontagne et al., 2020; Real, 1993; Shettleworth, 1993). La perspectiva ecológica se viene gestando desde los inicios de la etología, que ha demostrado la importancia de observar el comportamiento animal en ambientes naturales y sobre todo en sus propios ambientes sociales no perturbados, para permitirnos hacer hipótesis más informadas sobre los mecanismos cognitivos y evolutivos subyacentes a sus conductas, las cuales pueden ser posteriormente puestas a prueba, tanto en sus mismos ambientes como de manera más controlada en laboratorios. Gracias a estas observaciones en campo, aspectos sociales que creíamos exclusivamente humanos y complejos han sido documentados en otras especies, influyendo en las discusiones sobre la naturaleza de la cognición social.

Esta por ejemplo el trabajo de Karl von Frish sobre el sistema de comunicación de las abejas, que rompió ciertos paradigmas acerca de la evolución de la complejidad cognitiva en animales “tan simples” como los invertebrados, sobre todo tomando en cuenta que la comunicación en las abejas mieleras es una conducta flexible y dependiente del contexto ambiental y social (Couvillon, 2012; Munz, 2005). Además, al ser un tipo de

comunicación no verbal, se subrayó la importancia de estudiar sistemas de comunicación alternativos a los del lenguaje humano, lo que impulsó investigaciones sobre la comunicación animal en un sentido más amplio, ayudando a expandir el campo de la comunicación comparada y la semiología en animales.

En general los denominados insectos *eusociales*, que desde la perspectiva antropocentrista no han recibido mucha atención, desde la perspectiva ecológica pueden ser modelos excelentes para el estudio de la evolución de la cooperación y organización social (Chittka & Rossi, 2022). En la antropología hay un dicho muy popular, una reflexión atribuida a Margaret Mead, en la que se suele decir que el primer signo de civilización en las culturas antiguas no es una herramienta o un objeto, sino un hueso roto que ha sanado. El razonamiento es que, en el mundo animal y salvaje, un hueso roto significa la muerte, pero el cuidado de una persona herida por parte de sus congéneres muestra compasión y cooperación, lo que de acuerdo a la creencia popular, pudo haber determinado el inicio de la civilización cooperativa humana (Kurzban et al., 2014; Warneken & Tomasello, 2009). Para resaltar el antropocentrismo en esta premisa, podemos poner como punto de contraste el caso de una especie de hormigas cazadoras de termitas (*Megaponera analis*); durante la cacería, algunas hormigas resultan heridas y son llevadas al nido por sus compañeras, quienes tratan sus heridas mediante acicalamiento, y en ocasiones, mediante la amputación de los miembros afectados (Frank et al., 2018). Aunque este estudio no demuestra que las hormigas experimentan compasión y empatía por sus compañeras, nos abre el panorama con respecto a lo que consideramos especialmente humano y a la comprensión de los principios evolutivos de conductas como la cooperación y el cuidado de otros desde un ángulo no antropocentrista, que no restringe estas características a particularidades evolutivas ni fisiológico-anatómicas del cerebro de los antropoides. En esta misma línea, también existe evidencia de conductas complejas, en diversas especies no primates, como algunas especies de pulpos que no son consideradas sociales, pero que revelan una notable capacidad de resolución de problemas (Darmaillacq et al., 2014), cuestionando la idea de que la sofisticación cognitiva sea una consecuencia directa de la sociabilidad.

Este tipo de hallazgos en el mundo natural sugieren que las competencias cognitivas pueden evolucionar de manera independiente, desafiando la noción del modelo evolutivo lineal, en el que capacidades supuestamente superiores se agregan progresivamente sobre las más primitivas a medida que surgen nuevas especies o se crean nuevos taxones, y evidencia la posibilidad de múltiples trayectorias evolutivas, tal

como se plantea desde la perspectiva ecológica. En conclusión, al adoptar la perspectiva ecológica, a largo plazo, podremos tener un enfoque biológico más saludable para el estudio de la cognición social dejando atrás el sesgo antropocentrista.

En este capítulo se han expuesto algunas de las repercusiones y limitaciones que conlleva el sesgo antropocentrista en el estudio de la cognición, particularmente de la cognición social, así como los desafíos que enfrentamos para separarnos del mismo. También hemos introducido la perspectiva ecológica como una alternativa o solución al mismo. La publicación que se anexa a continuación, titulada "*Del antropocentrismo a la cognición social comparada*" es un trabajo que se realizó en un esfuerzo por definir la línea de investigación de esta tesis, que presenta con mayor detalle el contraste entre ambas perspectivas, y en el cual se defiende la necesaria integración de la perspectiva ecológica a la psicología comparada y las ciencias cognitivas en general. El artículo también muestra parte del trabajo que se ha venido realizando en el Laboratorio de Socioneurobiología en esta línea de investigación.

ANEXO DEL CAPÍTULO 2: Artículo publicado “Del antropocentrismo a la cognición social comparada”

Estatus del artículo: Publicado

Fecha de publicación: marzo 2022

Revista: Revista Conciencia EPG-edición especial

doi: <https://doi.org/10.32654/ConCienciaEPG/Eds.especial-8>

Cognición social: del antropocentrismo a la cognición social comparada

Social cognition: from anthropocentrism to comparative social cognition

Recepción del artículo: 04-09-21 | Aceptación del artículo: 28-01-22


Germán Octavio López-Riquelme¹

german.lopez@uaem.mx

 <https://orcid.org/0000-0002-8031-4522>

Yvette Magaly Gómez-Gómez¹

yvette.gomez@uaem.edu.mx

 <https://orcid.org/0000-0001-8011-534X>

Héctor Solís-Chagoyán²

hecsolch@imp.edu.mx

 <https://orcid.org/0000-0003-0692-6931>

¹Laboratorio de Socioneurobiología,
Centro de Investigación en Ciencias
Cognitivas, Universidad Autónoma del Estado
de Morelos.

²Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón
de la Fuente Muñiz

Para referenciar este artículo:

López-Riquelme, G.O., Gómez-Gómez, Y.M., & Solís-Chagoyán, H. (2022). Cognición social: del antropocentrismo a la cognición social comparada. *Revista ConCiencia EPG*, 7 (Edición Especial), 176-210. <https://doi.org/10.32654/ConCienciaEPG/Eds.especial-8>

Autor de correspondencia:

Germán Octavio López-Riquelme
german.lopez@uaem.mx

Resumen

A pesar de ser una visión dominante, el programa antropocéntrico presenta errores en la manera en la que entiende la evolución de la cognición social, ya que su sistema de comparación tiene como base el ser humano. El programa ecológico, por otra parte, señala este error y propone que la base de la comparación debe ser ecológico-adaptativa, es decir, que la sofisticación de la cognición social, y por consecuencia del grado de complejidad social de las especies, surge de demandas ambientales que promueven la cooperación entre individuos y no de su cercanía filogenética con el humano. En el presente trabajo, realizamos una crítica de la perspectiva antropocéntrica dominante de la investigación en cognición social; asimismo, proponemos que este campo debe ampliarse y partir de la perspectiva ecológica del estudio del comportamiento y la cognición mostrando el vacío teórico y sintético que nos urge a realizar una síntesis de la cognición social comparada.

Palabras clave: cognición social comparada, antropocentrismo, ecología comparada, socialización, complejidad social.



Abstract

Despite being a dominant vision, the anthropocentric program presents errors in the way it understands the evolution of social cognition since its comparison system is based on the human being. The ecological program, on the other hand, points out this error and proposes that the basis of the comparison should be ecological-adaptive, that is, that the sophistication of social cognition and consequently the degree of social complexity of the species, arises from environmental demands that promote cooperation among individuals and not from their phylogenetic closeness to humans. In the present paper, we make a critique of the dominant anthropocentric perspective of social cognition research, as well, we propose that this field should be expanded and start from the ecological perspective of the study of behavior and cognition showing the theoretical and synthetic vacuum that urges us to accomplish a synthesis of comparative social cognition.

Keywords: comparative social cognition, anthropocentrism, comparative ecology, socialization, social complexity.

Introducción

Tradicionalmente, el término cognición social ha sido empleado para referirse tanto a los aspectos sociales de la psicología cognitiva como al conjunto de capacidades cognitivas humanas que nos permiten reconocer, manipular, recordar y comportarnos de acuerdo con estímulos y situaciones sociales determinadas, es decir, cómo damos sentido, entendemos y procesamos las interacciones con otros individuos, lo que incluye capacidades perceptivas, motivacionales y afectivas de los seres humanos en tanto que seres sociales (Vilarroya & Argimon, 2007). Desde esta perspectiva antropocéntrica, la cognición social se considera una aproximación para entender los fenómenos psicológicos sociales humanos por medio del estudio de sus procesos cognitivos subyacentes. Los intereses de este enfoque exclusivamente humano están relacionados con la percepción, evaluación, toma de decisiones y memoria de estímulos sociales, así como con los efectos de factores sociales y afectivos en el procesamiento de información y sus consecuencias conductuales e interpersonales. Esta aproximación suele ser aplicada a cualquier área de la psicología social y ciencias de la conducta humana que involucren la



investigación sobre procesos intraindividuales, interindividuales, intragrupal e intergrupales.

No obstante que el comportamiento social en el mundo natural se encuentra ampliamente distribuido, desde los microorganismos hasta los primates (Wilson, 2000), y que existen grados y tipos de sociabilidad, desde las interacciones reproductivas hasta las sociedades complejas, es común que la mayoría de las aproximaciones sobre cognición social, tanto en libros de texto (Kramer et al., 2011; Kunda, 1999; Pennington, 2000) como en artículos especializados sobre el tema (Gallese et al., 2004; Jaegher et al., 2010; Lieberman, 2007), sean antropocéntricas, refiriéndose únicamente a la cognición social humana. Para esta perspectiva, lo más importante es comprender los procesos que permiten a los humanos hacer inferencias acerca de los procesos que ocurren en otros individuos, como sus intenciones, sentimientos y pensamientos, temas y conceptos relacionados con la psicología social y cognitiva, empleando aproximaciones de la psicología básica y experimental.

Si bien esta visión antropocéntrica de la cognición es dominante, los seres humanos somos solo una de las 8.7 millones

de especies vivas sobre la Tierra (Sweetlove, 2011) y, aunque somos una especie ultrasocial (Tomasello, 2014), no somos la única especie social, ni la única socialmente sofisticada. Todos los seres vivos son sociales en algún grado porque interactúan con individuos de la misma especie en alguna fase de su vida, ya sea porque se reproducen en el seno de una población, porque viven en grupos (temporal o permanentemente), porque interactúan en actos reproductivos durante ciertas épocas el año, o porque únicamente intercambian material genético. En todos los niveles de organización biológica, la historia evolutiva de genomas, de organismos multicelulares y sociedades, ha estado guiada por los aspectos fundamentales de la evolución social que son la cooperación y la competencia (Korb & Heinze, 2016).

Otras perspectivas comparativas, naturalistas y menos antropocéntricas sobre la cognición social, se refieren a esta como a los procesos cognitivos que subyacen a la conducta social, es decir, la relacionada con los conespecíficos (Ebstein et al., 2011), o a los mecanismos por medio de los cuales los animales adquieren, procesan, almacenan y actúan en respuesta a la información procedente de otros individuos de la misma especie (Bshary et



al., 2014; Seyfarth & Cheney, 2015). Incluso, se ha considerado que, dentro de la cognición social, también pueden incluirse interacciones entre miembros de diferentes especies, como el caso de los perros domésticos (Shettleworth, 2012). Estas perspectivas comparadas e integrativas, que incluyen el análisis de los mecanismos y funciones de la cognición en invertebrados y en vertebrados, han contribuido a cimentar una más sólida biología de la cognición social (Chittka et al., 2012; Emery & Clayton, 2009), y de la cognición en general, ya que la cognición ha sido definida o entendida a partir del ser humano (López-Riquelme, 2021).

El objetivo de este artículo es mostrar que la cognición social es un problema fundamentalmente relacionado con los diferentes grados y tipos de sociabilidad, por lo que las aproximaciones de estudio deben ser puestas en contexto de acuerdo con la evolución biológica y la diversidad social, cuestionando así, la visión antropocéntrica de la cognición social. De esta manera, a pesar de que el comportamiento social es común en todas las especies y aunque ha habido una gran tradición en el estudio del comportamiento social entre etólogos y naturalistas (Chauchard, 1956; Chauvin, 1968; Darwin, 1859; Sire, 1960; Tinbergen, 1964;

Wheeler, 1928; Wilson, 1975; Wynne-Edwards, 1962), el estudio de la cognición social y el del comportamiento social de los animales ha seguido caminos separados y aislados. Sin embargo, consideramos que actualmente estamos en un momento en el que esta tendencia debe cambiar y que ambos campos deben unificarse. Los estudios en comportamiento social nos han permitido comprender que las fuerzas evolutivas importantes recaen sobre las interacciones de cooperación y competencia, mientras que los estudios en cognición social nos muestran los mecanismos involucrados en dichas interacciones. Una perspectiva unificada del comportamiento y la cognición social permitirá sentar las bases para el entendimiento de la evolución de las habilidades cognitivas sociales de acuerdo con los tipos y grados de sociabilidad así como el entendimiento acerca de cómo se desarrollan dichas habilidades y producen el comportamiento social.

El programa antropocéntrico versus el programa ecológico en el estudio de la cognición.

Aunque considerarnos el centro de la creación ha sido fundamental para nuestra sobrevivencia a lo largo de la evolución, en el pensamiento científico, el



antropocentrismo es considerado un error (Kopnina et al., 2018; Murdy, 1975), fundamentalmente porque implica la visión de que el ser humano es especial, central y la entidad más importante y significativa del universo, y que todo debe ser interpretado y valorado en términos de los valores humanos, por lo que todas las cosas y criaturas pueden ser consideradas como medios para los fines humanos (Butchvarov, 2015).

Considérese, por ejemplo, que la mayor parte de la investigación en neurociencia está dirigida a la prevención y tratamiento de desórdenes cognitivos y afectivos en seres humanos, tales como ansiedad, depresión, adicción, esquizofrenia, desorden bipolar, epilepsia, entre otros (Bovenkerk & Kaldewaij, 2014; Grone & Baraban, 2015; Nestler & Hyman, 2010). No obstante que, debido al dolor y sufrimiento causados por estos desórdenes se justifica dicha investigación, y no se insinúa que se renuncie a ella, esto ha conducido a que toda la investigación institucional en neurociencia deba estar justificada como potencialmente aplicable y de relevancia biomédica (Clarac & Pearlstein, 2007), y presiona a los investigadores a elegir sistemas modelo de la función y disfunción humana. Forzar a los investigadores a concentrar todos los

esfuerzos y recursos al estudio de unos pocos sistemas nerviosos (ratones, ratas, monos y humanos) parece ser más una pérdida que una ganancia tanto práctica como filosófica (Marder, 2002).

Hay dos formas en las cuales los investigadores eligen sus sistemas modelo. La primera supone que cada organismo es el más adecuado para estudiar un fenómeno de particular interés y, por lo tanto, ventajoso como sistema modelo para responder preguntas conductuales y neurobiológicas. Supone que los seres vivos comparten problemas generales y que las soluciones, en forma de implementaciones neuronales, son, a su vez, generales. En la segunda, ya que cada especie debe enfrentar problemas ecológicos particulares, presenta soluciones particulares en forma de implementaciones neurales evolucionadas por selección natural que deben ser estudiadas como representantes de la diversidad de formas en las que la naturaleza y la evolución “resuelven” problemas específicos de sobrevivencia y reproducción. En resumen, tenemos dos tipos de modelos según el problema que queramos abordar: sistemas modelo ecológicos y sistemas modelo de los humanos. Teniendo esto claro, estaremos en posición no solo de responder mejor las preguntas conductuales y/o



neurobiológicas, sino, más importante, plantear mejores preguntas (López-Riquelme, 2021).

De acuerdo con lo anterior, podemos reconocer dos programas en el estudio de la cognición comparada: el programa antropocentrista (y antropomorfista) y el programa ecológico (Shettleworth, 2012). Estos programas difieren profundamente en sus perspectivas y fundamentos, por lo tanto, también en las preguntas que plantean, los procesos cognitivos que estudian y las especies que comparan. El programa antropocentrista es el estudio de la cognición animal en relación con el ser humano y el programa ecológico es el estudio de la cognición animal en su contexto ecológico y evolutivo.

El programa antropocentrista ha dominado la psicología y gran parte de la cognición comparada. A pesar de que este programa es comparativo, ha sido fundamentalmente antropocentrista y antropomorfista, ya que sigue el supuesto planteado por Darwin (1871) en “El origen del hombre y la selección en relación al sexo” que dice que las diferencias cognitivas entre hombres y animales son de grado y no de clase. Por ello, el programa antropocentrista tiene como objetivo la

búsqueda de evidencia de continuidad cognitiva entre humanos y animales no-humanos, lo cual puede producir explicaciones antropomórficas del comportamiento y cognición animal. El programa de investigación antropocentrista tiene las siguientes características de acuerdo con Shettleworth (2012):

1. Su principal interés es determinar que los animales pueden hacer lo que las personas hacen a través del diseño de tareas que involucran aspectos importantes de la cognición humana.
2. Es un programa de “demostraciones” y no de análisis teórico de procesos cognitivos: su objetivo es demostrar que los animales tienen capacidades cognitivas humanas.
3. Se interesa principalmente en las características comunes de los procesos cognitivos en diferentes especies, en lugar de la evolución de dichos procesos y su diversidad.
4. Implica (no necesariamente de manera consciente) la errónea perspectiva de la evolución lineal y progresiva, de especies inferiores a superiores, en la que los cerebros evolucionan aumentando su complejidad como resultado de la aparición de nuevas estructuras que se añaden a las viejas.



El programa antropocentrista deja de lado la riqueza cognitiva y conductual de las especies, ignorando que los procesos cognitivos han evolucionado en una diversidad de ambientes naturales, lo cual es fundamental para entender los principios generales y particulares de la cognición y su evolución.

Por otro lado, el programa ecológico analiza los mecanismos cognitivos de los animales que enfrentan y resuelven problemas ecológicamente importantes de sobrevivencia y reproducción (López-Riquelme, 2021). De acuerdo con Shettleworth (2012), el programa ecológico tiene las siguientes características :

1. Analiza el comportamiento y los mecanismos cognitivos que le subyacen, tomando en cuenta la historia natural.
2. Su objetivo es entender, no solo cómo funcionan los procesos cognitivos en las especies actuales, sino también por qué, en términos de función, los procesos cognitivos son como son y cómo podrían haber evolucionado.
3. Considera las relaciones evolutivas entre especies, por lo que se pueden comparar especies relacionadas que enfrentan demandas cognitivas divergentes o especies no relacionadas

que enfrentan demandas cognitivas similares.

4. Considera que los mecanismos cognitivos son adaptaciones evolucionadas que surgen de las demandas ambientales: la estructura del mundo ha moldeado las características generales de la cognición, por lo que esta se considera un fenómeno biológico.
5. La meta del programa ecológico es definir las demandas cognitivas del ambiente particular de cada especie y descubrir los mecanismos del procesamiento de información que han evolucionado “para enfrentarlos”.

En ocasiones puede ser difícil distinguir el programa antropocentrista del programa ecológico ya que, dado que el primero también es comparativo e incorpora la evolución (la visión lineal y progresiva), sus explicaciones aparentan ser compatibles con el programa ecológico. A pesar de que se ha reconocido la diferencia entre ambas perspectivas, la aproximación antropocentrista aún sigue vigente, tanto de manera consciente como no-consciente, y, aunque limitada y sesgadamente sea comparada, puede perder de vista que los mecanismos cognitivos son productos de la evolución biológica que enfrentan problemas ecológicos no-humanos. Hay dos



consecuencias fundamentales del programa antropocentrista en el estudio del comportamiento y la cognición social:

1. Que el concepto de cognición social se basa en el humano, ignorando o subestimando que la cognición social está ampliamente distribuida en el mundo biológico y que la humana es una forma altamente especializada.
2. Por lo anterior, pasa por alto, de manera implícita, que no hay una cognición social, sino muchas formas de cognición social dependientes del contexto ecológico, de la filogenia y del grado de sociabilidad de las especies. De esta manera, no todas las especies son equiparables en términos de cognición social y no cualquier especie social puede servir de modelo general de cognición social, mucho menos de la humana.

Desarrollo de la cognición social antropocentrista.

Desde sus inicios, la cognición social se ha considerado como todas las formas en las que las personas damos sentido a otras personas y a nosotros mismos (North & Fiske, 2012). Aunque el interés por los fenómenos sociales puede ser muy antiguo, la investigación en cognición social centrada en el humano proviene, primero,

de la revolución científica ocurrida entre 1950 y 1960 que vio el nacimiento de las ciencias cognitivas y, en segundo lugar, de dos fuentes fundamentales, la psicología cognitiva y la psicología social, subdisciplina interesada en la influencia del ambiente social sobre los pensamientos, sentimientos y comportamientos de las personas, que tomó fuerza a finales de los sesenta (Kruglanski & Stroebe, 2012).

La investigación en cognición social ha estado marcada por hitos fundamentales como el caso de Phineas Gage que ayudó a comprender las funciones de la corteza frontal en la regulación del comportamiento y la personalidad, así como los estudios de Paul Broca sobre la localización del lenguaje, y los estudios de Brodmann sobre los mapas corticales (Domanski, 2013; Loukas et al., 2011; Ratiu, et al., 2004). Durante gran parte del siglo XX, el estudio de la cognición se vio dominado por el conductismo (que más tarde fue muy criticado) y por la psicología Gestalt. Además, durante la década de 1930 se fundó la psicología social experimental y, posteriormente, comenzaron a emerger otras teorías que intentaron explicar distintos fenómenos psicológicos relacionados con la conducta social y emocional, como la teoría del equilibrio social de Fritz Heider (Heider & Benesh-



Weiner, 1988) y la teoría de la disonancia cognitiva de Leon Festinger (1962). En paralelo, también hubo avances tecnológicos fundamentales, como el desarrollo del electroencefalograma en humanos por Hans Berger hacia finales de 1930 (Haas, 2003).

La década de los cincuenta fue de suma importancia para la consolidación de las ciencias cognitivas (North & Fiske, 2012), pero el estudio de la cognición social en particular comenzó a ser relevante después de la década de los sesenta cuando se propusieron las teorías de atribución y cuando Ulric Neisser publicó su libro "Psicología Cognitiva" (Neisser, 1967), lo que marcó el nacimiento de la disciplina del mismo nombre. En sus inicios, la psicología cognitiva se enfocó en procesos cognitivos de bajo nivel como la atención y la percepción, en lugar de procesos de alto nivel, como la memoria y los juicios, pero hacia mediados de la década de los setenta ocurrió una revolución que produjo nuevas perspectivas teóricas y metodológicas acerca del funcionamiento de la cognición social. Esta revolución estuvo marcada por el inicio formal de las ciencias cognitivas, constituidas, según Miller (1990), por seis disciplinas (neurociencias, psicología, lingüística, ciencias de la computación,

antropología y filosofía) involucradas en el estudio de la cognición.

Otros avances teóricos y metodológicos que marcaron esa época fueron la demostración del efecto de cebador social en la realización de tareas y el modelo del "avaro cognitivo" sobre la toma de decisiones sociales y sus implicaciones en términos de cooperación y reciprocidad. Asimismo, se realizaron importantes desarrollos en la tecnología de imagenología, como la tomografía por emisión de positrones (PET), de resonancia magnética (MRI) y de resonancia magnética funcional (fMRI) que nos permiten correlacionar un sustrato neuronal con los fenómenos psicológicos. Fue hasta la década de los noventa que, a partir de los trabajos de Cacioppo y Bernston, se comenzó a emplear el término "neurociencia social" dando origen al estudio de las bases neurobiológicas de la cognición social (Cacioppo et al., 2012); además, en esa misma década, varios grupos publicaron estudios sobre las neuronas espejo en monos (Heyes & Catmur, 2021). Posteriormente, en 2001 se llevó a cabo la primera "Conferencia sobre la Neurociencia Social" en la Universidad de California, y en 2003 se fundó la Red Internacional de Cognición Social (International Social Cognition Network:



ISCON) con el propósito de promover el avance del estudio de la cognición social. A partir de la década de 2010, los estudios de neurociencia social cognitiva (principalmente de imagenología) se han intensificado, generando una socio-revolución en la que todos los estudios en cognición social involucran análisis en algún nivel neurobiológico, incluyendo estudios en el área de la neurociencia cultural (North & Fiske, 2012).

Cognición social y evolución: el camino hacia una perspectiva ecológica y evolutiva.

Aunque la neurociencia social significó un desarrollo fundamental en el estudio de los mecanismos neurobiológicos de la cognición social, avances sustanciales fueron proporcionados por la incorporación gradual de la biología evolutiva, marcando el rumbo hacia la cognición social comparada. Esto favoreció la incorporación de la perspectiva ecológica, comparada, del desarrollo y evolutiva, en el campo de las ciencias cognitivas (Beran et al., 2014).

El desarrollo de la investigación en cognición social se revolucionó desde el desarrollo de la psicología evolucionista y los avances tecnológicos en neurociencia. Sin embargo, aunque comparada, puede

resultar antropocentrista, como se mencionó anteriormente. El origen de la psicología evolucionista se remonta a la publicación de “El origen de las especies”, libro en el que Darwin (1859) aseguraba que la psicología podría ser refundada a partir de una perspectiva evolutiva. Posteriormente, con el desarrollo de la etología por parte de Lorenz, Frisch y Tinbergen, emerge la biología evolutiva moderna y se sientan las raíces de la psicología evolucionista (Smith, 1990). Hacia las décadas de los sesenta y setenta, con la publicación de los artículos sobre la evolución social y la aptitud inclusiva de Hamilton (1964) y la teoría de la reciprocidad de Trivers (1971), se establecen las bases evolutivas y genéticas de los problemas sociales a los que se enfrentan los animales sociales y las estrategias psicológicas y cognitivas que han adoptado para resolverlos.

No es sino hasta la publicación de “Sociobiología: la nueva síntesis” y “Sobre la naturaleza humana” de Wilson (1975, 1978), que surge una perspectiva unificada sobre la evolución del comportamiento social, y sus implicaciones cognitivas en los animales y en los humanos, la cual genera un cambio radical en la psicología y marca el momento del nacimiento de la psicología evolucionista. A inicios de la década de los



ochenta se desarrolló la teoría de la mente de Premack y Woodruff (1978) y la hipótesis de la inteligencia maquiavélica de Byrne y Whiten (1988) y de Waal (1982) sobre la manipulación social en los primates. Posteriormente, con la publicación de “La mente adaptada: psicología evolucionista y la generación de la cultura” de Barkow, Cosmides y Tooby (1992), surge formalmente la psicología evolucionista a partir de la sociobiología, la ecología de la conducta y la etología, modificando definitivamente el curso de la investigación en el comportamiento social, la psicología cognitiva y la cognición social humana (DeKay & Shackelford, 2000), e iniciando el rumbo para una cognición social más amplia y comparada.

En el transcurso de esas décadas se publicaron otros trabajos importantes para la cognición social. En 1985 Michael S. Gazzaniga publicó el libro “El cerebro social” en el que revisa los aspectos sociales y los principios básicos de la organización y función cerebral, así como los efectos emocionales, sociales y comunicativos del daño en los hemisferios cerebrales y después de la comisurotomía. En 1998, el antropólogo Robin I. Dunbar propuso la hipótesis de los cerebros sociales a partir del descubrimiento de que el tamaño cerebral de los primates en relación con el

tamaño de sus cuerpos, es inusualmente grande. Esta hipótesis argumenta que los primates en particular, y los animales sociales en general, “requieren” cerebros grandes debido a que la vida social de estos animales es compleja. Fue formulada para explicar y entender las capacidades únicas del ser humano a partir de las características conductuales y cerebrales compartidas con los primates. Como una de las especies más sociales del planeta, los humanos evolucionamos un cerebro y una biología especializada para la vida social que incluye: la predicción de las intenciones de los demás para anticiparse y actuar de manera adaptativa, la formación y mantenimiento de reconocimiento social, vínculos, alianzas y coaliciones, el desarrollo de sistemas de comunicación sofisticados, y de decepción y razonamiento acerca de los estados mentales de los otros (Cacioppo et al., 2006). Actualmente, se considera que la cognición social humana es especial en tres aspectos: 1) la capacidad de cambiar la experiencia consciente propia a lugares y tiempos fuera del aquí - y - ahora, y al punto de vista de otro individuo; 2) la asociación de nuestra evaluación de los demás con fuertes emociones morales que motivan aspectos particulares del comportamiento social, como el castigo altruista, y 3) la capacidad de usar estas



habilidades de manera flexible de acuerdo al contexto a través de intervalos de tiempo considerables y, con la ayuda de la memoria episódica, dar seguimiento a un gran número de individuos y su comportamiento pasado (Adolphs, 2009). No hay duda alguna acerca de la naturaleza social de los seres humanos: ningún infante humano sobreviviría fuera de un grupo social que le proporcione cuidado, nutrición y cultura. Los aspectos biológicos y sociales forman una misma unidad evolutiva; genes y cultura han coevolucionado desde el establecimiento de las sociedades humanas sedentarias que crearon un nicho socio-cultural (Ellis, 2015), pero solo recientemente hemos comenzado a explorar estos fenómenos.

Cognición social comparada.

La cognición comparada es un campo interdisciplinario de investigación cuyo objetivo principal es entender cómo evoluciona la cognición, es decir, entender tanto la diversidad de mecanismos neuronales-computacionales como identificar los cambios genéticos necesarios para producir cambios evolutivos en las funciones cognitivas (Chittka et al., 2012). Es fundamental para entender los principios de la cognición social y de los cerebros sociales y cómo han evolucionado.

Para comprender su naturaleza última, es necesario determinar, por un lado, qué características de los cerebros están correlacionadas con las diferencias conductuales entre los animales de un grupo de la misma especie y de diferentes especies en su ambiente natural y, por el otro, qué comportamientos son suficientemente relevantes para buscar diferencias cognitivas y neurales. No es, como se ha dicho en repetidas ocasiones, el estudio de la inteligencia animal, ya que no hay tal cosa como una "inteligencia animal general".

Como con cualquier característica fenotípica, el estudio de la evolución de la cognición (como una adaptación) implica el empleo de métodos filogenéticos y de la biología evolutiva para determinar si ciertas capacidades cognitivas se relacionan con la historia de vida, morfología o la socio-ecología. Esta perspectiva comparada debe incluir análisis neurobiológicos y genético-moleculares que permitan identificar las características neuronales y genéticas que restringen la variación cognitiva, ya que, frecuentemente, incluso pequeñas diferencias genéticas en los circuitos neuronales generan importantes cambios cognitivos (Chittka et al., 2012). Entenderemos lo cognitivo como la forma



en la que el comportamiento se encuentra organizado de acuerdo con reglas de procesamiento de información, significación biológica y generación de conductas adaptativas y flexibles, esto es, el comportamiento se encuentra organizado cognitivamente (López-Riquelme, 2021).

La publicación de los libros “El origen del hombre y la selección en relación al sexo” y “La expresión de las emociones en el hombre y los animales” de Darwin (1871, 1872) constituyó un hito fundamental en la historia de la cognición comparada, la cual se originó a partir del supuesto de que los atributos, las capacidades y los procesos cognitivos son compartidos entre las especies debido a la historia filogenética común. Aunque esta perspectiva se ha basado en la evolución y la comparación, en general, se ha convertido en el programa antropocentrista de demostraciones. Aunque muchos otros trabajos comparativos fueron publicados en esa época (Hobhouse, 1901; Mills, 1899; Romanes, 1882, 1883; Thorndike, 1898, 1911; Washburn, 1908) y posteriormente, hacia mediados del siglo XX hubo un aumento en el número de publicaciones sobre psicología animal pero un importante descenso en el número de especies estudiadas, así como el dominio de la perspectiva antropocentrista (Beach,

1950). Las siguientes décadas apenas cambiaron esta tendencia, ya que la mayoría de los estudios sobre cognición comparada usaban a las ratas de laboratorio como modelo animal (Beran et al., 2014). Después de 1990 hubo un florecimiento de la cognición comparada, pero, a pesar de que relativamente aumentaron las especies estudiadas, estos estudios no estuvieron bien fundamentados en la teoría evolutiva debido a que solían implicar la perspectiva lineal y progresiva, además de que la mayoría de esas comparaciones se realizaban con los humanos (Shettleworth, 1993). Aunque esta perspectiva sigue siendo dominante, las últimas décadas han sido muy interesantes y estimulantes, ya que se comienza a hacer más investigación desde la perspectiva ecológica para estudiar la relación entre capacidades cognitivas y sus funciones en la naturaleza (Shettleworth, 2009).

Actualmente, no solo hay una mayor variedad de especies en los trabajos sobre cognición comparada, sino que este campo cada vez es más interdisciplinar (ecólogos de la conducta, biólogos de campo, psicólogos del desarrollo, neurocientíficos del comportamiento, primatólogos, etc.), integrativo y basado en marcos teóricos mucho más amplios, lo que permite



plantear y probar de mejor manera hipótesis cognitivas. De acuerdo con Shettleworth (2009), pueden identificarse tres principales aspectos cognitivos que aborda la investigación contemporánea en cognición comparada: procesos básicos (como el aprendizaje y la memoria), cognición del entorno físico (como la navegación espacial o la cognición numérica) y cognición social.

La cognición social en los animales es un tema recurrente y dominante en la cognición comparada. Aunque, como ya se ha mencionado, la investigación en cognición social ganó impulso a partir de los estudios sobre la sociabilidad en primates no-humanos debido principalmente al interés en la cognición humana (particularmente la teoría de la mente), durante las últimas décadas, la cognición social se ha convertido en un gran campo de integración interdisciplinar que ha incluido la investigación de una gran diversidad de especies y de aproximaciones teóricas y experimentales (Beran et al., 2014).

Cooperación y competencia: las fuerzas básicas de las interacciones sociales.

Cooperación y competencia son dos poderosas fuerzas que moldean la dinámica interna de los grupos sociales, así como su dinámica frente a otros grupos. La vida en

grupo intensifica dos fuerzas opositoras: una, la proximidad exagera el conflicto por los recursos locales, y dos, la cooperación con los vecinos puede mejorar la eficacia del grupo haciéndolos fuertes frente a otros grupos. En todos los niveles, de los genes a las sociedades complejas, cooperación y competencia son dos fuerzas que deben resolverse debido al conflicto de interés entre unidades de selección (Lachmann et al., 2003). Considérese que, dentro de una sociedad, la única forma de obtener algún recurso es a través de interacciones sociales, de manera que, aunque pueda haber fuerte competencia interna, los vínculos cooperativos mantienen unidos a los grupos. Por ello, la estructura interna de una sociedad depende de manera importante de las restricciones ecológicas que determinan el nivel de competencia por recursos tanto dentro del grupo como entre grupos (Firth, 2007). Por tanto, el grado de cooperación varía entre especies: en algunas se reduce a las conductas de apareamiento, pero en otras, la cooperación con otros individuos ha evolucionado hacia una vida dependiente de interacciones sociales.

Cuando las interacciones con otros conespecíficos resuelven problemas que no se pueden resolver en solitario, las especies pueden evolucionar habilidades sociales



que favorecen la cooperación, de manera que las características de una especie, incluyendo la cognición, evolucionan hacia el dominio social y, como consecuencia, surgen especies socialmente complejas (Cahan et al., 1999; Hamilton et al., 2009; Hernández et al., 2019; Korb & Heinze, 2016; Varela et al., 2020). Esto permite hacer frente a problemas ambientales, como la depredación, la adquisición de recursos, la necesidad de refugio, la presencia de parásitos, entre otros. Sin embargo, las relaciones sociales generan conflictos de intereses entre individuos que pueden ser resueltos mediante estrategias de cooperación o egoístas.

No obstante que cooperación y competencia son aspectos fundamentales de la vida en sociedad, solo se vuelven fundamentales como factores de selección en la evolución social cuando los individuos viven permanentemente en grupo. Aunque la vida en sociedad tiene muchas ventajas derivadas de la cooperación, las cuales finalmente mejoran la sobrevivencia y la reproducción, también, dado que las sociedades agrupan una multitud de individuos de la misma especie, implican desventajas debidas a la competencia por recursos y pareja reproductiva (Wilson, 2000). El éxito social individual dentro de una sociedad depende de las relaciones

sociales, las cuales implican la evaluación del comportamiento de los otros para saber cuándo es importante la negociación, la competencia, la cooperación y la reciprocidad.

Complejidad social y sofisticación cognitiva.

En la historia de la cognición social, el estudio de los primates sociales ha constituido una pieza fundamental, ya que, históricamente, el origen de la “inteligencia primate” siempre se ha considerado esencial para entender la evolución de la cognición humana. Precisamente, fue a partir del estudio de los primates no-humanos que se han desarrollado los principales avances teóricos acerca de las funciones y mecanismos de la cognición social. La idea central se conoce como hipótesis de la complejidad social.

Ya que para los animales que viven en sociedades el principal ambiente es el social, y este es sumamente complejo por su dinámica, es importante que los individuos sean capaces, a partir de diversas señales comunicativas, de discriminar entre individuos, transmitir diversos mensajes acerca de tendencias conductuales o contextos ambientales, expresar una amplia variedad de estados emocionales y motivacionales, o una combinación de



todos ellos (Freeberg et al., 2012). Se supone que la especialización social de la cognición es necesaria debido a que la información social es más demandante y mucho más dinámica que la información no-social. En realidad, una de las cuestiones más controvertidas es si los estímulos sociales son procesados de manera diferente a aquellos considerados no sociales debido a su mayor complejidad y menor predictibilidad (Seyfarth & Cheney, 2015).

La hipótesis de la complejidad social se basa en el supuesto de que el ambiente social es tan complejo y cambiante que proporciona retos cognitivos muy sofisticados debido a la naturaleza dinámica y difícil de predecir de las interacciones sociales. De acuerdo con esto, el ambiente social constituye una presión de selección que favorece la evolución de cerebros especializados en el procesamiento de información social (Adolphs, 2001; Seyfarth & Cheney, 2015), y capaces de tomar decisiones acerca de cooperar o competir con conespecíficos evaluando sus tendencias conductuales y, así, poder maximizar los beneficios o minimizar los costos (Kummer, 1978). En conjunto, estas estrategias y habilidades evolucionadas que les permiten a los animales desenvolverse en el mundo social,

se conocen como inteligencia social (Humprey, 1976) o cognición social (Emery & Clayton, 2009): el conjunto de procesos cognitivos que subyacen al comportamiento social (Ebstein et al., 2011) y que implica conocimiento acerca de los conespecíficos, de sus interacciones y relaciones sociales propias y de otros individuos (Seyfarth & Cheney, 2015), así como el aprendizaje sobre esas interacciones (Shettleworth, 2012).

La capacidad cognitiva para “navegar” en la complejidad del mundo social en los primates y “manipular” a los otros para fines propios ha sido llamada inteligencia maquiavélica, primero por Frans de Waal (1982) y después por Byrne y Whiten (1988). Premack y Woodruff (1978), sugirieron que los chimpancés son capaces de hacer predicciones y entender los propósitos de otros individuos (Krupenye & Call, 2019) y, con esta evidencia, propusieron la teoría de la mente. La idea central de la teoría de la mente es que los individuos que viven en sociedad son capaces de imputar estados mentales y emocionales a sí mismos y a otros a partir de inferencias observables, de manera que emplearían esta información, procesada en sistemas especializados, para hacer predicciones acerca del comportamiento de los otros. Además de la



teoría de la mente, hay otra teoría o modelo que explica la organización y función de la cognición social llamada teoría de la simulación (Adolphs et al., 2000), la cual propone que los animales sociales son capaces, a partir de sus propios estados mentales como modelo, de imaginar y simular los estados mentales de otros. De esta manera, los chimpancés, otros primates y principalmente los humanos, tendrían la capacidad de atribuir estados mentales (creencias, intenciones, deseos, emociones, conocimiento, etc.) a otros individuos. Se cree que esta capacidad es tan importante para los animales sociales, particularmente los humanos, que cualquier déficit o alteración en las vías de procesamiento podrían tener consecuencias graves en la sobrevivencia de los individuos por lo que, además, podrían ser la base de trastornos humanos tales como los desórdenes del espectro autista, esquizofrenia, adicciones y daños cerebrales diversos (Korkmaz, 2011).

Las dos hipótesis implican que los animales sociales pueden realizar evaluaciones complejas y sofisticadas acerca del comportamiento de los otros a través de los procesos fundamentales en los que está involucrada la cognición social: a) predecir o inferir el comportamiento de otros individuos, b) conocer los estados

internos de uno mismo, c) controlarse a sí mismo, d) comportarse de acuerdo al contexto social y al comportamiento de los otros y el propio (Lieberman, 2007). Estas capacidades, les permiten a los animales sociales reconocer, manipular, recordar y comportarse de acuerdo con estímulos sociales en situaciones sociales determinadas, lo que incluye capacidades perceptivas, motivacionales y afectivas sociales (Villarroya & Argimon, 2007). Para lograrlo, los animales sociales emplearían los principales componentes de la cognición social (Happé et al., 2017): a) afiliación y motivación social, b) reconocimiento individual, c) reconocimiento de acción social e imitación, d) reconocimiento de emociones, e) empatía, f) atención a estímulos sociales, g) aprendizaje social, y h) teoría de la mente.

Por lo tanto, para poder desenvolverse en el mundo social, los animales requerirían de estrategias cognitivas complejas y flexibles que les confieran la capacidad para reconocer, manipular y comportarse de acuerdo con estímulos sociales (como género, parentesco, estatus social, tendencias conductuales individuales, etc.), haciendo inferencias sobre lo que pueden hacer los otros en contextos específicos. Así, la función principal de la cognición social es predecir el comportamiento de los otros



durante las interacciones sociales (Frith, 2007) a partir del comportamiento de otros individuos, incluyendo las respuestas emocionales (López-Riquelme & Delgado-Villalobos, 2021). Estas especializaciones cognitivas han producido cerebros grandes y especializados en el procesamiento de información social. Este es el fundamento de la hipótesis de los cerebros sociales (Dunbar, 1998; Gazzaniga, 1985) que argumenta que los primates en particular, y los animales sociales en general, “requieren” cerebros grandes debido a que la vida social de estos animales es compleja. En particular, Dunbar (1992, 1993) demostró que es el tamaño de la neocorteza el que es desproporcionadamente grande en primates sociales que viven en grupos grandes y estables, por lo que sería la principal región cerebral que ha coevolucionado con la complejidad social. El grado de especialización, puede llegar a ser tan alto que gran parte del cerebro es monopolizado para el procesamiento de información social haciendo que el cerebro crezca. Por convergencia evolutiva, en mamíferos no emparentados directamente con los primates, pero que viven en sociedades, como las ballenas, delfines y leones, la neocorteza ha llegado a ocupar entre el 60 y el 80% de sus cerebros (Murray et al., 2019). Incluso, se ha

sugerido que el llamado modo por defecto (“*default mode*”) se encuentra especializado en procesar todos los estímulos sociales (Adolphs & Spezio, 2009), ya que muchas estructuras implicadas en el procesamiento de información social (como la corteza prefrontal medial) que se activan durante el reposo, también se activan en respuesta a estímulos sociales, pero se desactivan cuando se procesan estímulos no-sociales (Mitchell et al., 2002; Raichle et al., 2001). Esto no significa que los problemas ecológicos no sean importantes para los animales sociales, sino que estos son resueltos a través de la sociedad (Dunbar & Shultz, 2007); incluso, evidencia reciente ha implicado al dominio social como un gran desafío evolutivo que impulsa la capacidad de resolución de problemas generales en los mamíferos (Byrne & Bates, 2007).

Sociabilidad, evolución y cognición: ¿qué es complejidad ambiental y cognitiva?

Uno de los problemas fundamentales de la hipótesis de la complejidad social y la del cerebro social es qué tan generalizables son en términos comparativos respecto a la diversidad biológica, ya que el concepto de complejidad no ha sido claramente definido. Por lo tanto, las correlaciones entre complejidad social, demandas



cognitivas y tamaño del cerebro deben realizarse de manera cautelosa para saber qué es comparable cuando se compara en cognición social entre diferentes especies.

Aunque decidir cuándo competir o cooperar es el fundamento de la vida en grupos estables y permanentes, no todos los grupos son iguales ni las formas específicas en que se resuelven los conflictos. Plantear preguntas sobre una “inteligencia animal general” puede ser tanto antropocéntrico como antropomórfico: ¿pueden los animales hacer lo que los humanos hacen? ¿aprenden los humanos más rápido que los animales?. Comparar el desempeño conductual y cognitivo debe considerar tanto los mecanismos cognitivos y neurales subyacentes como su función en un ambiente particular para no incurrir en antropocentrismo ni antropomorfismo (López-Riquelme, 2021).

Cerebro, circuitos neuronales y cognición: ¿Qué es comparable cuando se compara la cognición?

La perspectiva ecológica de la cognición social comparada tiene como objetivo entender cómo evoluciona la cognición bajo determinados patrones de selección en

ambientes sociales específicos, y cómo las variaciones genéticas entre los individuos de la misma o de diferentes especies producen características cognitivas y neurales específicas. De esta manera, pueden trazarse filogenias conductuales y cognitivas que permitan hacer inferencias sobre homologías y convergencias de los mecanismos cognitivos y neuronales. La comparación es fundamental en el entendimiento de la relación: sustrato heredable – desarrollo de sistemas nerviosos y circuitería neuronal – reglas cognitivas de procesamiento – reglas de comportamiento – consecuencias adaptativas del comportamiento. Para ello, es necesario estudiar las diferencias en estructura y fisiología de los cerebros entre animales cercanos y distantes para entender cómo los sistemas nerviosos resuelven problemas sociales, y demostrar características comunes o diferentes, es decir, cómo surgen por convergencia mecanismos cognitivos sociales similares a partir de mecanismos moleculares y neuronales distintos. No obstante la importancia de las divergencias especie-específicas, es también fundamental el estudio de principios compartidos y conservados de funcionamiento en diferentes niveles de organización y entre especies (Bullock, 1993).



Pero, ¿qué comparar y en qué condiciones? A pesar de la gran cantidad de información acerca del aumento del volumen de la neocorteza y de la corteza frontal en los primates (Freiwald, 2020; Semendeferi et al., 2002) desde los trabajos de Dunbar, y considerando que el ambiente y las interacciones sociales constituyen estímulos complejos, debemos buscar en diversos niveles de análisis los correlatos neurales de la complejidad cognitiva en relación con el ambiente social, y no solo en macroestructuras. Esto es porque, aunque diversos comportamientos especie-específicos sean claramente distinguibles, no necesariamente implica que haya nuevos niveles de complejidad cerebral, es decir, puede haber especialización, pero no un aumento en complejidad. De la misma manera, aunque también pueda encontrarse que la evolución de nuevos taxones superiores haya producido grupos que presentan nuevas características y un nuevo nivel de complejidad, no necesariamente están especializados (Bullock, 1993). Sin embargo, los nuevos comportamientos evolucionados pueden compartir arquitectura, estructuras y vías neurales comunes y homólogas. Esto se debe a que, aunque es común que evolucionen comportamientos especie-específicos, los sistemas nerviosos tienen

restricciones y sesgos filogenéticos (Katz, 2011).

Como tanto la reorganización macroscópica como los cambios a nivel neuronal pueden estar involucrados en las diferencias intra- e inter específicas, es importante analizar todos los niveles, tamaño de los cerebros, anatomía de estructuras, estructuras macroscópicas y circuitería neuronal, correlacionadas con capacidades cognitivas y ambientes particulares (grados y tipos de sociabilidad), puesto que grandes innovaciones conductuales y cognitivas pueden ser generadas por pequeños ajustes en la circuitería neuronal, difíciles de detectar con técnicas de anatomía gruesa o de imagen (Chittka et al., 2012). Por tanto, es necesario considerar la importancia de las aproximaciones bottom-up en la evolución de la cognición, ya que, incluso capacidades cognitivas complejas, como la teoría de la mente, pueden estar constituidas por una plétora de procesos en los que participan estructuras corticales homólogas en primates y humanos (de Waal et al., 2010). Por lo anterior, es plausible suponer que, durante la evolución social, no necesariamente se originaron estructuras nuevas para el procesamiento de información social, sino que dichos procesos evolucionaron de las mismas



estructuras involucradas con la percepción, cognición y el comportamiento que resolvían problemas ecológicos y que fueron exaptadas en el contexto social con su consecuente aumento de tamaño, tal y como se ha sugerido para los insectos sociales (Farris & Schulmeister, 2011).

Complejidad ambiental y retos cognitivos.

El supuesto principal de la hipótesis de los cerebros sociales y la inteligencia social es que el ambiente social es tan complejo que implica presiones de selección que producen complejidad y especialización cognitiva. Diversos estudios (Dunbar, 1998; Barton & Dunbar, 1997; Dunbar & Bever, 1998; Shultz & Dunbar, 2006) señalan que las variaciones en el tamaño y las proporciones del cerebro se pueden vincular con las capacidades cognitivas de diferentes especies, y las correlaciones con la socioecología pueden dar pistas sobre los orígenes evolutivos de estas especializaciones. Por ejemplo, en primates no-humanos, insectívoros, carnívoros, ungulados, murciélagos y cetáceos, se encontró un patrón común en la relación entre el tamaño del cerebro y el tamaño del grupo típico de la especie: cuanto más grande es el grupo, más grande es el cerebro. En general, se han encontrado

correlaciones más estrechas entre el tamaño del grupo social y la neocorteza (Byrne & Bates, 2007). Por lo anterior, en general, complejidad social o grado de sociabilidad se ha considerado como dependiente del tamaño del grupo: menor tamaño del grupo = menor sociabilidad; y, mayor sociabilidad = mayor tamaño del grupo. Es decir, el concepto de sociabilidad se considera como escalable de manera continua a partir del número de individuos que componen un grupo y, de la misma manera, la complejidad cognitiva sería una función también escalable y continua del número de individuos. El supuesto en el que se basa esta lógica es que si existen problemas que surgen de la interacción entre individuos del grupo, entonces la severidad de dichos problemas debería aumentar linealmente con el número de individuos que lo conforman (Byrne & Bates, 2007).

Considerando todos los componentes de complejidad dinámica involucrados en las interacciones y relaciones interindividuales dentro de la estructura social, los individuos de una sociedad deben ser capaces de reconocerse entre ellos, recordar interacciones pasadas con otros individuos en términos de cooperación y reciprocidad, evaluar estas interacciones y predecir los resultados,



responder adecuadamente a las relaciones de terceros dentro de un grupo, tomar decisiones de acuerdo con esta información, evaluar y gestionar el comportamiento de los miembros del grupo con flexibilidad y eficacia (Freeberg et al., 2012). Debido a que todas las posibilidades de interacción pueden tener costos y beneficios, estos deben ser evaluados por los individuos (López-Riquelme, 2021). Por tanto, el número de individuos puede resultar importante en términos de retos sociales cognitivos, puesto que, recordar a los individuos así como sus tendencias conductuales para poder predecirlas y construir una red de aliados confiables así como recordar a los individuos con los que se tiene conflicto, supone no solo una carga para los sistemas involucrados en la memoria sino también para otros muchos procesos cognitivos como la toma de decisiones, las emociones, etc., (Byrne & Bates, 2007). Además, el tamaño del grupo, como un determinante de la complejidad social, puede tener efectos importantes en la cohesión, composición, patrones de asociación, sesgos reproductivos, ya que, al aumentar el tamaño del grupo, puede disminuir la cohesión espacio-temporal favoreciendo la dinámica de fisión-fusión debido a que los individuos tienen más opciones para distribuirse socialmente. Es

más, los grupos grandes también tienen el potencial para estructurarse en niveles o subunidades múltiples (Kappeler, 2019).

No obstante lo anterior, la sola escalabilidad del número de individuos no incluye a toda la diversidad de tipos de grupos sociales ni a todos los problemas específicos que los individuos deben resolver dentro de ellos para obtener recursos o reproducirse. Aunque el concepto de complejidad social es la base de los supuestos de la cognición social, puede no ser del todo claro, ya que un sistema social complejo no solo implica el número de individuos, sino también sus interacciones frecuentes con diferentes individuos en diferentes contextos o las interacciones repetidas con los mismos individuos a largo plazo (Freeberg et al., 2012). Asimismo, también es importante la forma en cómo están estructuradas y organizadas esas interacciones y relaciones dentro de la sociedad (Wilson, 2000). Por lo tanto, la estructura social de un grupo (el grado en que los sexos se encuentran relacionados, las proporciones de sexos, la naturaleza de las jerarquías de dominancia, los patrones de diversas interacciones entre individuos como el aloaseo, etc.) representa cómo se manifiestan y balancean las fuerzas cooperativas y competitivas dentro de un grupo. Hinde



(1976) propuso un modelo de tres niveles de estructura social, emergentes e irreducibles, a partir de los cuales se puede determinar la complejidad de una sociedad:

- 1) Interacciones entre individuos. Lo que individuos específicos hacen juntos en un momento dado constituye los elementos básicos de la estructura social. Depende de las propensiones conductuales de cada individuo (psicológicas, fisiológicas, etc.).
- 2) Relaciones entre individuos. Implican el patrón de las interacciones (frecuencia, cualidad, etc.) entre dos individuos o más en el tiempo. Constituyen patrones generalizados de comportamiento influenciados por la historia de interacciones y por las expectativas para interacciones futuras basadas en procesos afectivos y cognitivos.
- 3) La estructura social de los grupos. Es un nivel mayor de complejidad que implica los patrones totales de relaciones e interacciones dentro de una sociedad (la naturaleza, cualidad y patrón de las relaciones entre individuos). Implica: 1) la calidad, contenido y patrón de las relaciones, 2) generalizaciones derivadas de dicha calidad, y 3) los principios organizacionales de una sociedad; dentro de estos principios se encuentran: i) relaciones entre clases o

tipos (edad, sexo, etc.), ii) relaciones entre parientes, iii) el estatus y jerarquías de dominancia y, iv) principios relacionados con las instituciones.

A pesar de que esta estructura social es estable, es también dinámica y fluida, es decir, una estabilidad dinámica, como lo es un equilibrio dinámico en el que la apariencia de estabilidad la proporcionan los cambios contingentes y el ajuste de las interacciones (Barrett et al., 2007).

Se han realizado muchos intentos de clasificar las sociedades en clases o grados de acuerdo con diferentes características para determinar el nivel de complejidad de cada una, pero este concepto no ha sido consensuado. Por ello, es fundamental tener claro el concepto de complejidad social. Para diversos autores (Byrne & Bates, 2007; Dunbar & Bever, 1998; Freeberg et al., 2012), la complejidad social se relaciona directamente con el número de individuos interactuantes, los diferentes tipos de roles sociales que los individuos pueden desempeñar y la naturaleza, frecuencia y diversidad de las interacciones de esos individuos en el tiempo. Según Wilson (1975), las siguientes características sociales deben ser consideradas para determinar la



complejidad de una sociedad: 1) tamaño del grupo, 2) distribución demográfica (que debe incluir grupos de edad, sexo, etc.), 3) cohesividad, 4) cantidad y patrón de interacciones y comunicación, 5) permeabilidad a miembros de otros grupos o sociedades, 6) compartimentación o capacidad para que se formen subgrupos que funcionen como unidades discretas, 7) división del trabajo o diferenciación en roles de los individuos dentro del grupo, 8) la integración del comportamiento de los individuos o subgrupos que forma el comportamiento como unidad del grupo, 9) propiedades de los sistemas de comunicación de la sociedad que incluye el flujo de información, y 10) fracción del tiempo que los individuos dedican al comportamiento social.

Recientemente, considerando la diversidad de grados, tipos y estructura de las sociedades en el mundo natural, Kappeler (2019) propuso cuatro grandes grupos en los que estas características pueden organizarse para el estudio y determinación de la complejidad de una sociedad: 1) organización social (se incluyen características del tamaño del grupo y composición), 2) estructura social (contenido, calidad y patrón de las interacciones y relaciones sociales, así como el sistema de comunicación), 3)

sistema de apareamiento (identidad y promedio de hembras y machos), y 4) sistema de cuidados (si hay o no cuidado cooperativo de la cría y la identidad de los individuos que la realizan). Como puede apreciarse, aunque los problemas de cooperación y competencia siguen siendo el fundamento de las interacciones sociales, estos no necesariamente se manifiestan de la misma forma en los diferentes tipos de sociedades, por lo que las capacidades cognitivas involucradas pueden tener elementos comunes, pero también diversos. A pesar de la relevancia de esta relación en el entendimiento integral y ecológico de la cognición social de acuerdo con la diversidad de formas de organización social, aún no se ha establecido claramente y su estudio recién ha comenzado.

Conclusión

A diferencia de la perspectiva antropocéntrica, en la cual las capacidades socio-cognitivas del humano son el punto de partida para evaluar la “inteligencia social” en otras especies, la perspectiva ecológica se centra en la relación que hay entre las habilidades sociales que poseen las especies y los problemas socio-ambientales a los cuales se han enfrentado a lo largo de su evolución. Presiones selectivas como la reproducción, la



depredación, la disponibilidad de recursos y refugio, entre otras, promueven la evolución de estrategias cooperativas o pro-sociales cuando la resolución de problemas es más eficiente en conjunto que en solitario, lo que significa que existe una presión de selección sobre los mecanismos cognitivos que les permiten a los animales interactuar de maneras más eficientes con sus conespecíficos. En este sentido, existe una relación directa entre el grado de complejidad social, el cual se compone de diversas variables como tipo de sociedad, sistema de apareamiento, cuidado de la cría, el tamaño de grupo, la cohesión, la compartimentación, la permeabilidad, el flujo de información, entre otras, y el grado de sofisticación de los sistemas socio-cognitivos, los cuales controlan aspectos de la conducta social como el reconocimiento, la coordinación, la motivación, la comunicación y la modificación del nicho.

Aunque el estudio de la cognición social y el del comportamiento social de los animales han seguido caminos independientes, actualmente estamos en un momento en el que esta tendencia debe cambiar para que ambos campos se unifiquen. Esta integración epistemológica entre funciones y mecanismos nos permitirá construir una teoría cognitiva social comparada con bases sólidas basada en evidencia empírica. No obstante, esta empresa requerirá de la colaboración inter- y transdisciplinar de diversas áreas provenientes tanto de las ciencias naturales como de las sociales.

Agradecimientos: Al CONACYT por la beca otorgada a Y. M. G. G. (478525) como estudiante del Doctorado en Ciencias Cognitivas del Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas, UAEM.



Referencias

- Adolphs, R. (2001). The neurobiology of social cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(2), 231–239. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(00\)00202-6](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(00)00202-6)
- Adolphs, R. (2009). The social brain: neural basis of social knowledge. *Annual review of psychology*, 60, 693–716. <https://doi.org/10.1146/annurev.psy.ch.60.110707.163514>
- Adolphs, R., Damasio, H., Tranel, D., Cooper, G., & Damasio, A.R. (2000). A role for somatosensory cortices in the visual recognition of emotions as revealed by three-dimensional lesion mapping. *Journal of Neuroscience*, 20, 2683–2690. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.20-07-02683.2000>
- Adolphs, R., & Spezio, M. (2009). Social cognition. In Berntson, G. G., & Cacioppo, J. T. (Eds.). *Handbook of neuroscience for the behavioral sciences*, (Vol. 2, 923–939). John Wiley & Sons Inc. <https://doi.org/10.1002/9780470478509.neubb002047>
- Barkow, J.H., Cosmides, L., & Tooby, J. (Eds.). (1992). *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*. Oxford University Press.
- Barrett, L., Henzi, P., & Rendall, D. (2007). Social brains, simple minds: Does social complexity really require cognitive complexity? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 561–575. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1995>
- Barton, R. A., & Dunbar, R. I. (1997). Evolution of the social brain. In Whithen, A., & Byrne, R. W. (Eds.). *Machiavellian intelligence II: Extensions and evaluations* (Vol. 2, 240). Cambridge University Press.
- Beach, F. A. (1950). The snark was a boojum. *American Psychologist*, 5(4), 115. <https://doi.org/10.1037/h0056510>
- Beran, M. J., Parrish, A. E., Perdue, B. M., & Washburn, D. A. (2014). Comparative cognition: Past, present, and future. *International Journal of Comparative Psychology*, 27(1), 3–30.



- Bovenkerk, B., & Kaldewaij, F. (2014). The Use of Animal Models in Behavioural Neuroscience Research. En Lee, G., Illes, J., & Ohl, F. (Eds.). *Ethical Issues in Behavioral Neuroscience* (17-46). Springer Berlin Heidelberg.
- Bshary, R., Gingins, S., & Vail, A.L. (2014). Social cognition in fishes. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(9), 465-471. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.04.005>
- Bullock, T. H. (1993). *How do brains work? Papers of a Comparative Neurophysiologist*. Springer. Birkhäuser. <https://doi.org/10.1007/978-1-4684-9427-3>
- Butchvarov, P. (2015). *Anthropocentrism in philosophy: Realism, antirealism, semirealism*. De Gruyter. <https://doi.org/10.1515/9781614518495>
- Byrne, R. W., & Bates, L. A. (2007). Sociality, evolution and cognition. *Current biology*, 17(16), R714-R723. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.05.069>
- Byrne, R.W., & Whiten, A. (Eds.). (1988). *Machiavellian intelligence*. Oxford University Press.
- Cacioppo, J. T., Berntson, G. G., & Decety, J. (2012). A history of social neuroscience. In A. W. Kruglanski & W. Stroebe (Eds.), *Handbook of the history of social psychology* (123-136). Psychology Press.
- Cacioppo, J.T., Visser, P.S., Pickett, C.L., & Litfin, K.T. (Eds.). (2006). *Social neuroscience: People thinking about thinking people*. MIT press.
- Cahan, S., Carloni, E., Liebig, J., Pen, I., & Wimmer, B. (1999). "Causes and Consequences of Sociality". *Ethology Ecology & Evolution*, 11(1), 85-87. <https://doi.org/10.1080/08927014.1999.9522845>
- Chauchard, P. (1956). Sociétés animales, société humaine, coll.«Que sais-je?» *Les Etudes Philosophiques*, 11(4).
- Chauvin, R. (1968). *Animal societies. From the bee to the gorilla*. Bookmarc's.
- Chittka, L., Rossiter, S.J., Skorupski, P., & Fernando, C. (2012). What is comparable in comparative cognition? *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, 367(1603), 2677-2685. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0215>



- Clarac, F., & Pearlstein, E. (2007). Invertebrate preparations and their contribution to neurobiology in the second half of the 20th century. *Brain Research Reviews*, 54(1), 113-161. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.12.007>
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray.
- Darwin, C. (1872). *The expression of the emotions in man and animals*. John Murray.
- DeKay, W.T., & Shackelford, T.K. (2000). Toward an evolutionary approach to social cognition. *Evolution and Cognition*, 6, 185-195.
- de Waal, F. (1982). *Chimpanzee politics: Sex and power among apes*. Harper & Row.
- de Waal, F. B., & Ferrari, P. F. (2010). Towards a bottom-up perspective on animal and human cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 14(5), 201-207. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.03.003>
- Domanski, C. W. (2013). Mysterious “Monsieur Leborgne”: the mystery of the famous patient in the history of neuropsychology is explained. *Journal of the History of the Neurosciences*, 22(1), 47-52. <https://doi.org/10.1080/0964704X.2012.667528>
- Dunbar, R. I. M. (1992). Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 22, 469-493. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(92\)90081-J](https://doi.org/10.1016/0047-2484(92)90081-J)
- Dunbar, R. I. M. (1993). Coevolution of neocortex size, group size and language in humans. *Behavioral and Brain Sciences*, 16, 681-735. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00032325>
- Dunbar, R. I. M. (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, 6, 178-190. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1998\)6:5<178::AID-EVAN5>3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:5<178::AID-EVAN5>3.0.CO;2-8)
- Dunbar, R. I. M., & Bever, J. (1998). Neocortex size determines group size in insectivores and carnivores. *Ethology*, 104, 695-



- 708.<http://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1998.tb00103.x>
- Dunbar, M. R. I., & Shultz, S. (2007). Evolution in the social brain. *Science*, 317(5843), 1344-1347. <http://doi.org/10.1126/science.1145463>
- Ebstein, R., Shamay-Tsoory, S., & Chew, S.H. (Eds.). (2011). *From DNA to social cognition*. John Wiley & Sons.
- Ellis, E.C. (2015). Ecology in an anthropogenic biosphere. *Ecological Monographs*, 85(3), 287-331. <https://doi.org/10.1890/14-2274.1>
- Emery, N.J., & Clayton, N.S. (2009). Comparative social cognition. *Annual Review of Psychology*, 60, 87-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.psy.ch.60.110707.163526>
- Farris, S. M., & Schulmeister, S. (2011). Parasitoidism, not sociality, is associated with the evolution of elaborate mushroom bodies in the brains of hymenopteran insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1707), 940-951. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2161>
- Festinger, L. (1962). Cognitive Dissonance. *Scientific American*, 207(4), 93-106. <http://www.jstor.org/stable/24936719>
- Freiwald, W. A. (2020). Social interaction networks in the primate brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 65, 49-58. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2020.08.012>
- Frith, C. D. (2007). The social brain? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 671-678. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.2003>
- Freeberg, T. M., Dunbar, R. I. M., & Ord, T. J. (2012). Social complexity as a proximate and ultimate factor in communicative complexity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1597), 1785-1801. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0213>
- Gallese, V., Keysers, C., & Rizzolatti, G. (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(9), 396-403. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.07.002>



- Gazzaniga, M. (1985). *The social brain. Discovering the networks of mind*. Basic Books
- Grone, B. P., & Baraban, S. C. (2015). Animal models in epilepsy research: legacies and new directions. *Nature Neuroscience*, 18(3), 339-343. <https://doi.org/10.1038/nn.3934>
- Haas, L. F. (2003). Hans Berger (1873-1941), Richard Caton (1842-1926), and electroencephalography. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 74(1), 9-9. <http://dx.doi.org/10.1136/jnnp.74.1.9>
- Hamilton, W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. I,II. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1-52. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6)
- Hamilton, A., Smith, N. R., & Haber, M. H. (2009). Social insects and the individuality thesis: cohesion and the colony as a selectable individual. In Gadau, J., & Fewell, J. (Eds.), *Organization of insect societies: From genome to sociocomplexity* (572-589). Harvard.
- Happé, F., Cook, J. L., & Bird, G. (2017). The structure of social cognition: In (ter) dependence of sociocognitive processes. *Annual Review of Psychology*, 68, 243-267. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010416-044046>
- Heider, F., & Benesh-Weiner, M. E. (1988). *Fritz Heider: 'The notebooks', Vol. 4: Balance theory*. Psychologie Verlags Union.
- Hernández, I., Vecchi, D., Hernández, I., & Vecchi, D. (2019). Individuación colectiva y emergencia de la organismalidad. *Revista de Humanidades de Valparaíso*, 14, 335-362. <https://doi.org/10.22370/rhv2019iss14pp335-362>
- Heyes, C., & Catmur, C. (2021). What happened to mirror neurons? *Perspectives On Psychological Science*. <https://doi.org/10.1177/1745691621990638>
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structure. *Man*, 1-17. <https://doi.org/10.2307/2800384>
- Hobhouse, L. T. (1901). *Mind in evolution*. Macmillan.



- Humphrey, N. (1976). The social function of intellect. En: Bateson, P.P.G. & Hinde, R.A. (Eds.) *Growing points in ethology*, (303–317). Cambridge University Press.
- Jaegher, H., Di Paolo, E., & Gallagher, S. (2010). Can Social Interaction Constitute Social Cognition? *Trends in Cognitive Sciences*, 14, 441–447. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.06.009>
- Kappeler, P. M. (2019). A framework for studying social complexity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(1), 13. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2601-8>
- Katz, P. S. (2011). Neural mechanisms underlying the evolvability of behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1574), 2086–2099. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0336>
- Kopinina, H., Washington, H., Taylor, B., & Piccolo, J. J. (2018). Anthropocentrism: More than just a misunderstood problem. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 31(1), 109–127. <https://doi.org/10.1007/s10806-018-9711-1>
- Korb, J., & Heinze, J. (2016). Major Hurdles for the Evolution of Sociality. *Annual Review of Entomology*, 61(1), 297–316. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023711>
- Korkmaz, B. (2011). Theory of mind and neurodevelopmental disorders of childhood. *Pediatric Research*, 69(5 Pt 2), 101R–8R. <https://doi.org/10.1203/PDR.0b013e318212c177>
- Kramer, R. M., Leonardelli, G. J., & Livingston, R. W. (2011). *Social Cognition, Social Identity, and Intergroup Relations: A Festschrift in Honor of Marilyn B. Brewer*. Psychology Press. <https://doi.org/10.4324/9780203816790>
- Kruglanski, A.W., & Stroebe, W. (Eds.). (2012). *Handbook of the history of social psychology*. Psychology Press.
- Krupenye, C., & Call, J. (2019). Theory of mind in animals: Current and future directions. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 10(6), e1503. <https://doi.org/10.1002/wcs.1503>
- Kummer, H. (1978). On the value of social relationships to nonhuman primates: a



- heuristic scheme. *Social Science Information*, 17(4-5), 687-705. <https://doi.org/10.1177/053901847801700418>
- Kunda, Z. (1999). *Social Cognition: Making Sense of People*. MIT Press
- Lachmann, M., Blackstone, N. W., Haig, D., Kowald, A., Michod, R. E., Szathmary, E., Werren J. H., & Wolpert, L. (2003). Conflict in the evolution of genomes, cells, and multicellular organisms. En Hammerstein, P. *Genetic and cultural evolution of cooperation*, (327-356). MIT Press.
- Lieberman, M. D. (2007). Social Cognitive Neuroscience: A Review of Core Processes. *Annual Review of Psychology*, 58(1), 259–289. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.58.110405.085654>
- López-Riquelme, G.O. (2021). La causación de la sobrevivencia y la reproducción: el estudio integral de los mecanismos y la función del comportamiento. En Nieto-Gutiérrez, J. & Bernal-Gamboa, R. (Eds.). *Estudios contemporáneos en cognición comparada* 3. (9-116). Universidad Nacional Autónoma de México.
- López-Riquelme, G.O. & Delgado-Villalobos, M. (2021). De las emociones sociales a las competencias socioemocionales: evolución, neurociencia cognitiva, desarrollo e intervención. En Montiel-Rojas, T.J. (Coordinadora). *El desarrollo teórico-metodológico en el estudio de la cognición y el aprendizaje*. (97-179). Universidad de Guadalajara.
- Loukas, M., Pennell, C., Groat, C., Tubbs, R. S., & Cohen-Gadol, A. A. (2011). Korbinian Brodmann (1868–1918) and his contributions to mapping the cerebral cortex. *Neurosurgery*, 68(1), 6-11. <https://doi.org/10.1227/NEU.0b013e3181fc5cac>
- Marder, E. (2002). Non-mammalian models for studying neural development and function. *Nature*, 417(6886), 318-321. <https://doi.org/10.1038/417318a>
- Miller, G. A. (1990). Linguists, Psychologists, and the Cognitive Sciences. *Language*, 66(2), 317–322. <https://doi.org/10.2307/414889>
- Mills, W. (1899). The nature of animal intelligence and the methods of investigating it. *Psychological Review*, 6, 262-274. <https://doi.org/10.1037/h0074808>



- Mitchell, R. K., Busenitz, L., Lant, T., McDougall, P. P., Morse, E. A., & Smith, J. B. (2002). Toward a theory of entrepreneurial cognition: Rethinking the people side of entrepreneurship research. *Entrepreneurship Theory and Practice*, 27(2), 93-104. <https://doi.org/10.1111/1540-8520.00001>
- Murphy, W. H. (1975). Anthropocentrism: A modern version. *Science*, 187(4182), 1168-1172. <https://doi.org/10.1126/science.187.4182.1168>
- Murray, E. A., Wise, S. P., Graham, K. S., & Baldwin, M. K. (2019). *The Evolutionary Road to Human Memory*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198828051.001.0001>
- Neisser, U. (1967). *Cognitive psychology: Classic edition*. Psychology Press.
- Nestler, E. J., & Hyman, S. E. (2010). Animal models of neuropsychiatric disorders. *Nature Neuroscience*, 13(10), 1161-1169. <https://doi.org/10.1038/nn.2647>
- North, M. S., & Fiske, S. T. (2012). A history of social cognition. En: Kruglanski A. W. & Stroebe W. (Eds.), *Handbook of the history of social psychology* (81-99). Psychology Press.
- Pennington, D. C. (2000). *Social Cognition*. Routledge. <https://doi.org/10.4324/9780203136089>
- Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences*, 1(4), 515-526. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00076512>
- Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A., & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(2), 676-682. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.2.676>
- Ratiu, P., Talos, I. F., Haker, S., Lieberman, D., & Everett, P. (2004). The tale of Phineas Gage, digitally remastered. *Journal of Neurotrauma*, 21(5), 637-643. <https://doi.org/10.1089/089771504774129964>
- Romanes, G. J. (1882). *Animal intelligence*. Kegan Paul, Trench, & Trubner.



- Romanes, G. J. (1883). *Mental evolution in animals*. Kegan Paul, Trench, Trubner & Co.
- Semendeferi, K., Lu, A., Schenker, N., & Damásio, H. (2002). Humans and great apes share a large frontal cortex. *Nature Neuroscience*, 5(3), 272-276. <https://doi.org/10.1038/nn814>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2015). Social cognition. *Animal Behaviour*, 103, 191–202. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.030>
- Shettleworth, S. J. (1993). Where is the comparison in comparative cognition? Alternative research programs. *Psychological Science*, 4(3), 179-184. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1993.tb00484.x>
- Shettleworth, S. J. (2009). The evolution of comparative cognition: is the snark still a boojum? *Behavioural Processes*, 80(3), 210-217. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.09.001>
- Shettleworth, S. J. (2012). Modularity, comparative cognition and human uniqueness. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2794–2802. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0211>
- Shultz, S., & Dunbar, R. I. M. (2006). Both social and ecological factors predict ungulate brain size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1583), 207-215. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3283>
- Sire, M. (1960). *La vie sociale des animaux*. Éditions du Seuil.
- Smith, P. K. (1990). Ethology, sociobiology and developmental psychology: In memory of Niko Tinbergen and Konrad Lorenz. *British Journal of Developmental Psychology*, 8(2), 187-200. <https://doi.org/10.1111/j.2044-835X.1990.tb00833.x>
- Sweetlove, L. (2011) Number of species on Earth tagged at 8.7 million. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/news.2011.498>
- Thorndike, E. L. (1898). Animal intelligence: An experimental study of the associative processes of animals. *Psychological Monographs*, 2, 1-109. <https://doi.org/10.1037/h0092987>



- Thorndike, E. L. (1911). *Animal intelligence*. MacMillan.
- Tinbergen, N. (1964). *Social behaviour in animals. With special reference to vertebrates*. Chapman and Hall.
- Tomasello, M. (2014). The ultra-social animal. *European Journal of Social Psychology*, 44(3), 187–194. <https://doi.org/10.1002/ejsp.2015>
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46(1), 35-57. <https://www.jstor.org/stable/2822435>
- Varela, S. A. M., Teles, M. C., & Oliveira, R. F. (2020). The correlated evolution of social competence and social cognition. *Functional Ecology*, 34(2), 332–343. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13416>
- Villarroya, O., & Argimon, F. F. (Eds.). (2007). *Social Brain Matters: Stances on the Neurobiology of Social Cognition* (Vol. 190). Rodopi.
- Washburn, M. F. (1908). *The animal mind: A text-book of comparative psychology*. MacMillan Co.
- Wheeler, W. M. (1928). *The social insects: their origin and evolution*. K. Paul, Trench, Trubner Co.
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology. The new synthesis*. Harvard University Press.
- Wilson, E. O. (1978). *On human nature*. Harvard University Press.
- Wilson, E. O. (2000). *Sociobiology: The New Synthesis, Twenty-Fifth Anniversary Edition*. Harvard University Press.
- Wynne-Edwards, V.C. (1962). *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Hafner Publishing Company.



CAPÍTULO 3:

Representatividad de los modelos animales en el estudio de la cognición social

3.1 Objetivo del capítulo

El objetivo de este capítulo es presentar una revisión crítica de los fundamentos que sostienen los supuestos de representatividad de los modelos animales en el estudio de la cognición y en especial de la cognición social desde el método comparado, ya que generalmente están contaminados con el sesgo antropocentrista. A la par de esta crítica, se presenta la perspectiva ecológica comparada como una mejor guía para determinar la relevancia epistemológica de las especies como modelos en el campo de la cognición comparada y poder hacer interpretaciones más acertadas acerca de su representatividad.

En el anexo correspondiente a este capítulo, además de exponer lo anterior, se hace hincapié en el caso particular de la rata albina, cuyo uso como modelo para el estudio de la cognición social y sus disfunciones ha sido indiscriminado en la psicología comparada.

3.2 Función de los modelos animales en la cognición comparada

A partir de que, gracias al trabajo de Darwin (1859; 1871; 1872) se consideró al ser humano como un animal más y a otros animales como sujetos cognitivos, fue posible abordar la cognición como un fenómeno biológico sujeto a leyes naturales, y la comparación entre especies surgió como una metodología clave para comprender los principios biológicos generales de la cognición, así como sus variaciones y cuestiones particulares. Aunque el número de especies animales estimado globalmente sobrepasa los 7.5 millones (Mora et al., 2011), el enfoque comparado no requiere del estudio

de todas las muestras o formas existentes en las que se expresa un fenómeno para comprenderlo, sino que requiere del estudio de *muestras representativas* de esa amplia variedad, de forma que podamos encontrar patrones y predecir lo que ocurre en otras especies o contextos a partir del estudio de algunas de ellas (R. A. Ankeny & Leonelli, 2011). A estas muestras o especies representativas de fenómenos biológicos generales, particulares o específicos, que nos permiten hacer extrapolaciones, inferencias y predicciones, les llamamos *organismos modelo*, o en el caso de las especies animales *modelos animales*.

En el ámbito científico existen diversos tipos de modelos, pero en términos generales un modelo se puede definir como una herramienta heurística y epistemológica que nos permite, de acuerdo a varios autores (R. Ankeny & Leonelli, 2020; Bolker, 2009; Degeling & Johnson, 2013; LaFollette & Shanks, 1993; Levy & Currie, 2015; Morgan & Morrison, 1999):

- Representar de manera simplificada y abstracta un fenómeno, sistema, o proceso real para facilitarnos su estudio y comprensión.
- Representar de manera estructurada y coherente los elementos dentro de un sistema o proceso, permitiendo que se examinen sus interacciones y efectos.
- Enfocarnos en los aspectos esenciales y relevantes de un fenómeno, omitiendo detalles menores o complejos.
- Hacer predicciones sobre el comportamiento futuro y en contextos variables del sistema o proceso, y explicar cómo y por qué ocurre.
- Explorar teorías, probar hipótesis y guiar la investigación acerca de un fenómeno.

La función de los modelos animales y su uso en la psicología comparada ha sido controversial a lo largo del desarrollo de esta disciplina. En la psicología comparada tradicional y antropocentrista, el ser humano y su cognición suele ser el objetivo a representar, y aunque esto es un objetivo científico válido, el problema surge en la forma de hacer comparaciones entre especies, en la justificación de esas comparaciones, y en los supuestos mediante los cuales asumimos que una especie puede ser buena representante de los procesos cognitivos que ocurren en otras especies o en el humano.

Ya que desde la perspectiva antropocentrista se toma la cognición humana como el estándar comparativo, el fin de los modelos animales es servir como herramientas a manera de sustitutos, para comprender nuestra propia biología, incluyendo nuestra cognición, y por lo tanto, el alcance representacional de estos modelos depende de qué tan fielmente

pueden predecir las respuestas en el comportamiento humano (Bolker, 2009; Shanks et al., 2009). Aquí, el estudio del humano como representante de sí mismo se excluye debido a que no podemos acceder, por cuestiones éticas, metodológicas o experimentales a algunas cuestiones subyacentes muy específicas de nuestros procesos cognitivos, como pueden ser los mecanismos a nivel celular o molecular, cosa que en otros animales no suele ser limitante. Es principalmente cuando el estudio en humanos resulta complicado, que se utilizan modelos animales como *reemplazos*, asumiendo que sus sistemas cognitivos son una versión simplificada de los nuestros, y por lo tanto que las observaciones en ellos pueden ser extrapoladas, hasta cierto grado, al humano (Bolker, 2009).

Contrario a la perspectiva antropocentrista, desde otras corrientes, más biocentristas, se ha sostenido que el objetivo primordial de la psicología comparada debe ser estudiar el comportamiento y cognición de todos los animales. Aunque hay quienes separan este objetivo de la psicología comparada y se lo asignan a la etología o a la psicología animal, en realidad a lo que se refieren con estudiar la cognición en todos los animales, es a entenderla como un fenómeno biológicamente diverso, pero con principios evolutivos compartidos, y que solo al estudiarla de esta forma podremos comprender también, como consecuencia, muchos aspectos de la cognición humana (Bekoff, 2017; Bullock, 1984; Greenberg et al., 2004; Lickliter, 2004). Desde esta perspectiva, los modelos animales funcionan como *ejemplos naturales* de cómo se expresa y evoluciona la cognición en diferentes contextos. Estos ejemplos pueden ser predictivos de un grupo más amplio de especies bajo distintos tipos de categorización, dependiendo de cuál es el objetivo de estudio, o desde qué ángulo se desea comprender una cuestión cognitiva (Bolker, 2009; Shanks et al., 2009; Wall & Shani, 2008). Aquí, el humano no es el blanco de estudio directamente, ni su cognición es considerada el estándar de comparación, pues somos una especie que representa una mínima parte de cómo se puede llegar a expresar la cognición en el reino animal. Sin embargo, la especie humana también puede ser un modelo que nos permita comprender algunos procesos cognitivos muy particulares, así como darnos pistas sobre su evolución (Sterelny, 2017).

La diferencia entre las dos perspectivas que se han mencionado, se sintetiza muy bien en el trabajo de Sara Shettleworth (1993, 2012): en la perspectiva antropocentrista se busca, se elige y se utiliza a los modelos animales como representativos de la cognición humana, por lo mismo, se les somete a pruebas diseñadas desde una perspectiva humanizada, para saber en qué grado son capaces de resolver un problema de la misma manera que los humanos. Las hipótesis en este tipo de investigaciones

suelen ser más bien preguntas dicotómicas que giran en torno a si otros animales presentan o no, procesos cognitivos similares a los humanos, pero no hay una verdadera propuesta biológica explicativa del por qué se sospecha que esto ocurra, y siempre se asume que las reglas de operación de esos mecanismos cognitivos son más simples en el modelo que en el humano, sin importar de qué especie se trate. En la perspectiva ecológica por el contrario, se busca, se elige y se utiliza a los modelos como representativos de una diversidad amplia de procesos cognitivos, relacionados o no con el humano, se respeta el contexto ecológico de las especies modelo para proponer verdaderas hipótesis que expliquen la presencia de dichos procesos y se someten a pruebas ecológicamente válidas. De esta forma no solo se desea confirmar que los animales son capaces de hacer algo, sino entender por qué está presente dicha habilidad cognitiva, cómo funciona y en qué tipo de especies se puede esperar que también esté presente, lo que nos ayuda a entender bajo qué principios evoluciona.

Es sobre esta última perspectiva que se pretende hacer hincapié, pues nos permite plantearnos preguntas científicamente válidas acerca de la cognición, apartándonos del antropocentrismo. Por lo mismo se enfatiza la importancia de la investigación en una amplia diversidad de taxones, y ampliando los estudios del comportamiento en sus ambientes naturales, ya que este tipo de observaciones puede incrementar nuestras oportunidades de encontrar modelos animales (más allá de las especies estándar de laboratorio) tanto para abordar preguntas específicas como generales, así mismo, nos permite definir de mejor manera cuál es el alcance representacional o el valor epistemológico de los modelos de cognición actuales (Beach, 1950; Bekoff et al., 2002; Beran et al., 2014; Dewsbury, 1992; Yoerg & Kamil, 1991). Solamente haciendo comparaciones interespecíficas que incluyan múltiples muestras con características comunes y distintas en diversos contextos (cercanía filogenética, problemas ecológicos, sexo, etapas del desarrollo, etc.), podremos comprender las reglas, principios, generalizaciones y particularidades de la cognición como fenómeno biológico, cosa que no podremos satisfacer mediante las comparaciones tradicionales de un modelo único, o un puñado de modelos, frente a una sola especie que suele ser el humano.

La función de los modelos animales en la cognición comparada, y en especial en el estudio de la cognición social, debe ser ayudar a entender, entre otros aspectos (Bullock, 1984; Chittka et al., 2012):

- Cómo es que los procesos de selección natural influyen en la evolución de los cerebros, la cognición y el comportamiento y cómo

las presiones del entorno y los nichos ecológicos moldean las interacciones entre conespecíficos.

- Demostrar si existen restricciones filogenéticas en algunos taxones que limiten la implementación de procesos cognitivos particulares.
- Cuáles son las causas ecológicas de las convergencias conductuales y cognitivas en especies filogenéticamente distantes.
- Cuáles son los correlatos conductuales, neuronales y ecológicos que nos permiten predecir con mayor confiabilidad variaciones cognitivas o convergencias cognitivas entre especies.
- Analizar cuáles son los costos y los beneficios, en términos de adecuación biológica, relacionados a las estrategias sociales de las especies, ya sean cooperativas o competitivas.
- Analizar las circunstancias de las cuáles dependen las decisiones de cooperación, explicando por qué las especies deciden cooperar con ciertos individuos y no con otros, así como entender el cómo discriminan entre diferentes clases de individuos.
- Distinguir entre soluciones generalizadas y soluciones únicas a conflictos sociales específicos.
- Identificar conflictos clave que actúan como catalizadores de cambios importantes en distintos tipos de organización social.
- Explorar cómo los conflictos sociales se relacionan entre sí y generan efectos sinérgicos que impulsan la evolución de la complejidad social.
- Comprender cómo las dinámicas de competencia y cooperación que llevan a la estructuración de grupos se repiten a nivel intergrupala, empujando la socialidad a un nivel de selección más alto.
- Identificar principios neuroevolutivos relacionados con estilos de vida social particulares, tanto dentro de taxones específicos, como aquellos que sean independientes a la distancia filogenética.

Aunque esto se propone como la función ideal de los modelos animales en la cognición comparada, lo cierto es que el estudio de las disfunciones cognitivas humanas y sus causas ha acaparado la agenda de investigación de esta disciplina (Neha et al., 2014; Tayebati, 2006). De ahí proviene gran parte de la importancia que se le da a la búsqueda de modelos que representen lo mejor posible la cognición humana, su desarrollo y también sus disfunciones (Beran et al., 2014; Zentall, 2018). No obstante, aunque es comprensible nuestro deseo de entendernos a nosotros mismos y de mitigar nuestras afecciones, es probable que no lleguemos muy lejos si seguimos permitiendo que nuestros planteamientos científicos se vean afectados por sesgos epistemológicos como puede ser la manera en la que

se eligen los modelos animales y se asume su alcance representacional. En general, los modelos animales pueden tener dos propósitos según el tipo de problema que queramos abordar, modelos de los humanos o modelos ecológicos, si tenemos esto presente, será mucho más fácil encontrar modelos más adecuados para nuestras preguntas de investigación.

3.3 Supuestos de representatividad de los modelos animales

En el ámbito de la psicología comparada, fuertemente influido por un enfoque biomédico, la representatividad de un modelo animal o su similitud con el humano suele evaluarse a través de criterios que a menudo se basan en interpretaciones antropocentristas, tales como la validez predictiva (*predictive validity*), la validez aparente (*face validity*) y la validez de constructo (*construct validity*) (Belzung & Lemoine, 2011; Lim, 2024). La validez predictiva se refiere a la capacidad del modelo para predecir con precisión la respuesta humana a partir de observaciones en la especie modelo, lo que requiere de réplicas de estudio en el humano. Desafortunadamente, la validez predictiva de los modelos animales convencionales ha sido cuestionada, ya que no parece ser tan confiable como se esperaba, lo que ha generado mucha discusión acerca del uso de modelos animales y las metodologías para su estudio (Macrì & Richter, 2015; Shanks et al., 2009; Tecwyn, 2021).

Por su parte, la validez aparente requiere que haya similitud conductual entre las especies modelos y los humanos, pero generalmente este criterio se basa en apreciaciones subjetivas y antropomorfas de dicha similitud, mientras que la validez de constructo requiere un conocimiento detallado de la biología humana relacionada con el sistema de interés, ya que para validar un modelo es necesario que exista una correspondencia orgánica entre la especie elegida y el humano (Belzung & Lemoine, 2011; Lim, 2024), esto implica que el comportamiento estudiado esté influido por los mismos genes, proteínas, enzimas, etc., y que estos cumplan las mismas funciones dentro del sistema; que las áreas cerebrales relevantes para la conducta sean homólogas (con un origen evolutivo en común), y que el desarrollo y la regulación del sistema respondan a las mismas variables fisiológicas y ambientales de maneras similares. Es importante destacar que, aunque no haya suficiente conocimiento sobre los mecanismos de un comportamiento en la especie humana, estos criterios de validez también suelen estimarse mediante supuestos que indiquen que existe similitud orgánica y conductual entre el modelo y el humano, como ha sido hasta ahora el supuesto basado en la cercanía filogenética.

La idea de que las especies filogenéticamente más cercanas

muestran estructuras biológicas, comportamientos y habilidades cognitivas más similares no es completamente errada, dado que es precisamente mediante la identificación de similitudes, principalmente homologías morfológicas, que es posible clasificar taxonómicamente a las especies y determinar su grado de parentesco evolutivo (Rasnitsyn, 1996), pero aunque este tipo de contrastes filogenéticos son sumamente útiles incluso en el estudio de la cognición (Brigandt & Griffiths, 2007; MacLean et al., 2012), generalmente no se consideran las adaptaciones específicas o divergencias evolutivas entre especies filogenéticamente cercanas, ya que aunque dos especies presenten diferencias poco significativas a nivel genómico o estructural en sistemas homólogos, puede que a otros niveles presenten diferencias pequeñas pero importantes, que impacten significativamente en su comportamiento y cognición (Strausfeld, 2010; Striedter, 2019). Tampoco se considera la complejidad de la evolución convergente, o las homoplasias, entre especies filogenéticamente alejadas, en las que la evolución en nichos ecológicos similares, o ante desafíos ecológicos del mismo tipo, puede favorecer adaptaciones similares en los sistemas de comportamiento, quizá no a nivel estructural, pero sí en tanto a reglas de operación, salidas conductuales y funciones adaptativas (Powell et al., 2017; Van Horik & Emery, 2011). Asumir similitud cognitiva entre especies únicamente por su cercanía filogenética, puede llevarnos a ignorar especies que podrían tener un gran potencial como modelos, o bien a sobrevalorar a otras especies como en el caso de los primates no humanos.

El chimpancé, por ejemplo, ha tenido un lugar privilegiado como modelo de cognición social en la psicología comparada, principalmente a partir de los estudios de Jane Goodall en los 60's, en los que describió su estructura social dinámica, con jerarquías sociales, alianzas entre individuos, comportamientos emocionales, guerras territoriales, aprendizaje social, e incluso cultura (Jameson, 2004; Van Lawick-Goodall, 1968). Esto les confirió una buena validez como modelos, que más adelante se reforzó ante el descubrimiento de que nuestro ADN es similar al de los chimpancés en más del 98% y que es la especie viva evolutivamente más cercana al humano (Wildman et al., 2003). Sin embargo, posteriormente se reconoció que la similitud en el ADN, dada por la cercanía evolutiva, no implica similitud en la expresión y función genética (Glazko et al., 2005), la idea de que el comportamiento social de los chimpancés representa una versión primitiva del comportamiento social humano, se ha arraigado en la psicología comparada, como si el chimpancé fuera nuestro ancestro evolutivo directo y por lo tanto la especie que nos representa de mejor manera.

Entre las décadas de los 70's y 90's, por ejemplo, a los chimpancés y otros primates, se les trató de enseñar lenguaje hablado y lenguaje de señas sin resultados fructíferos y sin preguntas de investigación o hipótesis bien planteadas, pues el objetivo parecía ser únicamente comprobar si eran capaces de desarrollar estas formas de comunicación (Brakke & Savage-Rumbaugh, 1995; Cockburn, 2013; Rumbaugh et al., 1974). También ha sido muy común comparar las habilidades sociocognitivas de otras especies de primates con las de niños humanos en distintas etapas del desarrollo, aparentemente para saber en qué grado de evolución se encuentran con respecto a nosotros, o bien, para saber a partir de qué edad los humanos comienzan a diferenciarse cognitivamente de otras especies, debido a una vieja teoría de que el desarrollo es una recapitulación de la historia evolutiva. Frases tales como "*los chimpancés tienen la inteligencia de un niño de 3 años*" son muy comunes en la psicología comparada antropocentrista (Greenfield & Savage-Rumbaugh, 1993; Roth & Dicke, 2005; Tomasello, 2007).

Actualmente varias especies de primates siguen siendo muy estudiadas como modelos de cognición, sobre todo en cuanto a habilidades que son consideradas muy sofisticadas, como todas aquellas que nos permiten interpretar las intenciones y estados mentales de otros y predecir su comportamiento (Di Paolo et al., 2018; Leavens et al., 2019; Phillips et al., 2014; Platt & Ghazanfar, 2010). Pero a pesar de que se piensa que los primates, y sobre todo los grandes simios, son las especies cuya inteligencia es más similar a la humana, no son en sí los modelos más utilizados en la psicología comparada (Shettleworth, 2009). Además de lo inconveniente que resulta mantener a este tipo de especies, el mismo antropomorfismo que nos hace ver una gran similitud entre su cognición y la humana, también ha influido en el hecho de que su uso como modelos en la psicología comparada haya disminuido al menos en laboratorios, pues al inferir que poseen una sintiencia tan similar a la nuestra, nos resulta indignante que se les use como sujetos experimentales (Goodman & Check, 2002). En este sentido, se prefiere introducir animales menos complicados en los laboratorios, porque además, a lo largo de su quehacer científico, la psicología comparada se ha caracterizado por darle preferencia a estudios en laboratorio que implican procedimientos invasivos para poder hacer observaciones a nivel orgánico y entender cómo operan los mecanismos neuronales del comportamiento. Aunque es posible que las mismas consideraciones antropomofistas que se han hecho con los primates, se extiendan poco a poco hacia otros modelos mamíferos y que sea una tendencia creciente (Monsó & Andrews, 2022), esa es una discusión de carácter ético que no tocaremos aquí, dado que lo

que nos interesa es entender el por qué en la psicología comparada se le da más valor epistémico a ciertas especies y no a otras como modelos animales.

Los roedores típicos que más se utilizan como modelos en el estudio de la cognición, tales como la rata noruega (*Rattus norvegicus*) y el ratón común (*Mus musculus*), son un ejemplo claro de lo que se busca en una especie modelo para tener una “buena productividad científica”. Tienen ciclos de vida cortos, lo que nos permite observar en poco tiempo el desarrollo de su comportamiento; tienen descendencia numerosa, lo que nos permite ampliar el número de muestra; son fácilmente manipulables, ya que han pasado por un largo proceso de domesticación; y son pequeños, por lo que los gastos económicos para mantenerlos se reducen considerablemente (Leonelli & Ankeny, 2013). La pregunta con respecto a estos y otros modelos típicos, es ¿cómo validamos que son buenos representantes de lo que se desea estudiar? o bien ¿en qué medida y en qué sentido lo representan? Cuando estudiamos la cognición social, nuestro blanco representacional sigue siendo, en la mayoría de los casos, la cognición social humana, y seguimos buscando animales que puedan ser sustitutos del humano, principalmente basándonos en el supuesto de la cercanía filogenética.

Bajo este supuesto, un roedor nos parece mejor representante del humano que un pez, mientras que un pez nos parece mejor representante que una mosca, y así sucesivamente, suponiendo que a medida que bajamos en la “escala evolutiva”, los modelos representan formas de comportamiento más primitivas, en las que los procesos cognitivos operan bajo mecanismos más simples. Así mismo, se asume que el alcance representacional de los modelos animales abarca categorías taxonómicas amplias o estrechas, dependiendo de su distancia en la escala evolutiva con respecto al humano. Por ejemplo, una especie de primate puede representar a otros primates, pero no puede representar a los mamíferos en general porque los primates son percibidos como un taxón más especializado, o bien, *más evolucionado* que un mamífero “genérico”, sobre todo cuando se habla de cognición. En cambio un roedor, como la rata albina típica de laboratorio, puede representar tanto a los roedores como grupo particular, como a todo el taxón de los mamíferos, porque la rata, a diferencia de un chimpancé, sí es percibida como un mamífero genérico.

En esta misma línea, el alcance representacional del pez cebra, que es otro modelo típico de laboratorio, se extiende a todos los vertebrados, bajo la lógica de que si quitamos las especializaciones cognitivas añadidas en cada radiación evolutiva de los tetrápodos, lo que

nos quedaría sería la inteligencia de un pez, cómo si esta fuera la forma más básica o primitiva de inteligencia en todo el linaje. De la misma forma, los modelos típicos de invertebrados, como la liebre de mar, o la mosca de la fruta, son considerados representantes genéricos de sus propios taxones, así como representantes de los procesos cognitivos más simples, primitivos y fundamentales en todos los animales. El problema con estas inferencias, como menciona Bullock (1984), es que no existe tal cosa como las especies genéricas, ¿Qué pez representa a todos los peces y por qué?, ¿Qué vertebrado representa a todos los vertebrados y por qué?.

Si bien existen especies que conservan gran parte de sus caracteres ancestrales, no están exentas de haber atravesado por procesos de selección natural ni de haber adquirido diferencias cognitivas importantes con respecto a otras (Shear & Werth, 2014). Tampoco el hecho de que una capacidad cognitiva haya aparecido tempranamente en la evolución significa que sea más simple y tampoco se puede asegurar que esté conservada en todas las especies descendientes. Las especies se valoran como categorías únicas debido a que han atravesado una evolución independiente y han adquirido adaptaciones propias contingentes a sus ambientes particulares, incluyendo adaptaciones cognitivas, las cuales de hecho, se ha demostrado que son mucho más plásticas en términos evolutivos, a diferencia de otros rasgos biológicos como los planes corporales, que suelen ser filogenéticamente más rígidos (Powell et al., 2017), de manera que este tipo de postulaciones sobre la representatividad de los modelos únicamente a través de una mirada filogenética antropocentrista, deben sustentarse mediante evidencia empírica y mediante teorías bien fundamentadas en principios biológicos comprobables.

3.4 Modelos animales en la cognición social comparada

Una de las áreas de investigación que es predominante en la cognición comparada y que se ha visto muy influida por el sesgo antropocentrista es la de la cognición social, sobre todo porque la *inteligencia social* es un ámbito en el que como humanos, nos percibimos particularmente únicos con respecto a otras especies debido a nuestro sofisticado comportamiento social que involucra lenguaje, cultura y sociedades sumamente complejas y flexibles (Boyd, 2017; Tomasello, 2014). Además, la cognición social se ve implicada directa o indirectamente en muchas de las afecciones psicológicas del humano, por lo que es lógico que gran parte de la investigación en psicología y neurociencias esté centrada en la comprensión, prevención y tratamiento de estos desórdenes. En este sentido, el término "cognición social" es generalmente utilizado para

referirse a las capacidades cognitivas humanas que nos permiten actuar de acuerdo con situaciones que involucran a otros individuos, pero sobre todo para hacer referencia a nuestra capacidad de inferir los estados mentales e intenciones de otros, así como de predecir su comportamiento y asociarnos con ellos.

Por otro lado, desde una aproximación comparada y más biocentrista, la cognición social es abordada como un fenómeno amplio que involucra todos aquellos mecanismos mediante los cuales los animales adquieren, procesan, almacenan y actúan en respuesta a la información procedente de otros conespecíficos (López-Riquelme et al., 2022). Aún así, la cognición social tiende a atribuirse únicamente a especies que viven en grupos con cierto grado de organización entre sus miembros. Este enfoque ha llevado a la exclusión o desatención de especies consideradas "no sociales", bajo el supuesto de que la vida en solitario implica la ausencia de habilidades cognitivas para procesar información social. No obstante, incluso en especies solitarias, las interacciones esporádicas entre individuos requieren del procesamiento de señales sociales, y prácticamente todas las especies han desarrollado adaptaciones para solucionar conflictos con sus congéneres o para obtener beneficios a partir de ellos y aunque no vivan en grupos organizados, estas interacciones pueden ser clave para su supervivencia y éxito reproductivo (Frank, 2007; Ward & Webster, 2016; Webster, 2023). Por tanto, limitar el estudio de la cognición social a especies con estructuras sociales más desarrolladas o complejas también puede empobrecer nuestra comprensión de la diversidad animal.

Aunque ahora se reconoce que muchas de las habilidades que se creían únicas del grupo de los primates, y en especial de los grandes simios, en realidad no lo son (Byrne & Bates, 2010), se sigue valorando más a los primates como modelos animales para la investigación comparada en cognición social, dada su cercanía filogenética con el humano. Así, el estudio en primates ha dado lugar a varias hipótesis tales como la "hipótesis del cerebro social" o la "hipótesis de la inteligencia social". Estas hipótesis postulan que el aumento en la complejidad social (que se intensifica principalmente en respuesta al tamaño del grupo) impulsa la evolución de habilidades cognitivas avanzadas y el crecimiento de ciertas áreas cerebrales, como la corteza prefrontal (Dunbar, 1998; Humphrey, 1976; Jolly, 1966). Durante largo tiempo, las hipótesis del cerebro y la inteligencia social han servido como base para estudios comparativos, pero gracias a que se ha puesto a prueba en especies de otros taxones, se ha observado que la relación lineal entre el tamaño del grupo y complejidad social, así como entre complejidad social y tamaño del cerebro, no siempre se

cumple. Así, aunque la correlación evolutiva se observa en algunas especies no puede considerarse un principio general acerca de la evolución de la cognición social (Holekamp, 2007; Kverková et al., 2018; Lihoreau et al., 2012).

La inestabilidad de estas hipótesis a través de diversos taxones animales, ha fomentado en la comunidad científica la revisión del concepto de complejidad social, llevándola a admitir que la inteligencia social no es un fenómeno único, lineal, escalar e indivisible, sino que es un constructo compuesto de un conjunto de diversas adaptaciones cognitivas que se adquieren evolutivamente a partir de problemas socioecológicos particulares, que involucran la cooperación y la competencia en diversos contextos con conoespecíficos, por lo tanto, tampoco existe un único tipo de complejidad social parecida a la humana, sino que esta puede evolucionar en diferentes direcciones (Barrett et al., 2007; Boucherie et al., 2019; Kappeler et al., 2019; Seyfarth & Cheney, 2015). Tomando todo esto en cuenta, se vuelve indispensable buscar modelos ecológicos para hacer cognición social comparada entre especies de distintos taxones, y con distintos tipos de socialidad, si queremos comprender los principios básicos de la evolución social.

Por otro lado, cuando se aborda el comportamiento y la cognición social desde una aproximación biomédica, centrada en sus mecanismos neurofisiológicos y las causas de sus disfunciones, han sido más valorados los modelos de laboratorio como los roedores, debido a que son fácilmente manipulables en muchos niveles biológicos (Wöhr & Krach, 2017). El gran problema de estos modelos, sobre todo las cepas ya estandarizadas, es que suelen ser elegidos por tradición más que por un verdadero diagnóstico sobre su comportamiento social y si este puede ser representativo en el contexto de nuestras preguntas de investigación. Por lo tanto debemos ser más críticos al asumir en qué sentido los modelos estandarizados de laboratorio pueden representar de manera adecuada cuestiones particulares de la cognición social cuando son utilizados como reemplazos humanos, o bien, cuestiones más generales cuando son utilizados como representantes de un taxón más amplio. Además es necesario hacer un diagnóstico sobre su valor como modelos ejemplares ecológicos para explorar los correlatos cognitivos de distintos tipos de sociabilidad.

Este capítulo propone una reflexión inicial sobre cómo adquirimos conocimiento acerca de la cognición a través del estudio de otras especies y cómo interpretamos su valor epistemológico. Aunque el análisis aquí

presentado es breve y tiene un carácter introductorio, a continuación se anexa un artículo que fue elaborado con el propósito de hacer un análisis crítico sobre la representatividad de la rata en el estudio de la cognición social. Dado que la rata de laboratorio albina de la especie *Rattus norvegicus*, es actualmente el modelo animal más usado en la psicología comparada, analizar su caso detalladamente puede ayudarnos a comprender cómo opera la perspectiva antropocentrista en esta rama del conocimiento, cuáles son sus fallas a nivel epistemológico y cómo podríamos minimizarlas desde la perspectiva ecológica. En este artículo, se analiza, entre otras cosas más generales, cuáles son los objetivos más comunes en los estudios sobre cognición social usando a la rata albina como modelo, qué se asume sobre su cognición social, y bajo qué supuestos se interpretan y se extrapolan las observaciones de dichos estudios hacia el humano y hacia otras especies.

ANEXO DEL CAPÍTULO 3:

Artículo en borrador “Reflections on the use of albino rat as a standard model of social cognition”

Estatus del artículo: Borrador no enviado a la fecha (Diciembre 2025)

Aviso de confidencialidad: La información compartida a continuación es únicamente para fines de evaluación del proceso de titulación del Posgrado en Ciencias Cognitivas CINCCO-UAEM. El manuscrito es un producto del Laboratorio de Socioneurobiología del CINCCO, UAEM y es propiedad intelectual de los autores en él mencionados. De acuerdo a la Ley Federal del Derecho de Autor, fundamentalmente en sus artículos 11, 12, 13, 14, 15, 16 y 17 y en el concepto de propiedad intelectual de las Leyes Mexicanas, por ningún motivo debe copiar o distribuir su contenido.

Reflections on the use of the albino rat as a standard model of social cognition

German Octavio López-Riquelme*

e-mail: german.lopez@uaem.mx

<https://orcid.org/0000-0002-8031-4522>

Laboratory of Socioneurobiology, Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Edificio 41, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, Cuernavaca, Morelos, México, C.P. 62209.

Yvette Magaly Gómez-Gómez

e-mail: yvette.gomez@uaemex.edu.mx

<https://orcid.org/0000-0001-8011-534X>

Laboratory of Socioneurobiology, Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Edificio 41, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, Cuernavaca, Morelos, México, C.P. 62209.

Héctor

Solís

Chagoyán

e-mail:

hector.solis@uaem.mx

Orcid: <https://orcid.org/0000-0003-0692-6931>

Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Edificio 41, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, Cuernavaca, Morelos, México, C.P. 62209.

*Correspondence author

Key words

animal models; lab rat; social cognition; comparative psychology; comparative ecology

Abstract

The albino rat (*Rattus norvegicus*) has a long history of laboratorization that has placed it as the main prototype animal model in comparative psychology, including the study of social cognition from the basic and generalized processes to the particular aspects of human social cognition and sociocognitive disorders. Nonetheless, when research questions are posed about particular aspects of human social cognition, the translational validity of research on the albino rat could be proven to be deficient or misguided. Despite this, the albino rat is still widely used as it is considered a good representative of the basic social cognition in all mammals as well as a good human surrogate for the study of particular socio-cognitive aspects. In this article we develop a critique about the epistemic foundations behind these beliefs, which are based in part on the implicit but erroneous anthropocentric assumption of a linear and progressive evolution of social cognition. To provide useful tools to analyze the rat representative value and scope in sociocognitive research, we support the comparative ecological perspective that will allow us to comprehend the contexts in which the rats' social cognition could be generalized to other animals or extrapolated to humans.

Introduction

In the study of social cognition, especially in the fields of comparative psychology and neuroscience, research targets tend to be very particular socio-cognitive phenomena that in most cases, correspond to an interest in the human being, for example, the study of sexual behavior, parental behavior, social bonding, social recognition, social emotions, empathy, altruism, theory of mind, language, culture, personality etc. (Augoustinos et al., 2014; Hareli & Parkinson, 2008), as well as some disorders or neurodivergent aspects related to social cognition, like autism spectrum disorder (ASD), attention deficit hyperactivity disorder (ADHD), bipolar disorder, social anxiety, schizophrenia, addiction and others (Derntl & Habel, 2011; Elamin et al., 2012; Henry et al., 2016; Herpertz & Bertsch, 2014). Eventhouth nowadays the direct study of social cognition in humans is very common, and we have plenty of tools to do it, we still have several limitations to reach a whole understanding of some aspects of social cognition that cannot be acquired by studying humans only, either due to handling/ethical issues or because when studying more general questions humans are not a sufficient sample nor the best representatives of some sociocognitive phenomena.

For these reasons animal models are employed, but there are a few species that are the most used, and have been established as standardized animal models to study different biological and cognitive phenomena. The albino rat (*Ratus norvegicus*) is probably the first animal model on the list in the field of comparative psychology and behavior, second only to the albino mouse (*Mus musculus*) if we count biomedical and genetical studies of behavior (Aitman et al., 2016; Ellenbroek & Youn, 2016; Hickman et al., 2017). The benefits that the use of the albino rat have brought to behavioral research over the last two centuries are not in doubt, but its use as an animal model has become, in many cases, more a tradition than a well-founded decision. This tradition resides on one hand, in its handling facilities, and the fact that nowadays it has become the animal whose neurobehavioral aspects we actually know the most, and on the other hand, because comparative psychology has adopted an a *priori* assumption that lab rats are satisfactory predictive models of humans (Aitman et al., 2016; Ellenbroek & Youn, 2016; Iannaccone & Jacob, 2009).

In the present article we develop a critique of the epistemic foundations that have contributed to the establishment of the albino rat as the main model for the study of social cognition in comparative psychology, both in a general and particular sense, and support the integration of the comparative ecological perspective to better understand its representational scope. We start by exposing some important aspects of animal models as what purposes they serve and which role they take depending on the characteristics of our research questions, as well as some common mistakes of epistemic character on the use of animal models. Then we recapitulate the history of laboratorization of the albino rat and its establishment as the standard animal model in behavioral sciences and the study of social behavior and cognition, drawing some attention to the implications of domestication that can influence the representativeness of the rat. Later we discuss the validity and consequences of arbitrary rat to human extrapolations analyzing some contemporary studies that involve social cognition, and finally, we encourage the epistemic examination of our research questions and the integration of the comparative ecological approach as tools that can help us to make better delimitations about the representativeness of the albino rat and other animal models in the study of social cognition.

Animal models: purposes and common mistakes in the assumption of representativeness

Animal models are typically defined as non-human species that are used to obtain information and generate theories about a spectrum of biological phenomena that could be extrapolated and applicable to other organisms more complex than the model, especially humans (Ankeny & Leonelli, 2020; Bolker, 2009; Degeling & Johnson, 2013; LaFollette & Shanks, 1993; Levy & Currie, 2015; Morgan & Morrison, 1999). Normally, definitions of animal models do not include humans as models because they are constructed mainly for the biomedical and psychological sciences in which humans are the target that we wish to understand, and other animals are used just to obtain information that cannot be accessed directly from us, nevertheless, we can also be animal models because as other animals, humans can also be representative of some biological or cognitive phenomena (Sterenly, 2017).

It is interesting that model animals are defined as part of the study of human phenomena, leaving aside that organisms can be considered models of natural phenomena not necessarily human. Even when there are efforts to redefine the concept of model organisms, these refer to the suitability and importance of such models in human health and disease, aging, pathogenicity, toxicology, etc. (Bertile et al., 2023). Consider that much of the research in biology is focused on human health sciences and biomedicine, which is reflected in the model organisms supported by various government organizations (NIH, NCBI): mouse, rat, fruit fly, zebra finch, nematode worm, etc. (NIH, 2018) and incorporated to the list of such organizations (NIH, 2018). Biomedical research is irreplaceable and justified because of the pain and suffering caused by many disorders, and we are not suggesting that it should be renounced, but this has led to all institutional research being justified as potentially applicable and of biomedical relevance, and it presses researchers to choose model systems of human function and dysfunction (López-Riquelme et al., 2022).

According to the above, this means that there must be specific scientific criteria needed to consider an organism as a standardized model in human health sciences and biomedical research. On the contrary, there are no similar clear rigorous criteria about model organisms in the domain of behavioral sciences and cognition. It must take into account that declaring an organism as a “model system” is a political as well as scientific endeavor (Gilbert, 2009). Nevertheless, Matthews and Vosshall (2020) tell us the ten steps to turn an organism into a model organism for any phenomena: 1) choose an interesting and/or important organism, 2) learn how to rear and work with the organism in the lab, 3) assemble its genome and profile its gene expression, 4) develop a method to introduce genetic material into the organism, 5) make transgenic animals, 6) knock-down and knock-out genes, 7) develop precise mutagenesis for tagged mutants, and gene replacements, 8) develop binary effector systems, 9) generate effectors of interest, and 10) grow a field with interesting questions using your new model organism.

Since the purpose of using animal models is to extrapolate the knowledge obtained in their study to numerous other species, it is essential to know which species and phenomena these animal models can represent. Therefore, two epistemic characteristics of model organisms are fundamental to determine how extensively the results of the research obtained with a particular organism could be applied: the representational target and the representational scope (Ankeny & Leonelli, 2020; Leonelli & Ankeny, 2013). The first one is the biological phenomena that is under study, what we seek for the model to be representative; the second

one is the extent and sense in which observations in the animal model represent the target and can be extrapolated to a larger group of species. Representational targets can be general or particular phenomena (Bolker, 2009; Shanks et al., 2009), however the generality or particularity of a target can be relative, as every biological phenomena can be particular in some contexts and general in others, so this criteria really depends on the context in which our research question is settled. For example, monogamy is a social behavior present among all kind of animals, thus we can address the study of the cognitive mechanisms of monogamy as a general question if we want to know what aspects are shared by all monogamous species regardless of their categorical groups, and by studying them we can come about with particular aspects that represent sub categories of monogamous animals.

The generality or particularity of the representational target determines the role of the model, for general questions animal models are used as *examples*, meaning 'representative for', and for particular questions they are used as surrogates, meaning 'representative of' (R. A. Ankeny & Leonelli, 2018; Bolker, 2009). In most cases, the particular questions that lead to the use of models as substitutes arise from an interest in humans (Lickliter, 2004), that is, an interest in a particular species rather than in the phenomena that may occur in such species and that may also occur in others. It is important to highlight that even when our questions are about humans, these questions, or parts of them, can be reframed from a more general and broad perspective. Models as human surrogates are common in the biomedical and psychological fields and they have the specific role of replacing humans and predicting the human processes, therefore, there must be a justified assumption about its representativeness, which in the case of the rat, and other typical models, is usually unfulfilled (Shanks et al., 2009).

In comparative psychology representational targets are psychological or cognitive phenomena, but as we cannot directly ask other species about their psychological or cognitive states we make inferences about them based on their behavior and their biological correlates settled in one or more of the four central aspects of biology which are mechanisms, development, evolution (phylogenetics) and function (adaptive value) (Bateson & Laland, 2013), implying that the more biologically similar are two species, the more cognitively similar they should be. However, we could be wrong. Consider that if we apply the two domains of parsimony (De Waal, 1999), then, by applying the cognitive parsimony to a characteristic that we hypothesize animals share with humans, then we would say that the simplest possible cognitive explanation would say that we could incur false simplicity. On the other hand, if we apply evolutionary parsimony, then we would say that the simplest evolutionary explanation is that closely related species are cognitively similar at risk of incurring false similarity.

However, we could make a mistake because even sharing a phylogenetically recent ancestor, this does not necessarily imply that cognitive abilities are shared extensively between two different species since, although some aspects of the phenotype may have phylogenetic restrictions, ecological ones may be stronger. For example, consider the important cognitive differences between wolves and dogs, the latter subjected to strong artificial selection during their domestication by humans for at least about 12.000 years (Hare et al., 2002). According to the above, assumptions of representativity between species may be subject to epistemological biases and, therefore, inferences made from animal models may be misleading.

The anthropocentric perspective of evolution is an important example of epistemological bias to the assumption of cognitive similarity; from this perspective humans

are perceived as the top of a linear and progressive evolutive scale, giving the impression that the rest of animals are 'less evolved' the further down the scale they are (Katz, 2016, 2019; Shettleworth, 1993), which leads us to suppose that every species could be a representative of all the other species that are higher in the scale, as a kind of 'the same but less complex' or 'the same but in a more primitive state,' specially when concepts like intelligence or cognitive capacities are the target of study. The anthropocentric perspective is focus on phylogenetics, and when we consider only phylogenetics as the best parameter to support similarity between animals we compare species in a global sense, assuming that because phylogenetically close species are more similar in a whole biological sense, they must be more similar in a whole cognitive sense, ignoring the particular divergences and convergences which might be determinant for the representational targets that we are interested in.

Efforts have been made for comparative psychology to eliminate anthropocentric bias, and to encourage this scientific community to adopt the comparative ecological perspective; the ecological perspective, applied to comparative psychology, is mainly focused on the functional implications of cognitive and behavioral traits, therefore, it prioritizes convergences to determine which species may be representative of other species in cognitive capacities, or which species may be better models for the study of certain cognitive phenomena (López-Riquelme et al., 2022; Sherry, 2006; Shettleworth, 1993; Vonk & Shackelford, 2013). Also the ecological perspective, and the focus on the functional aspects of cognition allows us to break down cognition in multiple domains which are correlated to the ecological or socioecological problems that have led to its independent evolution and specialization, contrary to the comparison of a general intelligence of the anthropocentric perspective.

The epistemic culture that supports the use of the most common animal models, and that has lead those species to acquire a prestigious position in certain scientific communities is not only due to its representative value to the comprehension of certain phenomena but it is also due to their institutional context, scientific founding, infrastructure for experimentation and publication journals and other academic aspects as Ankeny & Leonelli (2018) explain. In the next section we summarize the history of the establishment of the albino rat as a standard animal model in comparative psychology and in the study of social cognition.

Historical notes of the albino rat as animal model in comparative psychology

Rats are part of the mythology and folklore of some cultures; even before they started to be used as laboratory animals, comparisons between rats and humans exalting our similarities were present in the human imaginariu. They have been generally conceived as representatives of negative human characteristics like hostility, hypocrisy and timidity, but in other cases they represent positive human characteristics like curiosity, agility and cleverness (Smith-Marder, 2002; Wertz, 1994). In western psychology, before the settlement of behaviorism, it was the negative comparison between rats and humans the one that predominated; rats were thought as a mirror image of ours, but in a negative connotation that represented "our dark and destructive side" (Wertz, 1994, 2000). Nowadays, although a great part of the human population dislikes them, the perception of rats as very gentle and prosocial animals is spreading fast thanks to their popularization as unusual pets and to the increasing knowledge about their sociality (Andrews & Monsó, 2020; Beumer, 2014), a conception that has influenced their use for the study of social cognition.

The oldest evidence of rats domestication comes from Japan and China around the XVII century, but it wasn't until the XIX century that the first scientific laboratory experiments with rats were reported, and their lab domestication began (Hulme-Beaman et al., 2021). In 1899 it was published the first paper about the psychological development of the albino rat (Small, 1899), and a few decades later, thanks to the work of psychiatrist Adolf Meyer and neurologist Henry Donaldson, the tradition of the use of the albino rat as a general model for the study of behavior and cognition started to grow (Richter, 1959). Although Meyer was an advocate of a comparative method in which many species should be studied, and that he actually did research in several species, he believed that non-human animals could be studied as some kind of less evolved humans (Logan, 2005), an anthropocentric perspective that without doubt influenced the inferences he made from rat to other species, and that nowadays is common in the work of many comparative psychologists.

Donaldson on the other hand defended that improving our knowledge about the rat would help to define its utility for different research questions as well as its uselessness for others; he was indeed interested in exploring the representational scope of the rat, unfortunately his research agenda was influenced by the academic goals of the Wistar Institute in that time, pushing him to start a program for the standardization of the albino rat as a universal model for biomedical and psychological research, and leaving behind his opinions about the rat *representandum* (Clause, 1993; Logan, 2001, 2005; Modlinska & Pisula, 2020). Donaldson dedicated his career to publish a big compendium of data about the rat anatomy, physiology, behavior, and some psychological aspects which was expanded by his doctoral student John B. Watson, and later by some Watson's students like Curt P. Richter and Karl Lashley (Lindsey & Baker, 2006; Logan, 2005). Watson also played a major role in the history of the lab rat and comparative psychology; he considered that research on animal behavior has the right to exist for its own, whether or not it could be extrapolated to humans, but this approach was usually thought as a thing that concerned only to biologists, specifically to ethologists, difficulting the collaboration of these two disciplines.

With the boom of the albino rat as a famous animal model in comparative psychology, the idea that the observations in the rat could be generalized to humans became an *a priori* assumption. Some researchers like Beach (1950) and Lockard, (1968) began to worry about three things. First, the concentration upon one single species that went against the goal of comparative science; second, the anthropocentric inclinations of comparative psychology, to which Lockard pointed out that murine rodents, like rats and mice, were not "...some sort of preserved form of ancestral stock from which any other animals and their behavior evolved (p.738)" questioning the way in which comparative psychologist extracted general conclusions about mammals and humans from a particular species which had their own specializations; and third, they criticized the validity of extrapolating observations of behavior to other animals from a domesticated species.

The domestication of rats is indeed of relevant interest because it implies changes in its social behavior. Wild rats were not used in experimentation because of their tendency to escape and to attack investigators, but albino rats were already previously domesticated to some degree, so by the time Meyer and Donaldson started to use rats in their laboratories they chose albinos for their docility, and also because they were perceived as purer and cleaner animals (Castle, 1947; Wertz, 2000). In the Wistar Institute, Helen D. King, who worked with

Donaldson, recreated the domestication of rats in the lab environment in a series of breeding experiments with wild rats, which resulted in the creation of the Wistar rat, the first genetically standardized albino strain for research purposes which was also significantly fearless and less aggressive than the wild types (Lindsey & Baker, 2006).

Whether tamenesis is the result of conscious or unconscious artificial selection, a reduced aggressivity and fear towards humans is one of the principal characteristics that facilitate domestication (Agnvall et al., 2018; Jensen, 2014; Wilkins et al., 2014), and it has also been correlated with changes in the social behavior of animals towards their conspecifics, specifically, decrease of aggressive responses and increase social tolerance and prosociality (Hare, 2018). This effect has been proved to occur in rats (Plyusnina et al., 2011) and there is evidence that the sociability of wild rats might be significantly different to that of lab rats (Barnett, 1958; Boice, 1972; Lockard, 1968; Pellis et al., 2019; Ruan & Zhang, 2016; Schweinfurth et al., 2017) meaning that domestication should be taken into account as a relevant variable when making inferences about social behavior and cognition in studies based on the lab rat sociality.

It is clear that sociability and prosocial behaviors are not exclusive human characteristics, but they are indeed one of the main criteria within comparative psychology that apparently has an important weight to determine which species are most similar to humans in a global sense of 'social intelligence' and 'social sentience'. From the anthropocentric perspective, based on phylogenetic relatedness, non human primates should be the best replacement of humans, but as they are difficult to study there's a need to find more approachable animal models, and coincidentally, apart from all the advantages in handling matters, the several studies regarding the sociality of the albino laboratory rat had been changing the perception of it from an elusive and aloof animal to a very prosocial one over the years, which in consequence has reinforced its use as a model for the understanding of social cognition function and dysfunction both in a general and particular sense, but it is necessary to analyze the validity of this comparative and translational studies.

Assumptions of the rat representativeness in recent comparative studies of social cognition

Some of the most popular studies for which albino rats are used in regard to social cognition are the study of social recognition, maternal care, sexual behavior, socio-affective states, communication, social motivation, social preferences, attachment, cooperation, empathy and altruism, and in the case of socio-cognitive disorders, autism spectrum disorder is probably the most studied (Ergaz et al., 2016; Kaffman & Krystal, 2012; Wöhr & Krach, 2017). Scientific findings about social behavior and cognition on albino rats (and also in other typical animal models) tend to be implicitly extrapolated to other animal taxa or to humans until proven otherwise or until someone points out the inconsistencies of these claims. The repercussions of these arbitrary extrapolations in comparative psychology are of importance in several areas. First, within the scientific community of comparative psychology, because new research questions and experimental designs are being posed after what may be erroneous inferences; second, in the social and anthropological sciences when this biased assumptions are adopted to support hypotheses about human behavior; third, in the way we do science communication and education, where much of the scientific observations about animal models and humans are

simplified or exaggerated; and fourth, in the socio-cultural level as they influence the way in which we perceive 'human nature' and socio cognitive disorders leading to moral assumptions about behavior, which might also indirectly influence decisions taken in a political level.

There are very clear examples of these repercussions, one is exposed in a review paper of the cultural influence that John B. Calhoun's experiments on rats had in the 60's and some decades later (Ramsden & Adams, 2009), a series of experiments that were designed to answer which might be the consequences of overpopulation on human social behavior. Another interesting and more contemporary case is exposed by Kenney & Müller (2017) in a paper called "Of rats and women: Narratives of motherhood in environmental epigenetics"; in this paper they criticize how the observations on rat's maternal care and its epigenetic effects on the social behavior of their offspring, are taken out of the biological context of rats and directly extrapolated to human motherhood, emphasizing stereotyped gender roles about the supposed obligation of women to be 'loving' mothers and to take all responsibilities in children nurture and in the development of socio-cognitive disorders or psychopathologies in their children.

With the objective to show this problematic side of comparative studies on social cognition through the rat as animal model, we examine the validity of the extrapolations in a few papers ranging from the year 2011 to 2021 which are summarized in **Table 1**. It is important to clarify that this analysis was only about the rat as an animal model, and the theoretical justifications of its representativeness, we did not make any observations about experimental designs, experimental paradigms, methodology, or other inconsistencies that the articles might have. By analyzing the research questions, the objective of the studies, the characteristics of the representational target, the role of the rat as a model (exemplary or surrogate), the inferences made by the authors from the model to the target, and how are they justifying the representativeness of the model, we identified some basic epistemic problems:

1. Research questions and objectives tend to be anthropocentric, not only because they try to understand particular aspects of human social cognition, but because there is an implicit assumption that social cognition in non-primate animals is more primitive and evolutionary old.
2. Without giving theoretical justification, it is assumed that the rat is representative of the social cognition in three categories of animals: all non-primate mammals, all rodents, or all group-living mammals.
3. In some cases, the representational targets and the role of the rat as animal model are not coincidental, the rat is being used as a general model to understand particular targets, or what might be particular aspects in the rat's social behavior and cognition are being generalized.
4. In most articles, the rat is not being used as a model, but it is put to test in order to show if it can be a good model to study some socio-cognitive phenomena. While these are valid tests, the goal is to see if the rat is capable of doing things that humans can do, and there is not a clear theoretical justification for the use of the rat in particular other than the anthropocentric assumptions of similarity between rats and humans (typically supported only by neural homologies), or just because of academic tradition.
5. Some of the hypotheses or predictions are being proposed based on previous experimental observations of the rat behavior, but no support is presented for these hypotheses at proximal or ultimate aspects of biology. This is, to affirm that the rat has

certain cognitive capacities based solely on its performance in a behavioral test rather than in a biological reason.

6. Evidence that supports the rat representativeness in relation to the target, is typically exposed in the discussion section after the presentation of the experimental results, when it should be exposed in the introductory section as a justification to apply the tests on the rat.
7. Neither of these studies discuss the implications that domestication might have on the social behavior and sociocognitive capacities that were under study, like a better ability to learn operational tasks or the changes in social preferences and exploratory behavior.

Table 1. Analysis of the assumptions about the rat representativeness in recent comparative studies

Study	Research question	Characteristics of the representational target and the model	Inferences and extrapolations of the model	Justification of the representativeness of the model
<p>“Helping a cagemate in need: empathy and pro-social behavior in rats” (Bartal et al., 2011)</p> <p>Published in <i>Science</i></p>	<p><i>Are non-primate animals capable of experiencing motivational states like empathic concern?</i></p> <p>The research question in this study is anthropocentric as there is an implicit assumption that in a global sense non-primate animals might be simpler than primates.</p>	<p>In this study the representational target is <i>Primate-like empathy</i>.</p> <p>Primate-like empathy is approached as a <i>particular</i> target in the context of the study, but the rat is being used as a <i>general</i> model because it is assumed that the rat is representative for the empathic experiences of all non-primate mammals', or at least of all rodents'. The problem with the anthropocentric assumptions is that if the rat passes the test, it could be used as a particular model to the study of primate empathy, while representing at the same time non-primate empathy which is contradictory.</p>	<p>Authors conclude that although rats show prosocial behavior towards conspecifics in distress, there is no way to unambiguously prove the motivational state, therefore they cannot conclude if rats are experiencing primate-like empathy.</p>	<p>The authors justify the model alleging the presence of neural homologies between rats and primates, and alleging that empathy is present in social species, but they do not go deeper into the particular aspects of sociality that might be correlated with the evolution of primate-like empathy, which might be of better value to assume that it is present in other species.</p> <p>Therefore, the ambiguity in the conclusions show that the evolutive correlates of primate-like empathy are not clear.</p>
<p>“Influence of Prenatal and Postnatal Stress on the Sexual Behavior of Rats” (Gomes et al., 2016)</p> <p>Published in <i>World Journal of Neurosciences</i></p>	<p><i>Does prenatal or postnatal stress cause individuals to be homosexuals?</i></p> <p>The research question comes from an interest in the etiology of human homosexuality, therefore is posed in a particular context.</p>	<p>In this study the representational target is <i>homosexuality</i></p> <p>In the context of the paper the representational target is <i>particular</i>, although it could be also interpreted as general, the rat is being used as a <i>surrogate</i> model, because the intention is to extrapolate the response of rats to humans.</p>	<p>Authors observed that stress during the first postnatal days diminishes the sexual motivation towards female rats in the adult males; according to them, this behavior is evidence of homosexual behavior and similar effects in humans can be assumed, that is, suffering stress as newborns lead people to develop homosexual behavior.</p>	<p>Authors present some assumptions about the representativeness of the rat based on neuronal homologies with humans, but they are discussed after showing the results when they should be the basis to sustain the hypothesis. Also authors are not showing evidence that supports the hypothesis on human studies, and do not clarify the usefulness of the rat as a model for the study of human homosexuality.</p>

<p>“An unknown male increases sexual incentive motivation and partner preference: Further evidence for the Coolidge effect in female rats” (Ventura-Aquino et al., 2016)</p> <p>Published in <i>Physiology & Behavior</i></p>	<p><i>Is the coolidge effect already observed in males also present in females?</i></p> <p>The question is approached both in a particular and general sense. Authors seem to be interested in expanding knowledge of female rats' behavior as a particular species, but at the same in using the female rat as a representative animal of a wider range of species.</p>	<p>The representational target is <i>the coolidge effect</i>.</p> <p>The target is being approached as a <i>generalized</i> phenomena as it is present in several species. In this general context the rat is being used as an <i>exemplary model</i>, although the authors do not clarify beforehand which kind of species are being represented by the rat and why.</p>	<p>Evidence of the presence of the coolidge effect in female rats was obtained. The authors argue that these findings might be representative for all females of species that mate in groups.</p>	<p>The authors do not go deeper into the explanations that might support the presence of this behavior specifically in females, limiting the extrapolations to other species that 'mate in groups', even though within this species, females might have different copulatory and reproductive strategies, that might not always correlate with the presence of the coolidge effect.</p>
<p>“Behavioral and neural correlates of hide-and-peek in rats” (Reinhold et al., 2019)</p> <p>Published in <i>Neuroscience</i></p>	<p><i>Do rats can play a simplified form of hide-and-peek game?</i></p> <p>The question can be interpreted both as general or particular, but it is approached from an anthropocentric perspective as the rat is put to test to show if it can do what humans do, in representation of the 'less-evolved animals'</p>	<p>The representational target is <i>hide-and-peek game</i> in behavioral terms, and <i>perspective taking</i> in socio-cognitive terms.</p> <p>In the context of this study the representational target is <i>particular</i>, because it is human centered, but the rat is not being used as a model, it is put to test to show if it can be a good model for the study of the target. However it seems that the rat was chosen for this test only by tradition, because they do not show biological justifications of its representativeness other than to experimentally prove if rats can do what humans do.</p>	<p>Experiments showed that rats are able to play hide-and-peek and to alternate between hiding and seeking roles.</p> <p>Authors propose that these findings might be a promising model for the study of perspective taking and theory of mind. They also infer that as the rat can play hide-and-peek-game these behavior and its cognitive correlates might be evolutionary old.</p>	<p>The assumptions of representatives are anthropocentric. It is assumed that as the rat showed perspective taking abilities then it must be evolutionary old and therefore most mammals might have this ability. These hurried assumptions discount alternative hypotheses like the possibility that perspective taking can be a specialization acquired by the rat more recently in its evolutive history, because of specific socioecological pressures.</p>
<p>“Similar levels of emotional contagion in male and female rats” (Han et al., 2020)</p> <p>Published in <i>Scientific Reports</i></p>	<p><i>Do rats show sexual differences in emotional contagion?</i></p> <p>Apparently, the objective of this study is to prove if female rats are more sensitive to emotional contagion but also to prove it can be used as a surrogate model for the study of men and women's differences in emotional contagion.</p>	<p>The representational target is <i>sex differences in emotional contagion</i></p> <p>The target is approached in a <i>generalized</i> context, as it is explained that several species might present sex differences in emotional contagion, and the rat is put to test to show if it is one of these species, but with the objective to later use it as a human surrogate model.</p>	<p>Contrary to the hypothesis, from which authors predict that female rats will show more emotional contagion than males, as it has been observed in humans, experiments showed that emotional contagion is roughly similar between male and female rats. Therefore, male rats can be representative of female rats in terms of emotional contagion of the species, but authors do not make any statements about what this means to rat-to-humans translational studies of empathy and emotional contagion.</p>	<p>In this study the representativeness of the rat, for sexual differences in emotional contagion, is supported by the hypothesis that emotional contagion evolves from parental care, and therefore, females should be expected to be more sensitive in species in which only females take care of the young, which include rats and humans.</p> <p>Even though the prediction was proven to be false, authors do not show evidence that the care systems of humans and rats are similar to assume that female rats might be representative of women.</p>

				Also they do not discuss the influence of gender roles in social cognition related to empathy in humans, nor the possible effects of domestication in this particular behavior of the male and female rats.
<p>“High mutual cooperation rates in rats learning reciprocal altruism: The role of payoff matrix” (Delmas et al., 2019)</p> <p>Published in <i>PLOS ONE</i></p>	<p><i>Are rats capable of learning reciprocal altruism in a modified paradigm of the prisoner's dilemma?</i></p> <p>The question can be interpreted both as general or particular. By the context we assume that authors want to prove if the rat can be a good model for the study of reciprocal altruism, but also they want to prove, based on an anthropocentric perspective, if it is a primitive cognitive capacity.</p>	<p>The representational target is <i>reciprocal altruism</i></p> <p>Authors first approach reciprocal altruism as a <i>particular target</i> because they argue it is a cognitive capacity present in primates, while in other animals there is not clear evidence of it. Nevertheless, the rat is being used as a <i>general model</i> representing all not-primate mammals or ‘less evolved mammals’.</p> <p>Once again if the rat passes the test, its representativeness would be contradictory under this anthropocentric perspective, as it could be used as a primate surrogate model, while at the same time could represent all non-primate mammals.</p>	<p>Results show that, under the experimental paradigm, rats have the cognitive capacity to learn reciprocal altruism, and authors infer that as this cognitive capacity is present in rats, it should have appeared early in evolution, but this is an anthropocentric conclusion with no evidence.</p>	<p>On one hand, the fitness benefits of reciprocal altruism are exposed, as kin selection and group selection, but there are no explanations of why this cognitive capacity should be present particularly in the albino rat.</p> <p>On the other hand authors do not expose a justification of the claim that rats express evolutionary old states of social altruism, and they do not consider alternative hypotheses, such as that the social systems of the rat have particularities that might require the evolution of this cognitive capacity.</p>
<p>“Auditory Stimulation with Mozart Sonata k448 and Heavy Metal Music Improves ShortTerm Memory in Rats” (Tonon Do Amaral, 2020)</p> <p>Published in <i>Open Science Journal</i></p>	<p><i>What is the effect of classical and heavy metal music in short and long term memory?</i></p> <p>The research question is particular, as it involves a very specific human cognitive phenomena which is the perception of music.</p>	<p>The representational target is the <i>human cognitive response to music</i></p> <p>This is a <i>particular</i> representational target as it implies music as a whole experience, and even different musical styles, not the sub components of music or musical characteristics that might be of more relevance to the rat. In this study the rat is clearly being used as a <i>surrogate model</i>, a literal replacement of humans.</p>	<p>Results showed a beneficial effect of Mozart and Heavy metal music on short term memory of the rat. Authors argue that this might be because of psychological mechanisms and that the study has important implications to support the clinical application of music in humans. Authors do not make conclusions about the limits of the representativeness of the model, but as they are using the rat as a surrogate model, the extrapolations are implicit.</p>	<p>The authors do not present a justification for the use of the rat as a model for the study of the cognitive effects of a complex human concept like music. In this case, evidence that the model experiences music or at least some musical elements in the same way as humans should be shown, but for the rat, and most animals, human music does not have a functional relevance.</p> <p>As the results of the study were positive, authors should look for alternative explanations.</p>
<p>“Behavioral responses to physical vs. social novelty in male and female laboratory rats” (Cavigelli et al., 2011)</p>	<p><i>Are the behavioral responses of the rat different in non-social novelty vs social novelty situations? And Are female rats more exploratory than</i></p>	<p>Representational target: <i>Rattus norvegicus behavioral response to social and non-social novelty</i></p> <p>In this case the representational target is particular, and the laboratory rat is representing its</p>	<p>When exploring novel stimuli in general, female rats are more active than males. Male rats are more active when exploring social novelty than when exploring novel objects, but females are not.</p>	<p>In this study, the rat is assumed to serve as a model for the study of sociocognitive dysfunction, in this sense, authors are trying to know more about the particular social behavior of the rat.</p>

<p>Experimental article Published in <i>Behavioral Processes</i></p>	<p><i>males in novelty situations?</i></p> <p>The research question in this study seems to be particular, as the interest is the behavior of the rat as a particular species, nevertheless this is with the objective to use this information to develop models of human sociocognitive dysfunction.</p>	<p>own species, or the wild rat.</p>	<p>Authors discuss some particularities of the methodology that might have led to the differences observed, but they do not speculate on biological causes.</p>	<p>Some hypotheses are postulated but these are based on other experimental observations of the rat behavior rather than on mechanistic or functional causes.</p> <p>Also, there is no speculation about the implications of domestication in the social responses of lab rat, and if it would be representative of the wild rat.</p>
<p>“Comparative Assessment of Familiarity/Novelty Preferences in Rodents” (Beery & Shambaugh, 2021) Published in <i>Frontiers in behavioral neurosciences</i></p>	<p><i>Do rats have preference for familiar or novel individuals?</i></p> <p>The question in this study is general, as it arises from an interest in the patterns of sociality of animals and its functional causes.</p>	<p>Representational target: <i>Social preferences</i></p> <p>In this study authors approach social preferences as a <i>generalized</i> phenomena, and the rat is being used as an <i>exemplary</i> model representing species that are socially organized in the same manner. Other species are reviewed in the study to compare other types of social organization.</p>	<p>The results showed that lab rats, in this case Long Evans Strain, as well as degus and mice, do not have any preferences for familiarity or social novelty. Other species, such as meadow and prairie voles do have a preference for social familiarity.</p> <p>Authors argue that the lack of social preferences in the rat are consistent with a flexible group structure, gregariousness and the potential to live in large groups.</p>	<p>Although in this study authors do base its hypothesis on functional causes of social preferences, and the results show consistency with the theory, they do not make any observations regarding the effects of domestication in social preferences. The social preferences of lab rats or urbanized rats in comparison to wild rats should be discussed, because there is a possibility that the first ones may no longer be representative of the last one in social preference aspects.</p>
<p>“Can you trust a rat? Using animal models to investigate the neural basis of trust-like behavior” (Wingerden & van den Bos, 2015) Published in <i>Social Cognition</i></p>	<p><i>Can trust be adequately modeled in laboratory animals such as rodents?</i></p> <p>The question in this study is particular and anthropocentric, as the main objective is to operationalize a complex cognitive phenomena like trust, and modify a game designed for humans (trust game) in order to be able to apply it on the rat, and therefore, use it as a model for the study of trust and its neuronal correlates.</p>	<p>Representational target: <i>trust or its core cognitive components</i></p> <p>In the context of the study, trust is approached as a <i>particular</i> target, but authors assumed that rats do not express human or primate-like trust, therefore, they propose to use the rat as a <i>generalized</i> model of a less complex form of trust that is based on mechanisms related to general reciprocity, rather than theory of mind or perspective taking.</p>	<p>Experiments showed that rats can learn reward probability contingencies based on social cues, and authors argue that this can be interpreted as a rudimentary capability for trust-like behavior.</p>	<p>Authors do express that the rat might not be representative of human trust, but there is an assumption that rats are able to experience rudimentary forms of trust, or that they have the core cognitive components of trust, this suppositions are only based on previous experiments on rats, but no speculations are expose about first, why in particular a rat needs the capacities to trust its conspecifics, and second, if it is a rudimentary form of trust, is it a generalized non-primate capacity? or to what kind of species can we generalize?</p>

In view of the prevalence of this kind of inferences and extrapolations within comparative psychology it is imperative to propose solutions. The lab rat as well as other

traditional models have become essential to scientific research, but we need to learn how to take the most advantage from them in epistemic terms, posing our research questions in the correct context and being clear about the limitations of its representation. Also it is important to recognize when the conventional models are not sufficient to answer our questions and to be open to new animal models, taking into account that we must apply the same epistemic examinations, because even though we find other species that might be better representatives of certain cognitive traits we still comparing them in a global and anthropocentric sense (in example: Byrne et al., 2009; Emery & Clayton, 2009; Marino, 2002), or generalizing its representativeness to a certain taxa (in example McGraw & Young, 2010), rather than paying attention to the epistemological context in which each animal is valuable (in example: Konopka & Roberts, 2016).

As highlighted throughout this review, one of the main problems in estimating the representational scope of the rat and other conventional models in terms of social cognition, is related to the anthropocentric perspective of evolution, wherein cognition is globally compared and is assumed to be different in matters of degree. From the fields of ethology and evolutionary psychology, while it is acknowledged that there are differences of degree in cognitive capacities across species due to specialization in certain cognitive domains, it is also posited that there are differences of kind, that are not contingent to phylogeny but arise from ecological challenges encountered by the species over the course of their evolution, that foster specific adaptations on behavior and cognition.

In this sense, when we ask ourselves if an animal has a cognitive capacity, one should also ask what is the problem that this cognitive capacity is solving in the natural environment of the species, so it would be easier to find correlations for the presence of certain cognitive capacities with the evolutionary history of the species in question, and to have more solid theoretical fundamentals in order to make inferences about cognition. However, the influence of phylogeny should not be discarded since phylogenetic restrictions and phylogenetic inertia, if analyzed correctly, can make comparative studies more precise. Phylogenetic analysis help us determine cognitive characteristics that are strongly conserved, that is, those cognitive issues that could indeed be generalized in specific taxa, while ecological analyzes help us determine cognitive characteristics that are contingent of environments, that is, those cognitive issues that are not generalizable to a taxon but to species that share ecological problems.

Consequently, the ecological perspective places significant value on evolutionary convergences and divergences in social cognition. As Kenney & Müller (2017) highlight, when doing social comparisons between other species and humans, it is important to take into account the obvious differences in the social systems, how these are constructed, and how these dynamics have evolved. The attention to differences in the sociality of the species and their evolution in order to draw more objective cross-species conclusions is in fact what is done in the ecological comparative method. In the next section, with the aim to delimitate some basic aspects in which the rat could reach a broad representative scope of human social cognition, we summarize the differences in the social systems of rats and humans as well as some important socioecological aspects.

Towards an Ecological Comparison of Rat and Human Social Systems

It has been speculated that the common ancestor of all mammals may have borne a morphological resemblance to a rodent (Churakov et al., 2010). This perception, combined with an anthropocentric view of evolution, may have fostered the erroneous assumption that modern rodents conserve "ancestral states" of mammalian social cognition, a very basic form of mammal social cognition. Ironically, from a purely phylogenetic standpoint, rodents are relatively close to primates (Lacher et al., 2016), which would generate the expectation of greater cognitive similarity with primates, a complex social cognition. These contradictions arise from relying exclusively on phylogenetic assumptions and are resolved when we adopt the comparative ecological perspective. The ecological perspective defended in this paper posits that similarities in social cognition typically arise from evolutionary convergences, where distinct species face analogous socioecological problems, rather than necessarily from proximity on the tree of life.

Comparing social systems between phylogenetically distant species, such as the rat and the human, may initially appear to be a reductive endeavor. However, when conducted through the lens of comparative ecology, this comparison does not seek to establish hierarchies or simplify human complexity to murine behavioral patterns. On the contrary, its value lies in identifying points of convergence and divergence in social organization that are linked to specific ecological and socioecological pressures. This approach allows for a more precise delineation of the rat's representational scope as a model when trying to understand human sociability. It moves beyond assuming global similarity based on phylogeny and instead focuses on identifying specific domains of social cognition that may be analogous due to shared adaptive problems.

Therefore, the following comparison presented in **Table 2** is not intended to be exhaustive nor to capture the full breadth of human culture. Instead, it serves as a heuristic tool. By contrasting fundamental aspects of the social systems of wild and urban rats (*Rattus norvegicus*) with those of *Homo sapiens*, drawing on ethological, paleoanthropological, and ethnographic evidence, we aim to: a) Identify fundamental divergences that limit direct extrapolation. For instance, the radical differences in parental care systems (uniparental in rats vs. cooperative alloparental in humans) or in the capacity to form long-term bonds among unrelated adults suggest that the cognitive substrates of complex social bonding, empathy, and large-scale cooperation likely differ in quality, not merely in degree. b) Highlight potential convergences that could support a valid representativeness in specific cognitive domains. For example, the fact that both species live in multi-male, multi-female groups and face problems of coordination, within-group competition, and discrimination between group members and strangers suggests that the rat could be an ecologically valid model for studying basic cognitive mechanisms underlying social recognition, social motivation, and conflict resolution in a group context.

In the case of the rat we present information extracted from various sources about the wild, urbanized and the laboratory rat (Berdoy & Drickamer, 2007; Feng & Himsforth, 2014; Galef, 1970; Gardner-Santana et al., 2009; Lore et al., 1984; Lore & Flannelly, 1977; Schneeberger et al., 2012; Schweinfurth, 2020). Data of human sociality was extracted from paleoanthropological, ethnographic and human ethology informational sources (Furuichi, Yamagiwa, & Aureli, 2015; Summers & Crespi, 2013; Steele & Shennan, 1996; Manning, 2022; Jones, 2011; Bogin et al., 2014; Mansperger, 1990). Although our aim to compare rats

and human sociality may seem very simplistic or even reductionist, especially in the descriptions of human behavior, it is proposed as a first step to contrast the points of convergence and divergence in social systems that can help us to determine for which instances of social cognition the rat might be a valuable model for the study of human social cognition and for which ones it might not.

Tabla 2. Comparative overview of social systems in *Rattus norvegicus* and *Homo sapiens*.

	Basic aspects of <i>Rattus norvegicus</i> social system	Basic aspects of <i>Homo sapiens</i> social system
Mating strategies	Polygynandry is the most cited form of mating in <i>Rattus norvegicus</i> , but studies in wild populations report that their primary mating strategy is polygynous, sustained by single male territoriality, and polygynandry is only expressed in conditions of high population density.	In accordance with primarily ethological analyses, it has been suggested that the precultural human mating system leans towards selective promiscuity, at least until the development of cultural controls governing sexual behaviors.
Care system	The care system of the rat is uniparental, only the female rat takes care of the young. Domesticated and urbanized rats are able to breed communally but this has not been reported in wild rats, and it has been observed that wild female rats construct private chambers in the communal burrow.	Alloparental care is present in all human societies, although in modern <i>Homo sapiens</i> the care of the young is related to cultural rules, the basis is alloparental, and the provisioning of human allocare is often uncoupled from genetic relatedness.
Group composition	The most basic social units of wild rats are harems, with one male and two or three females. In rich environments colonies can grow, organizing in multimale and multifemale clans, in which males compete for estrous females. Small sub groups of young females or males can also be part of the colonies.	Groups in early <i>Homo sapiens</i> were nomadic multifemale and multimale groups, including individuals of different ages and with a relatively balanced sex ratio. Research in numerous disciplines argues that the household can be seen as the basic and biological structure of human social life, and that it is headed by a pair or more socially bonded adults (non strictly a heterosexual couple). The human household is analogous to the intimate groups of the primate species, which provides basic comfort and nurture. Also Humans combine their intimate small groups into bigger community groups that before the emergence of a hunting life might have had fission-fusion dynamics. After the change from nomadic to sedentary lifestyle the communities were able to grow bigger and to form more complex multilevel societies.

Group size	In environments with abundant resources rats are reported to form colonies that can reach more than 150 individuals, but this group sizes are typically reported in rural and urbanized environments, where population density is very high.	According to certain models, early Homo sapiens groups exhibited a range in size, spanning from a minimum of 25 individuals to a maximum of 300 individuals. These group sizes would have been characterized by the maintenance of a certain level of social cohesion among all members. In larger communities, as in modern societies, cooperation can still prevail but the social, and affective cohesion among members diminishes.
Kin pattern	According to study reports in urban rats, colonies consist of the same levels of genetically related and unrelated individuals, but there are no reports about the level of genetic relatedness in members of wild colonies.	Hominins presumably developed from ancestors that lived in groups where average kinship between group members was also low, this suggests that the presence of extensive alloparental care and a pronounced division of labour between group members in human societies is likely to have evolved by different evolutionary pathways
Dispersal and philopatric patterns	Dispersal is male biased, and typically young males start new colonies. Philopatry on the other side, is female biased.	Although it has been hypothesized that the hominid ancestors had a female based pattern of dispersal and a male based philopatric pattern, some studies indicate that in the human case, dispersal and philopatry was already practiced by both females and males before the agricultural revolution.
Affiliative behaviors and social preferences	Rats express affiliative behaviors as allogrooming, huddling, play and food sharing. Play is mostly expressed by young infant rats, although adult rats can also show play behavior. In adult wild rats only play directed to infants has been reported, but domesticated rats do exhibit play between adults. Within urbanized colonies it has been reported that in general, rats of the same colony tend to ignore each other in contexts unrelated to mating, or when they sleep in groups. Mothers and their infants form strong bonds, but there is no evidence that adult wild rats form stable pair bonds with other adult conspecifics. While it has been reported that lab rats display preference for social novelty, wild rats are very intolerant to unfamiliar intruders.	Humans can form both short and long term bonds with conspecifics, particularly long term social bonds are more typical between parents and offspring, siblings, and sexual partners, and between members of the same community independently of their genetic relationship. In modern humans there is an unusual level of intragroup tolerance and cooperation, and some hypotheses describe a strong selective pressure in favor of prosociality and against aggression in human evolution through the paleolithic.
Agonistic behaviors	Agonistic behaviors are principally	Humans exhibit a distinctive pattern of

	<p>directed to non colony members, and they are displayed by resident males. In general, males are more socially intolerant than females. Females' agonistic behaviors are more related to the defense of their young and their breeding chamber to avoid infanticide, which is likely to be frequent by both male and females. In comparison to wild rats, domesticated rats show lower levels of aggression but they show the same repertoire of aggressive behaviors.</p>	<p>aggression when compared to other <i>Pan</i> species. They show a higher tendency for proactive aggression and a lower frequency of reactive aggression. Reactive aggression is an immediate response to threats or frustrating events while Proactive aggression involves purposeful, planned attacks with the aim of achieving internal or external rewards. also, the neural systems mediating these two types of aggression differ, suggesting independent evolutionary influences Despite little difference in anger levels between men and women, males tend to be more reactive aggressors in contexts involving serious physical harm. The variation in aggression patterns may be influenced by both cultural and biological factors but it is suggested that capital punishment, a cultural universal phenomena, may have played a role in selectively lowering the propensity for reactive aggression in <i>Homo sapiens</i>, before their dispersal from Africa.</p>
<p>Social dominance and hierarchies</p>	<p>Female rats form loose hierarchies related to their estrous cycle, while males form more strong hierarchies that are maintained by their fighting abilities..</p>	<p>Kinship connections likely had a significant impact on the social structure of early <i>Homo sapiens</i>. However, the emergence of persuasion and influence became an additional foundation for social dominance, contributing to societies that were more egalitarian compared to those observed in nonhuman primates. If leadership roles existed, they were typically informal and situational rather than established positions of authority. In nomadic hunter-gatherer communities, the closest semblance to elevated individual status is often associated with high respect derived from prestige, alliance-building, and negotiation skills.</p>
<p>Cooperation and division of labor</p>	<p>There are no studies that investigate whether there is division of labor in the wild rat or in the domesticated rat under semi natural conditions. Although there are studies on cooperation in rats, there is not conclusive evidence about the social context in which wild rats do cooperate; lab rats are more likely to cooperate in contexts of general reciprocity and wild rats in contexts of</p>	<p>Holocene humans exhibit robust intragroup cooperation, including food sharing and social bonding, especially related to food acquisition and childcare, such as alloparenting or cooperative breeding. While cooperation leans toward kin and reciprocating partners, it extends to a diverse range of individuals, including strangers. Cultural evolution has produced norms guiding behavior,</p>

	direct reciprocity.	crucial for sustaining cooperative practices within human groups. In forager societies, food distribution often prioritizes kin, yet a substantial portion of daily household production is shared with unrelated households. Egalitarian values prevalent in these societies influence sharing decisions, addressing needs like caring for the elderly, sick, injured, or those with many dependents. Homo sapiens uniquely exhibits extensive cooperation among genetically unrelated individuals, with societal values transmitted through norm internalization across generations. The flexible division of labor, based on age, sex, and skill, is a distinguishing feature. Additionally, humans engage in interspecific cooperation with domesticated animals.
Communication and transmission of information	Rats communicate acoustically by different calls related to generalized contexts, descriptions include, social defeat call, alarm or predator call, insolation call, and social call, which is used in a variety of affiliative social contexts such as play, copulation, or joint exploration. There is also communication via odors, and it is displayed by scent marking to signal dominance or territoriality both by males and females. In a general sense, rats seem to acquire information about the environment, specially about food resources, in a socially passive manner, by association of social cues or by copying others preferences. Also, there are some reports of local differences in wild rat colonies related to their hunting techniques that appear to be socially learned, but there is no evidence about active transmission of information, such as some kind of teaching.	Humans instinctively engage in meaningful forms of gestural communication, such as pointing and pantomiming, which together with a high cooperative tendency played crucial roles in the development of human language. Core traits of human communication include learning, adaptability, and attentiveness to the interlocutor. Additionally, humans have the capacity to create and transmit diverse grammatical conventions that form intricate linguistic structures, organizing complex messages for recurring communicative scenarios. This process also involved the development of symbolic language.

In essence, this comparison does not reduce human behavior to murine biology. Rather, it utilizes biological and ecological differences and similarities to construct a more robust theoretical framework. This framework allows us to ask: for which specific problems of social cognition can the rat, as a species that has evolved under certain socioecological pressures, be an informative exemplary or surrogate model? The answer is not found in a presumed linear

evolutionary scale, but in a detailed analysis of how each species' ecology has shaped the specializations of its social mind.

Conclusion

The albino rat has been an indispensable contributor to the scientific understanding of behavior and cognition. However, its entrenched role as a standard model for social cognition is fraught with unexamined epistemic foundations. This paper has argued that the widespread practice of extrapolating directly from rat to human social cognition often rests on an anthropocentric and linear view of evolution, where the rat is seen as a "simpler version" of a human, rather than a species with its own unique cognitive specializations shaped by its distinct evolutionary and ecological path. The analysis of recent studies reveals recurring pitfalls: the conflation of the rat's role as a general exemplar for non-primate mammals with its role as a particular surrogate for humans, justifications based on neural homologies presented post-hoc, and a general neglect of the profound impacts of domestication on social behavior.

Moving forward, a more rigorous and productive path is available through the integration of the comparative ecological perspective. This approach demands that we reframe our research questions. Instead of asking, "Can the rat do what humans do?", we must ask, "What specific socioecological problem does this cognitive capacity solve in the rat's natural history, and is that problem analogous to one faced by humans?". This shift redirects the focus from a global, often misleading, comparison of "intelligence" to a domain-specific analysis of cognitive adaptations. It allows us to discern whether a similarity is a true evolutionary convergence or a superficial analogy.

Consequently, the representational scope of the albino rat must be deliberately and carefully circumscribed. The comparative framework of social systems (Table 2) illustrates that while there are points of potential convergence (e.g., group living, social recognition), there are also profound divergences (e.g., parental care systems, long-term bonding) that fundamentally limit the rat's utility as a model for certain aspects of human sociality. The rat is not a miniature, simplified human; it is a sophisticated rat. Its greatest value as a model will be realized when we study it as a specific species first, leveraging its well-mapped biology to understand the general principles of social cognition that emerge under specific ecological constraints, and then judiciously determining where those principles hold translational relevance for humans.

Therefore, we advocate for an epistemologically conscious comparative psychology. This entails a commitment to justifying the choice of model organism a priori based on ecological and functional congruencies, not merely tradition or convenience, and being open to a broader diversity of model organisms, each selected for their specific suitability to the research question at hand. By adopting this framework, we can honor the rat's historical contribution while steering the science of social cognition toward more valid, reliable, and ecologically-grounded conclusions.

Bibliography

Agnvall, B., Bélteky, J., Katajamaa, R., & Jensen, P. (2018). Is evolution of domestication driven by tameness? A selective review with focus on chickens. *Applied Animal Behaviour Science*, 205, 227-233. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2017.09.006>

- Aitman, T., Dhillon, P., & Geurts, A. M. (2016). A RAtional choice for translational research? *Disease Models & Mechanisms*, 9(10), 1069-1072. <https://doi.org/10.1242/dmm.027706>
- Alford, J. R., & Hibbing, J. R. (2004). The Origin of Politics: An Evolutionary Theory of Political Behavior. *Perspectives on Politics*, 2(04), 707–723. <https://doi.org/10.1017/S1537592704040460>
- Andrews, K., & Monsó, S. (2020). *Why don't rats get the same ethical protections as primates?* [Digital Magazine]. Aeon. <https://aeon.co/essays/why-dont-rats-get-the-same-ethical-protections-as-primates>
- Ankeny, R. A., & Leonelli, S. (2018). Organisms in Experimental Research. En M. Dietrich, M. Borrello, & O. Harman (Eds.), *Handbook of the Historiography of Biology* (Vol. 1, pp. 1-25). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-74456-8_15-1
- Ankeny, R., & Leonelli, S. (2020). *Model Organisms* (1.^a ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108593014>
- Apicella, C. L., & Silk, J. B. (2019). The evolution of human cooperation. *Current Biology*, 29(11), R447–R450. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.03.036>
- Augoustinos, M., Walker, I., & Donaghue, N. (2014). *Social Cognition: An Integrated Introduction*. SAGE.
- Barnett, S. A. (1958). An Analysis of Social Behaviour in Wild Rats. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 130(1), 107-152. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1958.tb00565.x>
- Bartal, I. B.-A., Decety, J., & Mason, P. (2011). Helping a cagemate in need: Empathy and pro-social behavior in rats. *Science (New York, N.Y.)*, 334(6061), 1427-1430. <https://doi.org/10.1126/science.1210789>
- Bateson, P., & Laland, K. N. (2013). Tinbergen's four questions: An appreciation and an update. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(12), 712-718. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.013>
- Beach, F. A. (1950). The Snark was a Boojum. *American Psychologist*, 5(4), 115-124. <https://doi.org/10.1037/h0056510>
- Beery, A. K., & Shambaugh, K. L. (2021). Comparative Assessment of Familiarity/Novelty Preferences in Rodents. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 15. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnbeh.2021.648830>
- Berdoy, M., & Drickamer, L. C. (2007). Comparative social organization and life history of Rattus and Mus. *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*, 380-392.
- Bertile, F., Matallana-Surget, S., Tholey, A., Cristobal, S., & Armengaud, J. (2023). Diversifying the concept of model organisms in the age of-omics. *Communications Biology*, 6(1), 1062. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-05458-x>
- Beumer, K. (2014). Catching the Rat: Understanding Multiple and Contradictory Human-Rat Relations as Situated Practices. *Society & Animals*, 22, 8-25. <https://doi.org/10.1163/15685306-12341316>
- Boehm, C. (2012). Ancestral Hierarchy and Conflict. *Science*, 336(6083), 844–847. <https://doi.org/10.1126/science.1219961>

- Bogin, B., Bragg, J., & Kuzawa, C. (2014). Humans are not cooperative breeders but practice biocultural reproduction. *Annals of Human Biology*, 41(4), 368–380. <https://doi.org/10.3109/03014460.2014.923938>
- Boice, R. (1972). Some Behavioral Tests of Domestication in Norway Rats. *Behaviour*, 42(3-4), 198-230. <https://doi.org/10.1163/156853972X00275>
- Bolker, J. (2009). Exemplary and Surrogate Models: Two Modes of Representation in Biology. *Perspectives in biology and medicine*, 52, 485-499. <https://doi.org/10.1353/pbm.0.0125>
- Byrne, R. W., Bates, L. A., & Moss, C. J. (2009). Elephant cognition in primate perspective. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 4, 65-79. <https://doi.org/10.3819/ccbr.2009.40009>
- Castle, W. E. (1947). The Domestication of the Rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 33(5), 109-117.
- Cavigelli, S. A., Michael, K. C., West, S. G., & Klein, L. C. (2011). Behavioral responses to physical vs. Social novelty in male and female laboratory rats. *Behavioural processes*, 88(1), 56-59. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.06.006>
- Chapais, B. (2013). Monogamy, strongly bonded groups, and the evolution of human social structure. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 22(2), 52–65. <https://doi.org/10.1002/evan.21345>
- Churakov, G., Sadasivuni, M. K., Rosenbloom, K. R., Huchon, D., Brosius, J., & Schmitz, J. (2010). Rodent Evolution: Back to the Root. *Molecular Biology and Evolution*, 27(6), 1315-1326. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq019>
- Clause, B. T. (1993). The Wistar rat as a right choice: Establishing mammalian standards and the ideal of a standardized mammal. *Journal of the History of Biology*, 26(2), 329-349. <https://doi.org/10.1007/BF01061973>
- de Waal, F. (1999). Anthropomorphism and anthropodenial: consistency in our thinking about humans and other animals. *Philosophical Topics*, 27(1), 255-280. <https://www.jstor.org/stable/43154308>
- Degeling, C., & Johnson, J. (2013). Evaluating Animal Models: Some Taxonomic Worries. *The Journal of medicine and philosophy*, 38. <https://doi.org/10.1093/jmp/jht004>
- Delmas, G. E., Lew, S. E., & Zanutto, B. S. (2019). High mutual cooperation rates in rats learning reciprocal altruism: The role of payoff matrix. *PLOS ONE*, 14(1), e0204837. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204837>
- Derntl, B., & Habel, U. (2011). Deficits in social cognition: A marker for psychiatric disorders? *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, 261(2), 145. <https://doi.org/10.1007/s00406-011-0244-0>
- Elamin, M., Pender, N., Hardiman, O., & Abrahams, S. (2012). Social cognition in neurodegenerative disorders: A systematic review. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 83(11), 1071-1079. <https://doi.org/10.1136/jnnp-2012-302817>
- Ellenbroek, B., & Youn, J. (2016). Rodent models in neuroscience research: Is it a rat race? *Disease Models & Mechanisms*, 9(10), 1079-1087. <https://doi.org/10.1242/dmm.026120>
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2009). Comparative Social Cognition. *Annual Review of*

- Psychology*, 60(1), 87-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.60.110707.163526>
- Ergaz, Z., Weinstein-Fudim, L., & Ornoy, A. (2016). Genetic and non-genetic animal models for autism spectrum disorders (ASD). *Reproductive Toxicology*, 64, 116-140. <https://doi.org/10.1016/j.reprotox.2016.04.024>
- Feng, A. Y. T., & Himsworth, C. G. (2014). The secret life of the city rat: A review of the ecology of urban Norway and black rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*). *Urban Ecosystems*, 17(1), 149-162. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0305-4>
- Furuichi, T., Yamagiwa, J., & Aureli, F. (2015). *Dispersing Primate Females: Life History and Social Strategies in Male-Philopatric Species*. Springer.
- Galef, B. G. (1970). Aggression and timidity: Responses to novelty in feral Norway rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 70(3, Pt.1), 370-381. <https://doi.org/10.1037/h0028719>
- Gardner-Santana, L. C., Norris, D. E., Fornadel, C. M., Hinson, E. R., Klein, S. L., & Glass, G. E. (2009). Commensal ecology, urban landscapes, and their influence on the genetic characteristics of city-dwelling Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Molecular ecology*, 18(13), 2766-2778. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04232.x>
- Gilbert, S. F. (2009). The adequacy of model systems for evo-devo: modeling the formation of organisms/modeling the formation of society. In Barberousse, A., Morange, M., Pradeu, T. (Eds.). *Mapping the future of biology: evolving concepts and theories* (pp. 57-68). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Gomes, L. R. M., Rocha, L. A. R. da, Ferreira, S. M. S., Soutinho, R. S. R., & Trindade-Filho, E. M. (2016). Influence of Prenatal and Postnatal Stress on the Sexual Behavior of Rats. *World Journal of Neuroscience*, 6(2), Article 2. <https://doi.org/10.4236/wjns.2016.62013>
- Han, Y., Sichterman, B., Carrillo, M., Gazzola, V., & Keysers, C. (2020). Similar levels of emotional contagion in male and female rats. *Scientific Reports*, 10(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59680-2>
- Hare, B. (2017). Survival of the Friendliest: *Homo sapiens* Evolved via Selection for Prosociality. *Annual Review of Psychology*, 68(1), 155-186. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010416-044201>
- Hare, B. (2018). Domestication experiments reveal developmental link between friendliness and cognition. *Journal of Bioeconomics*, 20(1), 159-163. <https://doi.org/10.1007/s10818-017-9264-9>
- Hare, B., Brown, M., Williamson, C., & Tomasello, M. (2002). The domestication of social cognition in dogs. *Science*, 298(5598), 1634-1636. <https://doi.org/10.1126/science.1072702>
- Hareli, S., & Parkinson, B. (2008). What's Social About Social Emotions? *Journal for the Theory of Social Behaviour*, 38(2), 131-156. <https://doi.org/10.1111/j.1468-5914.2008.00363.x>
- Henry, J. D., von Hippel, W., Molenberghs, P., Lee, T., & Sachdev, P. S. (2016). Clinical assessment of social cognitive function in neurological disorders. *Nature Reviews Neurology*, 12(1), 28-39. <https://doi.org/10.1038/nrneurol.2015.229>
- Herpertz, S. C., & Bertsch, K. (2014). The social-cognitive basis of personality disorders. *Current Opinion in Psychiatry*, 27(1), 73.

<https://doi.org/10.1097/YCO.0000000000000026>

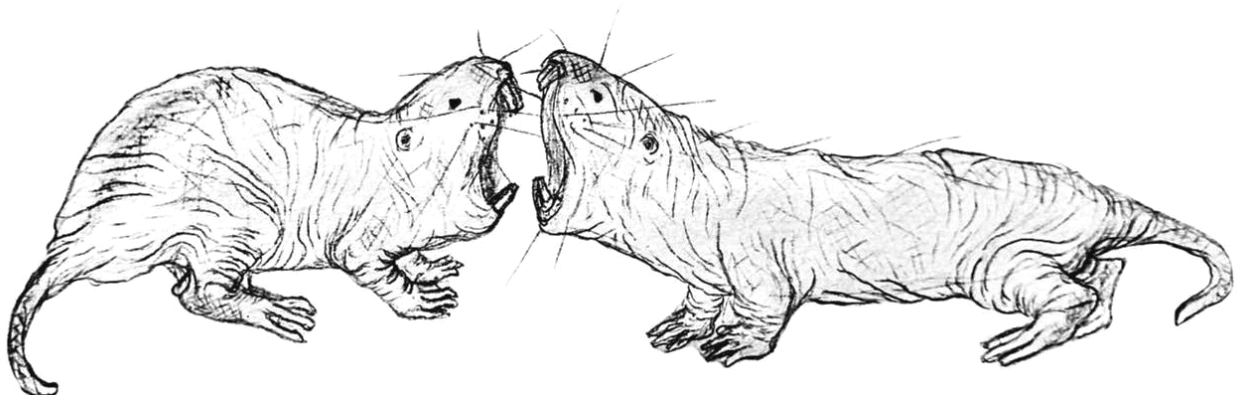
- Hickman, D. L., Johnson, J., Vemulapalli, T. H., Crisler, J. R., & Shepherd, R. (2017). Commonly Used Animal Models. *Principles of Animal Research for Graduate and Undergraduate Students*, 117-175. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802151-4.00007-4>
- Holekamp, K. E., & Strauss, E. D. (2016). Aggression and dominance: An interdisciplinary overview. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 12, 44–51. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.08.005>
- Hulme-Beaman, A., Orton, D., & Cucchi, T. (2021). The origins of the domesticated brown rat (*Rattus norvegicus*) and its pathways to domestication. *Animal Frontiers*, 11(3), 78-86. <https://doi.org/10.1093/af/vfab020>
- Iannaccone, P. M., & Jacob, H. J. (2009). Rats! *Disease Models & Mechanisms*, 2(5-6), 206-210. <https://doi.org/10.1242/dmm.002733>
- Jensen, P. (2014). Behavior Genetics and the Domestication of Animals. *Annual Review of Animal Biosciences*, 2(1), 85-104. <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-022513-114135>
- Jones, C. B. (2011). Are Humans Cooperative Breeders? A Call for Research. *Archives of Sexual Behavior*, 40(3), 479–481. <https://doi.org/10.1007/s10508-011-9741-5>
- Kaffman, A., & Krystal, J. H. (2012). New Frontiers in Animal Research of Psychiatric Illness. *Methods in Molecular Biology (Clifton, N.J.)*, 829, 3-30. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-458-2_1
- Kappeler, P. M. (2019). A framework for studying social complexity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(1), 13. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2601-8>
- Katz, P. S. (2016). ‘Model organisms’ in the light of evolution. *Current Biology*, 26(14), R649-R650. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.071>
- Katz, P. S. (2019). The conservative bias of life scientists. *Current Biology*, 29(14), R666-R667. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.066>
- Kenney, M., & Müller, R. (2017). Of rats and women: Narratives of motherhood in environmental epigenetics. *BioSocieties*, 12(1), 23-46. <https://doi.org/10.1057/s41292-016-0002-7>
- Konopka, G., & Roberts, T. F. (2016). Animal models of speech and vocal communication deficits associated with psychiatric disorders. *Biological Psychiatry*, 79(1), 53-61. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2015.07.001>
- Lacher, T., Murphy, W., Rogan, J., Smith, A., & Upham, N. (2016). *Evolution, phylogeny, ecology and conservation of the Clade Glires: Lagomorpha and Rodentia* (pp. 15-26).
- LaFollette, H., & Shanks, N. (1993). Animal Models in Biomedical Research: Some Epistemological Worries. *Public Affairs Quarterly*, 7(2), 113-130.
- Leonelli, S., & Ankeny, R. A. (2013). What makes a model organism? *Endeavour*, 37(4), 209-212. <https://doi.org/10.1016/j.endeavour.2013.06.001>
- Levy, A., & Currie, A. (2015). Model Organisms are Not (Theoretical) Models. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 66(2), 327-348. <https://doi.org/10.1093/bjps/axt055>
- Lickliter, R. (2004). The aims and accomplishments of comparative psychology. *Developmental Psychobiology*, 44(1), 26-30. <https://doi.org/10.1002/dev.10157>

- Lindsey, J. R., & Baker, H. J. (2006). Chapter 1—Historical Foundations. En M. A. Suckow, S. H. Weisbroth, & C. L. Franklin (Eds.), *The Laboratory Rat (Second Edition)* (pp. 1-52). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012074903-4/50004-2>
- Lockard, R. B. (1968). The albino rat: A defensible choice or a bad habit? *American Psychologist*, 23(10), 734-742. <https://doi.org/10.1037/h0026726>
- Logan, C. A. (2001). “[A]re Norway Rats. . . Things?” *: *Diversity Versus Generality in the Use of Albino Rats in Experiments on Development and Sexuality*. 34, 287-314. <https://doi.org/10.1023/A:1010398116188>
- Logan, C. A. (2005). *The Legacy of Adolf Meyer’s Comparative Approach: Worcester Rats and the Strange Birth of the Animal Model*. 14. <https://doi.org/10.1007/BF02915214>
- López-Riquelme, G. O., Gómez-Gómez, Y. M., & Solís-Chagoyán, H. (2022). Cognición social: Del antropocentrismo a la cognición social comparada. *Revista ConCiencia EPG*, 7(1), Article 1. <https://doi.org/10.32654/ConCienciaEPG/Eds.especial-8>
- Lore, R., & Flannelly, K. (1977). Rat Societies. *Scientific American*, 236, 106-111, 113. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0577-106>
- Lore, R., Nikolettseas, M., & Takahashi, L. (1984). Colony aggression in laboratory rats: A review and some recommendations. *Aggressive Behavior*, 10(1), 59-71. [https://doi.org/10.1002/1098-2337\(1984\)10:1<59::AID-AB2480100109>3.0.CO;2-A](https://doi.org/10.1002/1098-2337(1984)10:1<59::AID-AB2480100109>3.0.CO;2-A)
- Manning, P. (2023). Households and communities: Evolution in Homo sapiens. *The History of the Family*, 28(4), 631–659. <https://doi.org/10.1080/1081602X.2023.2239780>
- Mansperger, M. C. (1990). The precultural human mating system. *Human Evolution*, 5(3), 245–259. <https://doi.org/10.1007/BF02437241>
- Marino, L. (2002). Convergence of Complex Cognitive Abilities in Cetaceans and Primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 59(1-2), 21-32. <https://doi.org/10.1159/000063731>
- Martin, R. D. (2015). Primate Evolution. En *Basics in Human Evolution* (pp. 31-41). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802652-6.00003-7>
- Matthews, B. J., & Vosshall, L. B. (2020). How to turn an organism into a model organism in 10 ‘easy’ steps. *Journal of Experimental Biology*, 223(Suppl_1), jeb218198.
- McGraw, L. A., & Young, L. J. (2010). The prairie vole: An emerging model organism for understanding the social brain. *Trends in neurosciences*, 33(2), 103. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2009.11.006>
- Modlinska, K., & Pisula, W. (2020). The Norway rat, from an obnoxious pest to a laboratory pet. *eLife*, 9, e50651. <https://doi.org/10.7554/eLife.50651>
- Morgan, M. S., & Morrison, M. (1999). *Models as Mediators*. <https://www.cambridge.org/core/books/models-as-mediators/FBB3EA4AEC824AD6F1E6C650CAE3AE>
- National Institutes of Health. (2018). Model organisms. <<https://public.csr.nih.gov/FAQs/ReviewersFAQs/ModelOrganisms>> Accessed 4.12.2023.
- Pellis, S. M., Pellis, V. C., Himmler, B. T., Modlinska, K., Stryjek, R., Kolb, B., & Pisula, W. (2019). Domestication and the Role of Social Play on the Development of Sociocognitive Skills in Rats. *International Journal of Comparative Psychology*, 32. <https://doi.org/10.46867/ijcp.2019.32.00.17>

- Plyusnina, I. Z., Solov'eva, M. Yu., & Oskina, I. N. (2011). Effect of Domestication on Aggression in Gray Norway Rats. *Behavior Genetics*, 41(4), 583-592. <https://doi.org/10.1007/s10519-010-9429-y>
- Ramsden, E., & Adams, J. (2009). *Escaping the Laboratory: The Rodent Experiments of John B. Calhoun & Their Cultural Influence*.
- Reinhold, A. S., Sanguinetti-Scheck, J. I., Hartmann, K., & Brecht, M. (2019). Behavioral and neural correlates of hide-and-peek in rats. *Science*, 365(6458), 1180-1183. <https://doi.org/10.1126/science.aax4705>
- Richter, C. P. (1959). Rats, man, and the welfare state. *American Psychologist*, 14(1), 18-28. <https://doi.org/10.1037/h0043834>
- Ruan, C., & Zhang, Z. (2016). Laboratory domestication changed the expression patterns of oxytocin and vasopressin in brains of rats and mice. *Anatomical Science International*, 91(4), 358-370. <https://doi.org/10.1007/s12565-015-0311-0>
- Schneeberger, K., Dietz, M., & Taborsky, M. (2012). Reciprocal cooperation between unrelated rats depends on cost to donor and benefit to recipient. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 41. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-41>
- Schweinfurth, M. K. (2020). The social life of Norway rats (*Rattus norvegicus*). *eLife*, 9, e54020. <https://doi.org/10.7554/eLife.54020>
- Schweinfurth, M. K., Neuenschwander, J., Engqvist, L., Schneeberger, K., Rentsch, A. K., Gygax, M., & Taborsky, M. (2017). Do female Norway rats form social bonds? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(6), 98. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2324-2>
- Shanks, N., Greek, R., & Greek, J. (2009). Are animal models predictive for humans? *Philosophy, Ethics, and Humanities in Medicine*, 4(1), 2. <https://doi.org/10.1186/1747-5341-4-2>
- Sherry, D. F. (2006). Neuroecology. *Annual Review of Psychology*, 57(1), 167-197. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.56.091103.070324>
- Shettleworth, S. J. (1993). WHERE IS THE COMPARISON IN COMPARATIVE COGNITION? *PSYCHOLOGICAL SCIENCE*, 4(3).
- Small, W. S. (1899). Notes on the Psychic Development of the Young White Rat. *The American Journal of Psychology*, 11(1), 80-100. <https://doi.org/10.2307/1412730>
- Smith-Marder, P. (2002). The Rat as Archetype. *Psychological Perspectives*, 43(1), 50-64. <https://doi.org/10.1080/00332920208403530>
- Steele, J., & shennan, S. (Eds.). (1996). *The archaeology of human ancestry: Power, sex and tradition* (1. publ). Routledge.
- Sterelny, K. (2017). Humans as model organisms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1869), 20172115.
- Sugiyama, Y. (2017). Sex-biased dispersal of human ancestors. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 26(4), 172-180. <https://doi.org/10.1002/evan.21539>
- Summers, K., & Crespi, B. (Eds.). (2013). *Human social evolution: The foundational works of Richard D. Alexander*. Oxford University Press.
- Tomasello, M. (2008). *Origins of human communication*. MIT press.
- Tonon Do Amaral, J. A. (2020). Auditory stimulation with Mozart sonata k-448 and heavy

- metal music improves short-term memory in rats. *Open Science Journal*, 5(4).
<https://doi.org/10.23954/osj.v5i4.2620>
- Ventura-Aquino, E., Baños-Araujo, J., Fernández-Guasti, A., & Paredes, R. G. (2016). An unknown male increases sexual incentive motivation and partner preference: Further evidence for the Coolidge effect in female rats. *Physiology & Behavior*, 158, 54-59.
<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2016.02.026>
- Vonk, J., & Shackelford, T. K. (2013). An Introduction to Comparative Evolutionary Psychology. *Evolutionary Psychology*, 11(3), 147470491301100301.
<https://doi.org/10.1177/147470491301100301>
- Wertz, F. J. (1994). *Of Rats and Psychologists: A Study of the History and Meaning of Science*. 4(2), 165-197. <https://doi.org/10.1177/0959354394042002>
- Wertz, F. J. (2000). The rat in psychological science. *The Humanistic Psychologist*, 28(1-3), 88-118. <https://doi.org/10.1080/08873267.2000.9976985>
- Wilkins, A. S., Wrangham, R. W., & Fitch, W. T. (2014). The “Domestication Syndrome” in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *Genetics*, 197(3), 795-808. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.165423>
- Wingerden, M., & van den Bos, W. (2015). Can You Trust a Rat? Using Animal Models to Investigate the Neural Basis of Trust Like Behavior. *Social Cognition*, 33, 387-413.
<https://doi.org/10.1521/soco.2015.33.5.387>
- Wöhr, M., & Krach, S. (Eds.). (2017). *Social Behavior from Rodents to Humans* (Vol. 30). Springer International Publishing. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-319-47429-8>
- Wrangham, R. W. (2018). Two types of aggression in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(2), 245–253.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1713611115>

SEGUNDA PARTE: INTEGRACIÓN DE LA PERSPECTIVA ECOLÓGICA AL ESTUDIO DE LA COGNICIÓN SOCIAL



(Ilustración de Yvette M. Gómez-Gómez)

CAPÍTULO 4:

Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Un marco teórico desde la perspectiva ecológica

4.1 Objetivo del capítulo

Este último capítulo tiene el objetivo de construir las bases para un marco teórico-conceptual que, desde un análisis funcional, explique la relación entre los principios evolutivos responsables de la diversidad en la sociabilidad animal y las adaptaciones sociocognitivas que la sustentan, además de permitir analizar de manera más sistemática los patrones evolutivos que dan pie a la evolución de la complejidad social en distintas dimensiones.

Se espera que este marco conceptual constituya una contribución significativa al cambio de paradigma que desde hace varias décadas viene gestándose en el estudio de la cognición animal, alejándose de enfoques antropocéntricos y escalares hacia perspectivas ecológicamente fundamentadas. Al ofrecer una base teórica más sólida y operativamente definible, este marco permitirá formular modelos e hipótesis más precisos, así como realizar predicciones comprobables en diversos sistemas animales y, en última instancia, avanzar hacia una comprensión más integral y representativa de la diversidad de trayectorias evolutivas que han moldeado la cognición y la complejidad social en el reino animal.

4.2 La necesidad de un marco ecológico en el estudio de la cognición social

Como se ha expuesto en los capítulos anteriores, la relación evolutiva entre comportamiento y cognición sigue siendo un tema de debate en la psicología comparada y la biología evolutiva. Si bien se han propuesto diversas hipótesis que vinculan variables sociales con la inteligencia de las

especies y sus capacidades cognitivas, la mayoría de estas aproximaciones, y la misma idea de inteligencia, parten de un marco antropocéntrico, tomando como referencia la cognición humana. Estas hipótesis tienden a relacionar la complejidad social con la inteligencia. Sin embargo, las medidas cuantitativas empleadas en la comparación de la complejidad social, como el tamaño de grupo (Dunbar, 1998), o el número de interacciones sociales diferenciadas entre los miembros de una especie (Bergman & Beehner, 2015), no siempre están vinculadas a desafíos cognitivos claros, lo que puede generar correlaciones engañosas. Además, no capturan la multidimensionalidad de la complejidad social: dos especies pueden presentar un número similar de interacciones sociales, pero estas pueden ser de naturaleza muy distinta y mediadas por diferentes mecanismos cognitivos, dificultando no solo su ubicación en una escala de inteligencia, sino también su comparación y las interpretaciones con respecto a la representatividad de una especie en el reino animal.

Superar esta limitación exige, por una parte, ampliar el uso de modelos animales que permitan contrastar distintas formas de sociabilidad, desplazando el énfasis en modelos clásicos y favoreciendo una ciencia comparada más diversa. Usar modelos más diversos, de hecho, ha permitido obtener evidencia contraintuitiva a los modelos clásicos; por ejemplo, especies solitarias que poseen una flexibilidad cognitiva remarcable y mayor volumen cerebral en comparación con especies sociales del mismo taxón, desafiando las predicciones de la hipótesis del cerebro social (Johnson-Ulrich et al., 2016; Swanson et al., 2012; Vonk et al., 2012; Vonk & Beran, 2012) o bien, especies con una alta complejidad social que presentan una disminución del tamaño cerebral, pero con especializaciones sociocognitivas marcadas y áreas especializadas prominentes (Dissegna et al., 2023; Kverková et al., 2018; Lihoreau et al., 2012). La diversidad de modelos nos permitiría enriquecer el análisis y entender cómo se han configurado distintas trayectorias evolutivas hacia la complejidad social, incluyendo la humana.

Por otra parte, es imperativo que se replanteen los constructos cognitivos que utilizamos para el estudio científico de la cognición. El estudio de la cognición social enfrenta importantes desafíos epistemológicos, ya que la tendencia antropocentrista ha privilegiado definiciones de las capacidades cognitivas basadas en la experiencia humana, llevándonos a estudiar la cognición de otras especies solo en valor de su semejanza con la nuestra, en lugar de comprenderlas en sus propios términos y de acuerdo con su valor adaptativo. No obstante, para llegar a una verdadera ciencia comparada es necesario situar las

capacidades sociocognitivas en el marco de las presiones ecológicas que las moldean, priorizando explicaciones funcionales sobre descripciones fenomenológicas difíciles de medir o comparar. En este contexto, constructos clásicos de la cognición social como “empatía”, “altruismo”, “inteligencia maquiavélica” o “amor” suelen definirse de manera ambigua, oscilando entre descripciones conductuales y explicaciones centradas en procesos mentales humanos, es decir, en lo que el organismo siente, percibe o desea, lo que dificulta enormemente su uso en estudios comparativos.

Ante este panorama, se vuelve imprescindible construir o reforzar marcos teóricos que permitan operacionalizar la cognición y sus constructos, dejando atrás las definiciones antropocentristas que carecen de base positivista. Frente al enfoque clásico centrado en el nivel intencional, la perspectiva ecológica propone definiciones centradas en el nivel funcional. Este cambio no solo reconoce la diversidad de estrategias sociocognitivas en el reino animal, sino que también ofrece un marco riguroso, comparable y basado en la función biológica, acorde con los principios de una ciencia naturalista. Para ilustrar este punto, la **Tabla 1** sintetiza algunos de los principales constructos sociocognitivos abordados en la psicología comparada clásica, los problemas epistemológicos que presentan en su definición ontológica y en lo que intentan explicar, así como la manera en que pueden reformularse desde una perspectiva ecológica para favorecer análisis más integradores.

Tabla 1. Principales constructos sociocognitivos, sus problemas epistemológicos y su reformulación desde la perspectiva ecológica.

Constructos sociocognitivos y sus definiciones básicas	¿Qué intentan explicar con relación al comportamiento social de acuerdo a los marcos teóricos clásicos?	Fallas identificadas	¿Cómo se resuelven estas fallas desde un marco ecológico?
Reconocimiento social Implica identificar características particulares de los individuos y colocarlos en diferentes categorías sociales como familiar-desconocido, macho-hembra, dominante-subordinado, etc (Mateo, 2003).	El reconocimiento social explica cómo y por qué los animales modulan su comportamiento social de manera diferencial frente a distintos individuos, y en función de sus experiencias pasadas con los mismos.	Se asume que el reconocimiento y la memoria social son módulos universales y generalistas basados en aprendizaje, y que se diferencian por grados de complejidad, determinados por la cantidad de categorías sociales que una especie puede procesar. En este marco, el reconocimiento individual se considera el nivel más complejo, al	Desde el análisis ecológico se examinan las presiones selectivas que sustentan la presencia y relevancia de cada categoría social en distintas especies. Cada categoría se concibe como un módulo funcional diseñado para responder a demandas socioecológicas específicas; el reconocimiento individual no se interpreta como la
Reconocimiento			

<p>individual Identificación y discriminación de individuos en función de sus características únicas (Tibbetts & Dale, 2007).</p>		<p>implicar potencialmente un número infinito de categorías sociales lo cual no sería compatible con la teoría de la modularidad, reforzando la tesis generalista.</p>	<p>aplicación de un número infinito de módulos, sino que se enfatiza la necesidad de investigar en qué contextos resulta adaptativo identificar a los congéneres de manera individual, mientras que la memoria social fuera de ser otro mecanismo generalista se analiza como una adaptación para almacenar y recuperar información relevante para las interacciones sociales de la especie.</p>
<p>Memoria social Capacidad de un individuo para recordar y reconocer a otros individuos con los que ha interactuado previamente, así como de relacionarlos con diversos estímulos (memoria social asociativa) o con eventos específicos pasados (memoria social episódica) (Camats & Engelmann, 2017).</p>			
<p>Contagio emocional Se describe como una capacidad en la que el estado emocional de un individuo se transmite automática e inconscientemente a otro, de modo que este último experimenta emociones similares (Adriaense et al., 2020)</p>	<p>Estos constructos suelen emplearse para explicar una misma categoría de comportamientos y emociones prosociales, en particular aquellos en los que los animales parecen brindar ayuda, consuelo o apoyo a sus congéneres en contextos de sufrimiento, estrés o estados emocionales negativos. También se asocian a emociones humanas como la lástima y la compasión.</p>	<p>El enfoque clásico considera al contagio emocional como la base para comprender el estado emocional de otro individuo, mientras que el constructo de empatía introduce la necesidad de capacidades adicionales, como la toma de perspectiva y la presencia de emociones complejas (p. ej., lástima, compasión), que difícilmente pueden demostrarse empíricamente en otras especies. Estos constructos se encuentran anclados a experiencias subjetivas y fenomenológicas que no son directamente observables ni verificables en otras especies, conduciendo a interpretaciones antropomórficas basadas principalmente en la cercanía filogenética.</p>	<p>Desde la mirada ecológica las conductas relacionadas a la ayuda entre congéneres, se explican en función de las presiones socioecológicas que favorecen su expresión, considerando cómo la identificación de estados de estrés o malestar entre congéneres así como la expresión de conductas que aminoran estos estados cumplen funciones adaptativas. Este tipo de análisis se puede extrapolar a especies que no cumplan criterios antropomórficos, como es el caso de algunos invertebrados buscando mecanismos neuronales alternos y comparándolos a los de mamíferos y primates..</p>
<p>Simpatía / Empatía Respuestas emocionales que implican la capacidad de compartir de manera experiencial los sentimientos de los demás y de alegrarse o preocuparse por su estado emocional así como intentos para aminorar su sufrimiento (Adriaense et al., 2020).</p>			
<p>Cooperación Comportamiento que proporciona un beneficio a otro individuo (receptor). En términos cognitivos implica la evaluación de los costos y ganancias individuales de realizar una acción que beneficie a otros (Kurzban et al., 2014).</p>	<p>Se considera que las distintas formas de cooperación están basadas en procesos cognitivos prosociales, que explican por qué los animales manifiestan comportamientos que benefician a otros individuos de su misma especie y las decisiones cooperativas. En el caso de los humanos,</p>	<p>La cooperación suele concebirse como un proceso que requiere la evaluación consciente de los costos y beneficios asociados a una acción, atribuyéndole un carácter racional y calculador. Por otra parte, la reciprocidad suele estar vinculada a emociones como el agradecimiento o a</p>	<p>La perspectiva ecológica entiende la cooperación, la reciprocidad y el altruismo como comportamientos moldeados por presiones selectivas específicas, sin necesidad de asumir que los animales realicen cálculos conscientes de costos y beneficios, sino más bien demostrándolo. En lugar</p>

<p>Reciprocidad Es un tipo de cooperación que depende de un intercambio mutuo de beneficios a lo largo del tiempo. Cognitivamente implica evaluar el comportamiento de los otros y con base en eso tomar decisiones sobre la propia cooperación (Kurzban et al., 2014).</p>	<p>también se utilizan para dar cuenta de conductas en las que los individuos realizan sacrificios en beneficio de otros, incluso cuando no existen ventajas inmediatas aparentes.</p>	<p>expectativas sobre otros en el futuro, mientras que el altruismo se vincula frecuentemente a emociones complejas como la empatía, compasión o amor, que se superponen a la toma de decisiones ligada al valor adaptativo, en este sentido, el altruismo también suele interpretarse como una anomalía biológica, dado que no parecería aportar beneficios directos para quien lo realiza.</p>	<p>de ver al altruismo como una “falla biológica”, se reconoce que puede favorecerse por mecanismos indirectos (como la selección de parentesco, la reputación social o la estabilidad de las interacciones grupales) que benefician la aptitud inclusiva o la supervivencia colectiva.</p>
<p>Altruismo Es un tipo de cooperación o ayuda costosa para el actor y beneficiosa para el receptor, está medida en función de las consecuencias sobre la aptitud personal a lo largo de la vida (Kurzban et al., 2014).</p>			
<p>Toma de perspectiva Es un proceso cognitivo que permite adoptar la perspectiva de otro y relacionarse con sus emociones, pensamientos e intenciones, se utiliza como una forma primitiva de teoría de la mente (Adriaense et al., 2020).</p>	<p>Estos constructos buscan explicar cómo y por qué algunos animales son capaces de anticipar o predecir las acciones de otros individuos. En este marco, se plantea que los animales no solo reaccionan a estímulos inmediatos, sino que también pueden inferir información no explícita ni directamente comunicada, combinando la observación del comportamiento ajeno con la evaluación del contexto para ajustar sus propias conductas de manera ventajosa.</p>	<p>El enfoque clásico tiende a concebir la toma de perspectiva y la teoría de la mente como capacidades altamente sofisticadas, definidas en referencia a la cognición humana. Esto implica exigir pruebas de que los animales atribuyen estados mentales abstractos (creencias, deseos, intenciones) de forma similar a los humanos. Por otro lado, no se explica qué hace a la teoría de la mente una capacidad más compleja que la simple toma de perspectiva. Tales planteamientos, son difíciles de analizar empíricamente e invisibilizan mecanismos alternativos para anticipar la conducta de otros, sobredimensionando la idea de “leer la mente” en lugar de centrarse en la función adaptativa: predecir comportamientos.</p>	<p>En lugar de evaluar si los animales poseen una teoría de la mente “completa” o semejante a la humana, se analizan los mecanismos —ya sean perceptivos, atencionales, de memoria o de aprendizaje— que facilitan la predicción de la conducta en contextos específicos, como un módulo funcional compuesto por distintas adaptaciones cognitivas. De este modo, la toma de perspectiva y la atribución de intenciones se entienden no como capacidades absolutas, sino como soluciones evolutivas diversas y ajustadas a las demandas sociológicas de cada especie.</p>
<p>Teoría de la mente La capacidad de un organismo para comprender el estado mental de otros seres, y atribuir y predecir sus comportamientos con base en esa comprensión (Karan, 2023)</p>			
<p>Rencor Se define como un estado motivacional en el que un individuo mantiene una disposición negativa hacia un congénere</p>	<p>Desde la perspectiva antropocentrista el concepto de rencor es la explicación motivacional y cognitiva de la manifestación de conductas agresivas y</p>	<p>El concepto proyecta motivaciones psicológicas complejas en quienes expresan sus conductas derivadas y supone una continuidad directa entre la</p>	<p>Más que centrarse en la acción concreta de agresión, se propone evaluar los costos y beneficios de las acciones en un contexto generalizable; por</p>

<p>específico, sin razones adaptativas aparentes. Conductualmente puede ser expresado mediante la ejecución de actos perjudiciales, incluso si esto conlleva costos para sí mismo (Hauser et al., 2009).</p>	<p>vengativas sostenidas hacia otros individuos y sin causa adaptativa aparente.</p>	<p>experiencia humana del rencor y la motivación en otras especies sin tratar de encontrar su relación nuclear con la adecuación biológica, corriendo el riesgo de reducir fenómenos adaptativos a explicaciones morales.</p>	<p>ejemplo, determinar si una conducta punitiva a corto plazo posee un valor adaptativo al modular interacciones futuras con competidores o agresores, considerando la variabilidad en la expresión poblacional de estas conductas, es decir, las diferencias en la propensión a manifestarlas. Lo que en humanos denominamos 'rencor' podría entenderse como una forma de aprendizaje social, un mecanismo para el mantenimiento de jerarquías o una estrategia de señalización hacia terceros.</p>
<p>Sentido de la justicia Sensibilidad hacia la distribución equitativa de recursos, la reciprocidad en las interacciones y la reacción frente a tratos desiguales o injustos (Bekoff, 2017).</p>	<p>Desde el marco antropocentrista clásico, el sentido de la justicia explica cómo y por qué las personas desarrollan nociones de equidad y normas sociales que regulan la distribución de recursos, recompensas y castigos. También explica la existencia de emociones morales como la indignación o incluso el rencor, y la capacidad de internalizar normas y valores abstractos. Desde la psicología comparada explica la capacidad de los individuos para detectar y reaccionar ante distribuciones desiguales de recursos, recompensas o castigos, y ajustar su comportamiento en consecuencia.</p>	<p>En el enfoque clásico se suele interpretar el sentido de justicia como una forma de moralidad protohumana, evaluando a otras especies bajo estándares humanos de equidad o castigo, asumiendo que requiere conciencia de normas abstractas y emociones complejas como la indignación. Esto dificulta su estudio en animales no humanos y lleva a descartar comportamientos similares por no cumplir con criterios antropocéntricos.</p>	<p>La perspectiva ecológica analiza estos fenómenos sociales como una adaptación para mantener la estabilidad de interacciones cooperativas, minimizando la explotación por parte de tramposos y favoreciendo la reciprocidad. Se prioriza el estudio de las condiciones socioecológicas en las que la aversión a la inequidad aumenta la eficacia biológica, por ejemplo, en especies con cooperación frecuente, alianzas estables o cuidado cooperativo de crías.</p>
<p>Maquiavelismo Definida como una habilidad cognitiva para gestionar relaciones sociales explotandolas mediante engaño y manipulación para maximizar los beneficios personales (Berezckei, 2018).</p>	<p>Intenta dar cuenta de por qué algunos animales presentan comportamientos que, desde una mirada humana, parecen, manipuladores o estratégicos, como ocultar información, engañar, inducir errores en otros o tomar represalias. Busca explicar cómo ciertos individuos son capaces de utilizar información social para influir en la conducta de otros en</p>	<p>El concepto de maquiavelismo se ha basado en la proyección de categorías morales y políticas humanas, reduciendo la diversidad funcional de las conductas a un único marco interpretativo centrado en la racionalidad estratégica humana y por lo tanto excluyendo a muchas especies bajo estos criterios antropomórficos. Al igual que otros conceptos</p>	<p>Desde una perspectiva ecológica se analiza el "engaño" y la "manipulación" como conductas sociales que evolucionan en contextos de competitividad altos, y que son seleccionados porque aumentan la eficacia biológica no como una excepción oscura o "perversa" mostrando que forma parte de las estrategias naturales para manejar interacciones sociales. Se</p>

	contextos de competencia o conflicto, lo que les otorga ventajas adaptativas en el acceso a recursos, pareja o estatus social.	también implica emociones complejas antropomórficas y posiblemente ligadas a desviaciones psicológicas debido a su carga moral negativa, como el egoísmo, la envidia y el narcisismo.	reconoce además que estas habilidades están moduladas por el ambiente y la estructura social de cada especie, lo que permite explicar por qué el maquiavelismo no es universal, sino más frecuente en especies con dinámicas sociales complejas.
Intolerancia social / Xenophobia Evitación y rechazo social, generalmente acompañado de conductas agresivas, hacia clases específicas de individuos, especialmente hacia aquellos que no son pertenecientes a un grupo social determinado (Fieder, 2025).	La xenofobia, entendida desde categorías humanas, intenta explicar por qué los grupos sociales muestran conductas de discriminación, rechazo o agresión hacia otros que no pertenecen a su grupo social, cultural o étnico, por ejemplo conductas como el racismo.	El término xenophobia se asocia con fenómenos humanos vinculados a estructuras sociales complejas, ideologías y juicios éticos. Trasladarlo a otros animales es ontológicamente problemático ya que presupone que los animales experimentan intolerancia y discriminación de la misma manera que los humanos.	La perspectiva ecológica interpreta las conductas de intolerancia social como mecanismos de defensa que evolucionaron en contextos específicos, como la protección de los recursos frente a intrusos, la optimización de la cooperación intragrupal o la prevención de transmisión de enfermedades. Evita atribuir emociones o categorías culturales y morales humanas como el odio, o la identidad grupal, y las reemplaza por procesos observables (sesgos hacia congéneres conocidos vs. desconocidos). Además, estudia cómo la historia natural y la estructura social de cada especie (incluyendo la humana) han configurado la manera en que se establecen límites de aceptación o rechazo hacia otros individuos.
Apego social / cariño / amistad Tendencia de los individuos a formar y mantener vínculos estables que dependen de afectos positivos (Seyfarth & Cheney, 2012).	Intentan explicar por qué los animales forman vínculos sociales cercanos, estables y duraderos, en ocasiones independientes a las relaciones de parentesco. En el caso de los humanos, estas capacidades cognitivas explicarían por qué desarrollamos amistades, relaciones de pareja duraderas con exclusividad sexual, y compromiso en la crianza. Desde la psicología comparada antropocéntrica, se emplean estos constructos para buscar los orígenes evolutivos de la monogamia y el	De manera clásica, el concepto de amor tiende a privilegiar el modelo de pareja monógama como estándar, interpretando la poliginia, poliandria u otros sistemas como "desviaciones" o formas menos complejas. Además posee una fuerte carga fenomenológica: el amor romántico, tal como se define en humanos, incluye emociones subjetivas de pasión, intimidad y confianza, difíciles de operacionalizar y medir en animales no humanos. Se sobredimensiona el	La ecología cognitiva analiza el apego y el vínculo entre individuos como estrategias sociales y reproductivas moldeadas por presiones socioecológicas. Reconoce que la monogamia no es un estándar, sino una de muchas soluciones evolutivas para optimizar el éxito reproductivo, y estudia bajo qué condiciones surge.
Apego de pareja / enamoramiento / amor En humanos se define como una fuerza motivacional central que sustenta tanto la monogamia como el vínculo de pareja a largo plazo. El amor romántico se asocia a emociones de compromiso, pasión y			

cuidado hacia la pareja (Fletcher et al., 2015).	amor romántico.	papel de estados afectivos, dejando de lado las presiones ecológicas que podrían explicar la permanencia del vínculo.	
Aprendizaje social Aprendizaje que se da a partir de la observación y atención hacia otros individuos. Dentro de estos procesos está la imitación, que es una copia rígida de una conducta, y la emulación, en donde un individuo infiere el objetivo de otro e intenta imitarlo o modificar la conducta observada para llegar a la meta inferida (Leblanc & Ramirez, 2020).	Estos conceptos buscan explicar por qué la información se transmite entre generaciones y grupos, y en qué medida los animales son capaces de copiar conductas, de deducir los objetivos de las conductas de otros o incluso de enseñar a otros intencionalmente. Dentro de la psicología comparada el aprendizaje social tiene mucho peso en el afán de trazar la supuesta "escala de complejidad" colocando en la cima a las especies que muestran algún tipo de enseñanza social ya que esta se relaciona estrechamente con el origen de la cultura acumulativa humana.	Uno de los problemas de este constructo es el gradualismo lineal al que se asocia, planteando que el aprendizaje social se presenta como un continuo de complejidad cognitiva culminando en fenómenos protoculturales. Otro problema es la rigidez en la definición de enseñanza que exige que el "maestro" tenga intencionalidad consciente y teoría de la mente, asumiendo, como con otros conceptos que se trata de habilidades generalistas del cerebro y subestimando su evolución en contextos ecológicos distintos.	La ecología cognitiva permite contextualizar el aprendizaje social interpretándolo como un mecanismo para reducir costos de exploración y adquisición de información en entornos complejos, sin necesidad de compararlo jerárquicamente, y tomando en cuenta que la capacidad de aprendizaje y enseñanza, fuera de ser generalistas, están restringidas por las historias ecológicas y lo que es relevante para la especie.
Enseñanza En relación al aprendizaje social, es una modificación de la propia conducta y comunicación dirigida hacia individuos específicos que implica el objetivo o intención de facilitar su aprendizaje (Thornton & Raihani, 2010).			
Lenguaje Sistema de comunicación basado en interpretaciones simbólicas y señales principalmente vocales, aunque se considera que pueden ser de otro tipo como gestuales. Estas señales poseen significados específicos que son interpretados de manera innata o gracias a procesos de aprendizaje social (Prat, 2019)..	Busca explicar la capacidad de los animales, en especial el humano, para representar el mundo, simbolizarlo y comunicarlo a través de estos símbolos a otros individuos. En la psicología comparada el objetivo del estudio de la comunicación animal es buscar elementos que pueden considerarse "análogos" a los elementos del lenguaje humano, para supuestamente poder entender los orígenes evolutivos de nuestra propia forma de comunicación.	El error del constructo antropocentrista del lenguaje como capacidad cognitiva es que exige evaluar los sistemas de comunicación de otras especies en función de su similitud con el lenguaje humano, dejando fuera sistemas de comunicación sumamente complejos que no cumplen estos criterios humanos, priorizando su estructura formal sobre su eficacia y su papel adaptativo. En lugar de comenzar con la premisa de cómo se comunican otros animales, se empieza con la premisa de qué elementos en la comunicación de otros animales son similares al lenguaje humano.	La perspectiva ecológica valora la riqueza de las señales (vocales, químicas, gestuales, etc) en distintas especies sin pretender jerarquizarlas. Estudia el uso de las señales en escenarios ecológicos y sociales reales (alarma ante depredadores, coordinación de cooperación), y no las encasilla exclusivamente en su capacidad simbólica. En lugar de cuestionar si otras especies "tienen lenguaje" o proto-lenguaje, se pregunta qué tipo de información se transmite, cómo es interpretada y qué consecuencias tiene para su dinámica social.
Cultura Se define como el	La cultura o capacidad cultural derivada de otras capacidades cognitivas	La perspectiva antropocentrista tiende a ver la cultura como un	En la ecología cognitiva se reconoce que la cultura no es

<p>conjunto de tradiciones transmitidas entre grupos sociales y generaciones, que pueden acumular complejidad a lo largo del tiempo y abarcar distintos ámbitos del comportamiento, desde técnicas de subsistencia hasta costumbres sociales complejas y sin una función adaptativa aparente (Whiten & van Schaik, 2007).</p>	<p>como el aprendizaje social, se emplea para explicar la sofisticada capacidad humana, de transmitir, modificar y acumular conocimiento y tendencias conductuales a lo largo de generaciones. En la psicología comparada la cultura se entiende como un rasgo definitorio de la humanidad. El estudio de la cultura en animales se enfoca en identificar "protoculturas" o formas primitivas de transmisión de información que puedan representar pasos intermedios en la evolución hacia la cultura acumulativa de tipo humano.</p>	<p>continuo lineal de complejidad que culmina en la cultura expresada como en la especie humana, considerando las manifestaciones sutiles o contextuales de transmisión de información de otras especies como formas incompletas o incipientes. Prioriza el estudio de conductas raras y aparentemente "no adaptativas" pasando por alto el papel de otras conductas utilitarias que promueven el mantenimiento de la cohesión social y la identidad grupal. Además desde esta perspectiva se suele analizar a la cultura como una capacidad cognitiva que se define a sí misma, y no como un fenómeno que emerge a partir de otras capacidades cognitivas utilitarias en términos de adecuación biológica.</p>	<p>exclusivamente humana y que no necesita acumular complejidad para que su estudio sea relevante. Desde esta perspectiva se analizan las conductas transmitidas como mecanismos que facilitan la adaptación a entornos específicos, además se promueve el estudio de múltiples taxones y entornos, identificando paralelismos y divergencias sin asumir una trayectoria evolutiva que necesariamente apunte al modelo humano.</p>
---	---	---	--

El tipo de problemas epistemológicos expuestos en la tabla anterior pueden resolverse mediante un cambio de perspectiva en el estudio de la cognición social. La perspectiva ecológica ofrece ese marco prometedor al proponer definiciones más operacionales de la cognición, derivadas de su análisis en el nivel funcional más que en el fenomenológico, y apoyándose de teorías adaptativas de la cognición como es la teoría de la modularidad.

Por ejemplo, aplicando la teoría de la modularidad propuesta por Cosmides y Tooby (1992), en donde cada módulo puede entenderse como un mecanismo de procesamiento especializado, sensible a un tipo de input adaptativo y que produce un output conductual eficiente, los constructos de teoría de la mente y toma de perspectiva podrían estudiarse como un *módulo de predicción del comportamiento*, evolucionado para inferir las intenciones de otros y anticipar sus acciones en interacciones competitivas o cooperativas. Siendo las predisposiciones conductuales también moldeadas por selección natural, el módulo de predicción del comportamiento sería sensible a predecir o adelantarse a los comportamientos más probables a ocurrir dependiendo de cada especie. De forma análoga, el constructo de la xenofobia o las distintas formas de intolerancia social pueden explorarse como un *módulo de prevención de costos ante interacciones sociales*, que discrimina entre

individuos de diferentes categorías (conocidos y desconocidos, parientes o no parientes, recíprocos o no recíprocos) para activar conductas de defensa o evitación que reduzcan costos de agresión o competencia; de la misma forma, los umbrales de tolerancia y las categorías sociales a los que se aplica, están moldeados por aquellas interacciones que representan más costos para cada especie (Reeve, 1989). Para rematar con otro ejemplo, el sentido de la justicia puede analizarse funcionalmente como un *módulo de detección de free-riders o de castigo altruista*, cuyo propósito es sancionar conductas que socavan los beneficios de la cooperación y prevenir futuras pérdidas de recursos o beneficios compartidos, o bien prevenir conductas dañinas para el grupo en general (Planer, 2015).

El enfoque modular es un punto clave ya que integrado a la perspectiva ecológica facilita operacionalizar los conceptos cognitivos como adaptaciones concretas que en el sentido antropocentrista parecen inasibles, permitiendo proponer hipótesis, diseñar modelos y paradigmas experimentales más precisos, revelando las condiciones socioecológicas en que cada habilidad cognitiva ha evolucionado. Para avanzar en esta dirección, es necesario plantear un andamiaje teórico que incorpore explícitamente la dimensión cognitiva a lo conductual y ecológico. Solo así será posible trazar paralelismos entre los componentes de la vida social y los procesos cognitivos que la sostienen.

4.3 Conceptos y relaciones clave

La formulación de un marco integrativo desde la perspectiva ecológica comparada requiere considerar una serie de conceptos clave interrelacionados, y orientado a interpretar los constructos cognitivos desde una ontología funcional, lo que permitirá explicar en última instancia la relación coevolutiva entre los comportamientos sociales y las capacidades cognitivas que los sustentan, así como las diversas trayectorias evolutivas que conducen a la complejidad social.

Los conceptos clave se presentan a continuación de manera concisa y contextualizada, y sus relaciones se representan en la **Figura 1**:

Selección natural (base evolutiva): La selección natural constituye un mecanismo evolutivo fundamental que opera a partir de la variación fenotípica espontánea y heredable presente en las poblaciones. Este proceso favorece diferencialmente la persistencia de aquellos rasgos que confieren ventajas adaptativas en contextos ambientales y conflictos ecológicos específicos (Darwin, 1859). En el marco de esta investigación, resulta relevante considerar que los rasgos cognitivos, al estar sustentados en sustratos neurobiológicos con base genética, representan caracteres

potencialmente seleccionables, cuyas manifestaciones fenotípicas pueden influir en el éxito reproductivo y la eficacia biológica (Croston et al., 2015).

Presiones socioecológicas (causa selectiva): Las presiones socioecológicas surgen de la interacción dinámica entre las demandas del ambiente y las relaciones sociales dentro de una especie, donde los conflictos de interés entre unidades de selección deben resolverse a través de estrategias cooperativas o competitivas. Las especies pueden adquirir habilidades sociales cooperativas cuando las interacciones con conespecíficos permiten resolver desafíos ecológicos, como puede ser el riesgo de depredación, la obtención de alimento, la regulación térmica, entre muchos otros. Sin embargo, estas mismas interacciones generan tensiones, ya que los individuos deben maximizar los beneficios y reducir los costos individuales de cada interacción, empujándolos también a adquirir habilidades sociales egoístas (López-Riquelme et al., 2022). Las presiones socioecológicas no solo reflejan problemas ambientales externos, sino también los conflictos internos derivados de la vida en grupo, donde las interacciones sociales se convierten en el medio a través del cual se gestionan y resuelven dichas presiones, moldeando la evolución de comportamientos y estructuras sociales.

Mecanismos neurocognitivos (implementaciones neurales): son implementaciones del sistema nervioso que determinan las capacidades cognitivas y la conducta. Están moldeados por selección natural para resolver problemas adaptativos recurrentes en la historia evolutiva de una especie y por lo tanto tienen una base genética heredable. Estos mecanismos involucran células nerviosas especializadas, neurotransmisores, redes neuronales y estructuras cerebrales específicas que permiten responder al entorno. Están definidos tanto en su nivel molecular y celular como en su nivel sistémico y ontogenético explicando tanto comportamientos innatos como aprendizajes complejos (H. C. Barrett, 2015; Kandel et al., 2021).

Adaptaciones cognitivas / sociocognitivas (Unidad funcional): Dado que los rasgos cognitivos pueden estar sometidos a selección natural, una adaptación cognitiva puede ser definida entonces, como un conjunto de **mecanismos neurocognitivos** especializados, que son “seleccionados” por procesar información ecológicamente relevante, caracterizándose por: 1) especificidad de dominio, 2) base neurogenética identificable, y 3) valor adaptativo demostrable mediante su impacto en la eficacia biológica, reflejando de esta manera capacidades cognitivas que surgen como

soluciones evolutivas a problemas ecológicos recurrentes en la historia del linaje. Las adaptaciones cognitivas pueden derivarse de conflictos socioecológicos para lo cual son necesarias especializaciones neuronales para procesar información de dominio social, clasificándose entonces como adaptaciones sociocognitivas (H. C. Barrett, 2015; Cosmides & Tooby, 1992; Mettke-Hofmann, 2014; Varela et al., 2020).

Módulos cognitivos funcionales (*Componentes estructurales*): Para desenvolverse eficazmente en su nicho, los individuos deben poseer diversas capacidades o adaptaciones cognitivas que les permitan realizar conductas específicas, por ejemplo, para lidiar con interacciones sociales puede ser necesarias adaptaciones como el reconocimiento de los miembros del grupo, la memoria de interacciones previas, la anticipación de la conducta de otros, etc., (López-Riquelme et al., 2022).. Un módulo cognitivo funcional puede definirse como el conjunto de mecanismos o adaptaciones cognitivas necesarias para la manifestación de un comportamiento de manera integrada. Estos módulos se describen en función de su propósito dentro del contexto conductual propio de la especie (García et al., 2024; Hadley, 2003; Pietraszewski & Wertz, 2022). Además, en el sentido funcional, los módulos cognitivos no se encuentran neuronalmente aislados, una adaptación cognitiva puede ser empleada en la constitución de diversos módulos (Pietraszewski, 2022), generando una conducta integrada que responde al medio ambiente de manera holística, y no produciendo conductas aisladas.

Sistema de comportamiento (*Organización integrada*): De acuerdo a (Hogan, 2015) un sistema de comportamiento es una organización neurocognitiva jerárquica y funcional, compuesta por mecanismos perceptuales, centrales y motores integrados (módulos cognitivos), cuya activación coordinada regula la expresión conductual. Esta definición, aunque similar a la de el módulo cognitivo, más que centrarse en el procesamiento cognitivo que requiere una conducta, se centra en la función final de la misma. En el dominio social, los sistemas de comportamiento se estructuran en torno a funciones sociales como el apareamiento, el cuidado de las crías, la defensa del territorio, la coordinación grupal, etc., generando respuestas conductuales no necesariamente estereotipadas, también pueden ser flexibles, contexto-dependientes e incluso aprendidas .

Cognición social (*dominio aplicado*): Desde la psicología comparada, la cognición social se define de manera amplia como el conjunto de

mecanismos neurocognitivos que permiten la adquisición, procesamiento, almacenamiento y recuperación de información proveniente de otros individuos de la misma especie, con el fin de generar respuestas conductuales adaptativas y eficientes (López-Riquelme et al., 2022; Seyfarth & Cheney, 2015).

Sociabilidad (expresión conductual): El concepto de sociabilidad, a veces también nombrado socialidad, engloba el conjunto de patrones conductuales que median todas las interacciones adaptativas entre individuos de una misma especie, ya sean de naturaleza cooperativa, competitiva o mutualista, y que en su conjunto configuran sistemas sociales específicos y diversos que reflejan distintas maneras de optimizar el fitness en entornos socialmente estructurados (Frank, 2007; Ward & Webster, 2016).

Sistema social (patrón de organización): Un sistema social, desde un marco etológico, se define como una estructura organizada de interacciones y relaciones entre individuos de una misma especie, regulada por patrones conductuales innatos o aprendidos que facilitan la cooperación, competencia, comunicación y jerarquización dentro del grupo (Wilson, 1975; Tinbergen, 1963). Estos sistemas emergen de adaptaciones evolutivas que optimizan la supervivencia y reproducción, manifestándose en dinámicas como el establecimiento de roles (líderes, cuidadores), rituales de apareamiento, mecanismos de resolución de conflictos y estrategias colectivas (Alcock, 2009).

Complejidad social (propiedad emergente): La idea de complejidad social suele abarcar dos dimensiones: la externa, que se refiere a la organización grupal, los patrones de cooperación y los logros colectivos de una especie, y la interna, que se refiere a la experiencia cognitiva de los individuos para manejar todas las interacciones sociales que requiere su sistema de organización (Aureli & Schino, 2019). Estas dimensiones no siempre se relacionan de manera lineal, pues por un lado existen especies con estructuras sociales complejas basadas en reglas cognitivas “simples” (como insectos eusociales) y por otro lado existen especies con organizaciones sociales simples pero capacidades cognitivas complejas (como algunos mamíferos solitarios) (L. Barrett et al., 2007). No obstante el afán de cuantificar la complejidad refleja sesgos antropocéntricos, por eso, un enfoque funcional, como el aquí propuesto, nos permitirá superar las comparaciones jerárquicas para analizar los propósitos adaptativos de las conductas, identificar módulos cognitivos que las posibilitan y encontrar

relaciones evolutivas entre ecología, cognición y sociabilidad, sin asumir escalas predeterminadas, y aceptando que la complejidad puede emerger en distintas direcciones.

La **Figura 1** ilustra las relaciones entre los conceptos clave del marco teórico: La **selección natural** actúa como base evolutiva, operando sobre la variación **genética** que subyace a los **mecanismos neurocognitivos** (mutaciones, nuevas implementaciones neuronales, patrones de conectividad o trayectorias de desarrollo). Aquellas variantes que facilitan un procesamiento eficiente de información social, resolviendo conflictos de manera óptima (mejorando la supervivencia o reproducción) se fijan en la población como **adaptaciones sociocognitivas**.

Estas adaptaciones se combinan de maneras variadas y flexibles para constituir **módulos cognitivos funcionales**, definidos por su propósito conductual (ej.: formar alianzas, detectar tramposos). Estos módulos comparten sustratos neurales y adaptaciones, caracterizándose porque su identidad es funcional, no anatómica. En conjunto, los módulos conforman la cognición social o inteligencia social de la especie. Al interactuar con el entorno, se articulan en **sistemas de comportamiento social**, que median la expresión de estrategias sociales adaptativas (cooperativas o competitivas.). Estas estrategias generan un *feedback* con las presiones ambientales, sometiéndose continuamente a selección natural.

A nivel colectivo, la integración de los sistemas de comportamiento en el dominio social da lugar a los **sistemas sociales**—patrones de interacción y organización—, los cuales en su conjunto constituyen la **sociabilidad** de manera especie-específica. A medida que los organismos interactúan tratando cada uno de ganar el máximo beneficio de sus interacciones, y en conjunto con las variaciones ambientales, surgen nuevas **presiones socioecológicas** (nuevos conflictos que resolver), generando así un ciclo coevolutivo al construir presiones selectivas desde las mismas interacciones sociales para dar paso a nuevas variaciones en los mecanismos neurocognitivos y finalmente en la sociabilidad de las especies. De esta relación coevolutiva emerge una diversidad de trayectorias hacia la **complejidad social**, que no sigue una línea única ni progresiva, demostrando que está moldeada por la historia ecológica, las restricciones filogenéticas y las oportunidades conductuales de cada linaje.

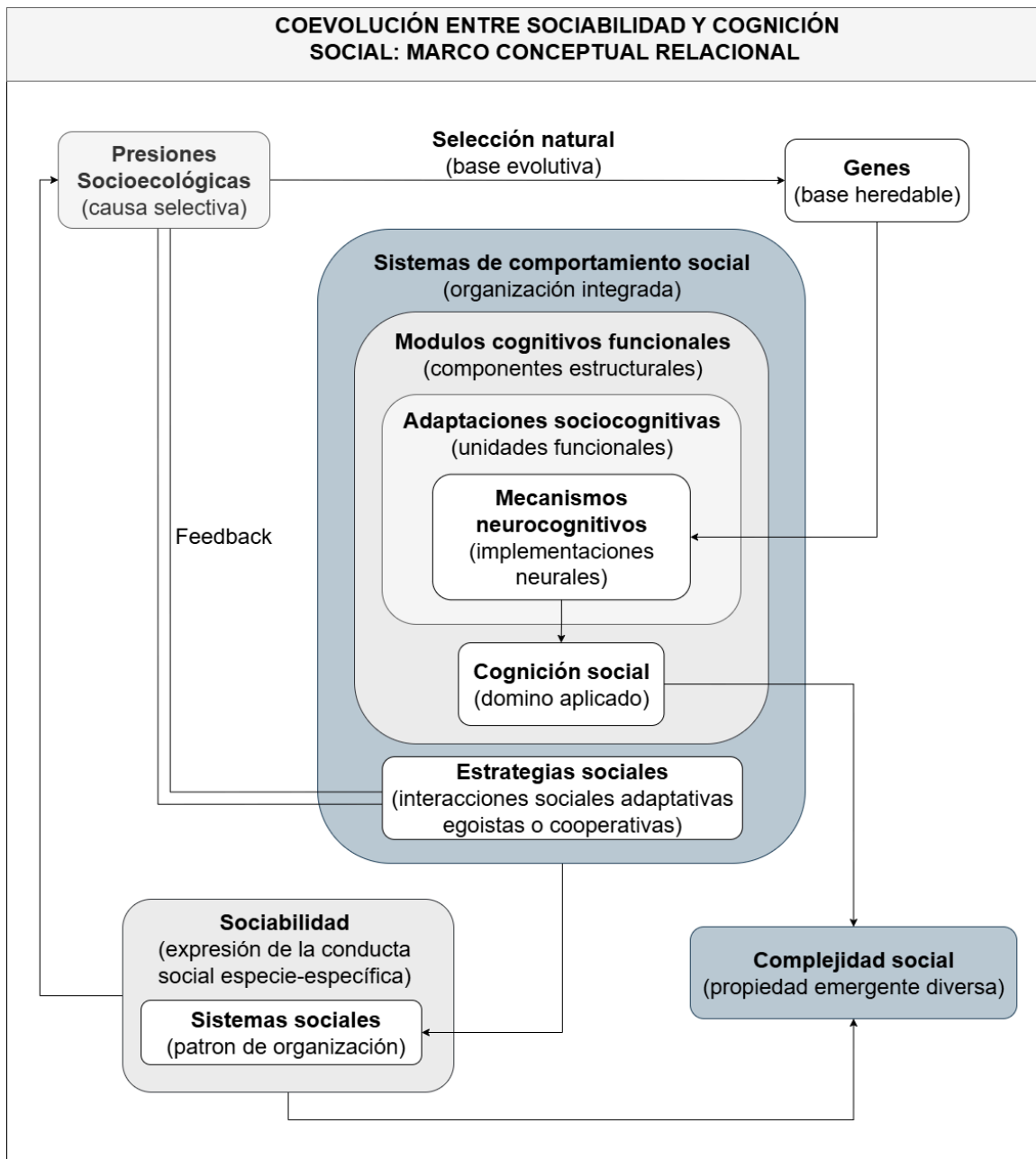


Figura 1. Representación de las relaciones entre los conceptos clave que conforman el marco teórico.

4.4 Recursos analíticos y heurísticos para la operacionalización del marco propuesto

Todo marco teórico que aspire a explicar procesos biológicos debe complementarse con recursos que permitan recabar datos empíricos y someter sus principios a contrastación sistemática. Esta sección expone algunos recursos analíticos y heurísticos fundamentales para poner en práctica el marco propuesto. La validación de un marco teórico para el estudio de la cognición social a través del método comparado y

fundamentado en la perspectiva ecológica, depende de su capacidad de identificar y contrastar las capacidades socio cognitivas, o bien, los “mosaicos” sociocognitivos que configuran los fenotipos sociales de las especies y las presiones que los moldean, esto es, los patrones cognitivos resultantes de la interacción entre historia ecológica, sociabilidad y filogenia.

Para ponerse a prueba, la propuesta planteada enfrenta el desafío de la hiperdimensionalidad y sus limitaciones de representación, un problema que ya ha sido analizado por (H. C. Barrett, 2015). Debido a que las especies pueden diferir en un número potencialmente elevado de dimensiones sociales, ecológicas y cognitivas, el conjunto de todos los fenotipos posibles resultaría en un espacio de n dimensiones, donde n puede ser considerablemente grande. Para poder integrar e interpretar todo un corpus de datos así, es necesaria una base analítica rigurosa, matrices de datos altamente organizadas, metodologías de análisis estadístico e incluso modelos de big data. Una manera de lidiar con esta complejidad puede ser implementando métodos estadísticos multivariados complementarios, entre los cuales destacan el análisis de conglomerados (*cluster analysis*), que permite detectar agrupamientos funcionales en múltiples dimensiones, y el análisis de componentes principales (*PCA*), que posibilita condensar la información en un número reducido de ejes manteniendo su interpretabilidad biológica.

La correcta operacionalización del marco teórico también depende de una definición más accionable de los blancos cognitivos a comparar, Esto, desde la perspectiva ecológica se ha abordado como “unidades funcionales cognitivas” que en este caso serían adaptaciones o módulos cognitivos relacionadas a la sociabilidad de cada especie. Desde la filosofía de la mente, algunos autores ya proponen bases para identificar estas unidades (García et al., 2024), mientras que desde la psicología comparada, o etología, propuestas como la de (Kappeler, 2019) ofrecen un marco inicial valioso al categorizar los sistemas sociales en dimensiones funcionales (organización social, estructura social, sistema de apareamiento, sistema de cuidado) a partir de las cuales se pueden rastrear estas unidades. Propuestas como la anterior facilitan tanto las predicciones de posibles presiones selectivas encargadas de configurar cada sistema social, así como los elementos de input y output de los módulos cognitivos, abriendo la posibilidad de realizar análisis comparativos capaces de revelar patrones evolutivos importantes.

Para facilitar la comprensión de la relación coevolutiva entre sociabilidad y cognición presentada en el marco teórico ecológico, se exponen a continuación un par de esquemas visuales que pretenden

funcionar como recurso heurístico provisional para ilustrar sus principios (Figuras 2 y 3). Ambas figuras representan una gráfica compuesta por tres dimensiones o ejes que sintetizan especializaciones clave en la evolución de la sociabilidad: Aquellas que favorecen la vida solitaria o la vida en grupo (eje X); aquellas que promueven la organización social (eje Y); y aquellas que regulan la cooperación (eje Z), ya sea orientada al parentesco (*kinship*) o basada en reciprocidad. Aunque está claro que estas dimensiones poseen subcomponentes que varían considerablemente entre especies, resultan útiles como abstracción inicial para visualizar cómo la sociabilidad y la cognición se articulan funcionalmente. En la Figura 2 se muestra como las intersecciones entre los ejes resultan en distintas combinaciones de vida grupal, organización social y tipo de cooperación dando lugar a configuraciones sociales y cognitivas únicas, representadas en sus extremos en las aristas del modelo.

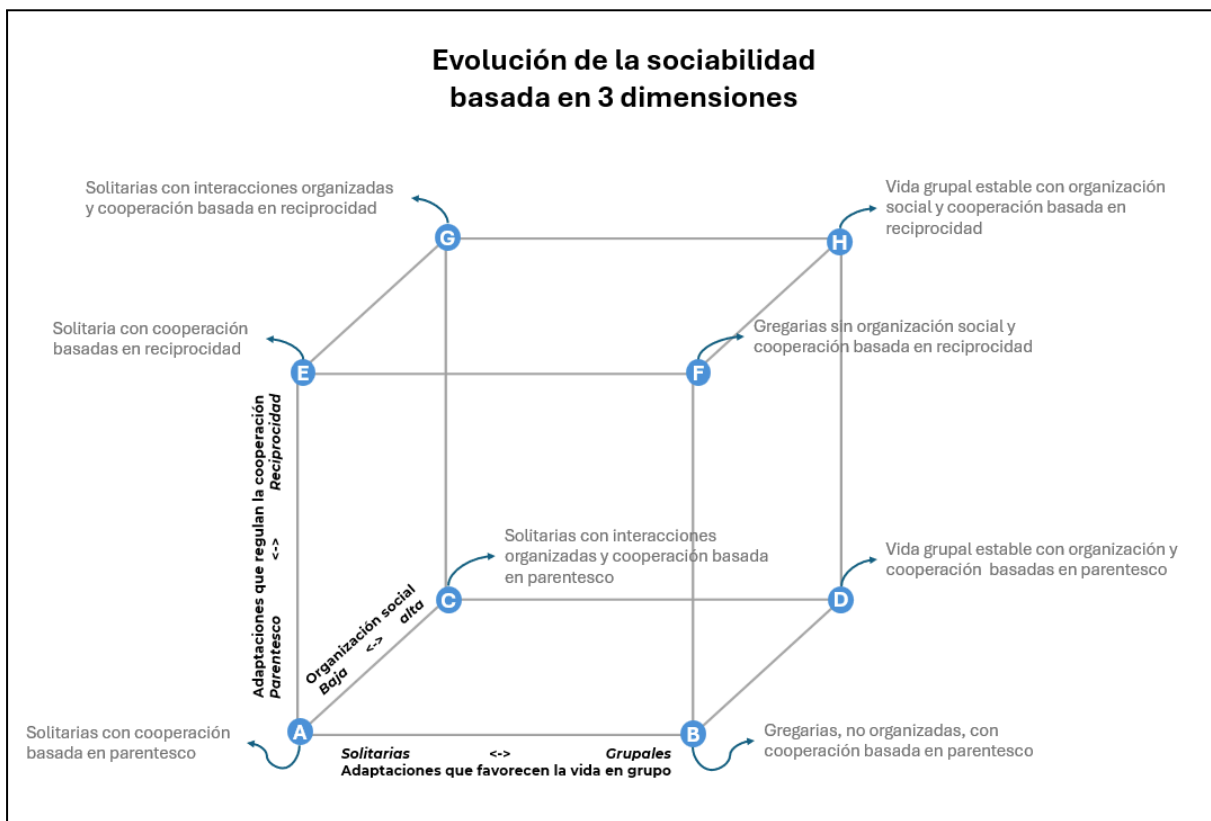


Figura 2. Representación de la evolución de la sociabilidad basada en tres dimensiones. Eje X: adaptaciones que favorecen la vida solitaria o en grupo; Eje Y: adaptaciones que regulan la cooperación hacia el parentesco o hacia la reciprocidad; Eje Z, adaptaciones que promueven la organización social. Las intersecciones entre los ejes representan combinaciones evolutivas que dan lugar a distintos tipos de sociabilidad, cuyas posiciones extremas en las aristas del cubo ejemplifican configuraciones sociales contrastantes. A partir de estas combinaciones entre distintas variables de los sistemas sociales de las especies podrían inferirse algunos de los módulos cognitivos funcionales que sostienen cada forma de sociabilidad.

En la **Figura 3**, dentro del espacio evolutivo de sociabilidad según las 3 dimensiones elegidas, y tomando en cuenta las configuraciones sociales que se pueden formar en sus combinaciones, se muestran especies ejemplares pertenecientes a distintos taxones que convergen en su forma de sociabilidad, infiriendo que presentan similitudes sociocognitivas en un sentido funcional (no necesariamente homologías o convergencias neurobiológicas). Asimismo, la figura permite observar algunos casos de divergencia sociocognitiva entre especies filogenéticamente cercanas, destacando la independencia relativa entre parentesco evolutivo y forma de organización social. Este ejercicio no pretende ofrecer un análisis exhaustivo, sino una validación preliminar del marco teórico basado en la perspectiva ecológica, al mostrar cómo sus principios pueden ponerse a prueba en una base comparativa.

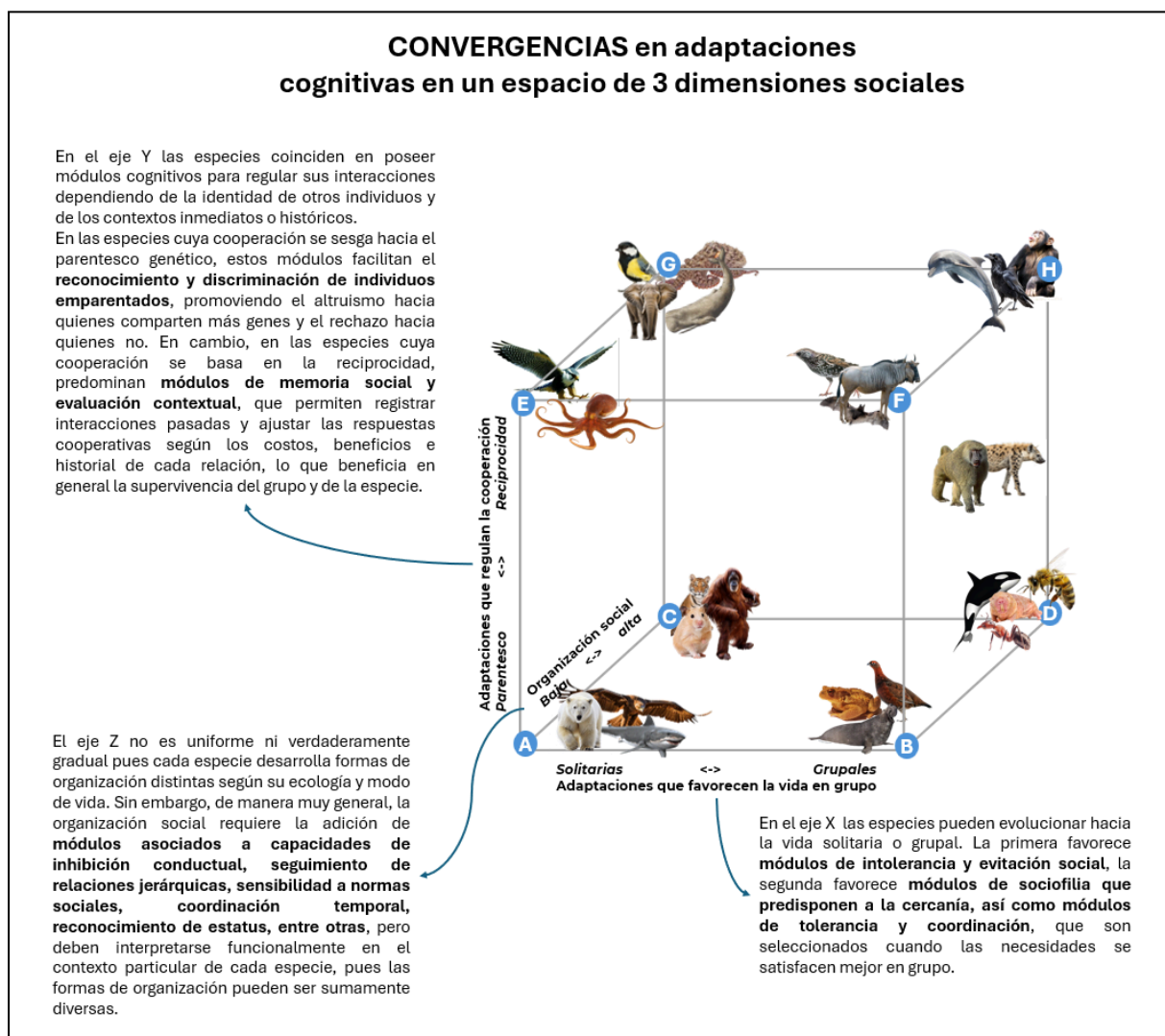


Figura 3: Ejemplos de especies situadas en distintas regiones dentro de un espacio de evolución de la sociabilidad compuesto por 3 ejes (X: adaptaciones hacia la vida solitaria o en grupo; Y: adaptaciones que regulan la cooperación hacia el parentesco genético o hacia la reciprocidad; Z: adaptaciones que promueven la organización social),

representando la influencia de cada eje sobre la evolución de módulos cognitivos funcionales.

Las especies representadas en la **Figura 2** fueron seleccionadas por su valor como ejemplos ecológicos, aunque no son similares en todo sentido social, convergen de manera general en las 3 dimensiones elegidas. Cercanas al **vértice A** (especies solitarias donde la cooperación, cuando existe, se basa exclusivamente en el parentesco) se ubican el águila solitaria (*Buteogallus solitarius*), el oso polar (*Ursus maritimus*) y el tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*). Estos depredadores ápice representan un estilo de vida solitario (sin contar su sistema de apareamiento y de crianza), en el que los encuentros sociales son escasos y a menudo competitivos (Cavalleri et al., 2022; Findlay et al., 2016; Phillips & Martinez, 2013; Renner & Kelly, 2006). Por ello, se infiere que en este extremo del espectro, la cognición social suele evolucionar mediante la adquisición de módulos especializados en la competencia, como los destinados a la intolerancia social, la defensa de recursos y la territorialidad. Su posición cercana al vértice que representa la 'cooperación por parentesco' se explica porque, la única forma de cooperación observable en este tipo de especies, el cuidado parental, es, por definición, un acto entre parientes directos.

Cercanas al **vértice B** (especies gregarias de individuos emparentados, con baja organización social) se encuentran el elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*), cuyos harenes en las playas de cría están formados por un número considerable de hembras emparentadas (Fabiani et al., 2006); la perdiz roja (*Lagopus lagopus*), cuyas bandadas invernales están estructuradas en unidades familiares (Watson et al., 1994); y los renacuajos del sapo americano (*Bufo americanus*), que forman densos grupos de hermanos (Waldman & Adler, 1979). Estas especies manifiestan adaptaciones sociocognitivas que favorecen la vida en grupo como la cohesión, la coordinación, la sociofilia además de tener adaptaciones especializadas para el reconocimiento de parientes cercanos, sin que especializarse necesariamente otras formas de organización.

En el **vértice C**, especies como el hámster sirio (*Mesocricetus auratus*), el tigre siberiano (*Panthera tigris altaica*) y el orangután de borneo (*Pongo pygmaeus*) macho, representan casos donde, aun con un estilo de vida solitario, se desarrollan formas básicas de organización vinculadas a la competencia territorial o al uso compartido del espacio (Goodrich et al., 2010; Knott, 1999; Mendonça et al., 2016; Winnicker & Pritchett-Corning, 2021). Estos animales deben regular sus conductas según los costos y beneficios de interacciones esporádicas, lo que requiere módulos de reconocimiento individual, discriminación de rivales e incluso memoria social contextual para navegar un paisaje social invisible pero

crítico.

Hacia el vértice D, donde convergen la vida en grupo y una alta organización social con una cooperación fuertemente sesgada hacia el parentesco, se ubican especies como la orca (*Orcinus orca*), la rata topo desnuda (*Heterocephalus glaber*) y diversos insectos eusociales como las hormigas (*Camponotus* sp.) o las abejas mieleras (*Apis mellifera*) (Holmes & Goldman, 2021; Pilot et al., 2010; Queller & Strassmann, 2003). En estos casos, la cognición social se caracteriza por módulos que favorecen la identidad grupal (como los dialectos en orcas o los olores de colonia en insectos) y la coordinación colectiva (como en la división del trabajo en el forrajeo o la caza), junto con una marcada intolerancia hacia los individuos ajenos al grupo. En este vértice, la interacción de los tres ejes del modelo impulsa la evolución de estrategias sociales altamente especializadas. Dado que la cohesión y el parentesco son muy elevados, las presiones competitivas se desplazan hacia el nivel intergrupar (Clarke & Faulkes, 2001; Wilson & Hölldobler, 2005), favoreciendo la evolución de módulos cognitivos vinculados a la competencia, pero orientados a la cohesión, coordinación, defensa y el éxito colectivo del grupo más que al beneficio individual.

En la parte superior del cubo, cercanas al vértice E, se ubican especies solitarias cuyas interacciones cooperativas, aunque escasas, se basan en la reciprocidad, es decir, estas especies son capaces de cooperar con otros individuos sin un beneficio de parentesco genético que lo justifique, sino más bien basándose en los beneficios mutuos. Ejemplos de ello son algunas aves rapaces como el halcón aplomado (*Falco femoralis*) que cooperan en diadas para cazar, o el pulpo azul grande (*Octopus cyanea*) que coopera con una especie de pez llamada mero rayado (*Epinephelus fasciatus*) para cazar a otros peces (Ellis et al., 1993; Sampaio et al., 2021). La evidencia sugiere que aunque estas especies llevan un estilo de vida predominantemente solitario, pueden establecer interacciones cooperativas con reglas de comunicación e incluso con consecuencias hacia los desertores. En el nivel cognitivo se podría esperar la evolución de módulos cognitivos orientados a la toma de decisiones contextuales y a la evaluación de los costos y beneficios de cooperar, dado que, al no existir vínculos de parentesco, los beneficios del fitness inclusivo se diluyen y la cooperación depende de mecanismos de reciprocidad más flexibles y situacionales (Pfeiffer et al., 2005; Sampaio et al., 2025).

Cercanas al vértice F (especies gregarias poco organizadas pero con dinámicas de cooperación recíproca entre individuos no emparentados) se encuentran especies como el ñu (*Connochaetes taurinus*) el murciélago vampiro (*Desmodus rotundus*) o aves gregarias como el estornino pinto

(*Sturnus vulgaris*) o el pinzón común (*Fringilla coelebs*), cuyos grupos no están compuestos estrictamente por individuos emparentados, sino que se agregan por sociofilia y cooperan contextualmente incluso con otras especies, generalmente por beneficio individual inmediato, como en la defensa colectiva ante depredadores o la eficiencia en la búsqueda de alimento (Carter & Wilkinson, 2013; Dannock, 2016; Estes & Estes, 1979; Krams & Krama, 2002; Kurzban et al., 2014; Lewis & Barber, 2023). La cooperación en estas especies tiende a ser recíproca y sostenida por beneficios mutuos, aunque pueden mantenerse sesgos por parentesco. La dinámica de estos grupos favorece la evolución de módulos cognitivos orientados a la evaluación de la conducta de otros, y a la sincronización conductual, los cuales permiten mantener la cohesión sin requerir estructuras jerárquicas o división del trabajo complejas, conservando al mismo tiempo los beneficios de la vida grupal a nivel individual (Ward & Webster, 2016).

Cercanas al **vértice G** se encuentran especies solitarias o no típicamente sociales, pero que presentan interacciones sociales particulares o ciertos tipos de organización social. Este estilo de vida es representativo por ejemplo, del carbonero común (*Parus major*), que aunque vive en lugares con población densa que podrían considerarse colonias, cada individuo, o pareja en época reproductiva, tiene un territorio establecido; a pesar de esa naturaleza territorial, los carboneros también llegan a formar alianzas con vecinos cercanos, no necesariamente emparentados, para la defensa colectiva contra depredadores o la búsqueda de alimento (Hogstad, 1989; Ydenberg & Krebs, 1987). Otro caso es el de los machos de especies como el cachalote (*Physeter macrocephalus*) o el elefante africano (*Loxodonta africana*), que aunque viven de manera independiente y solitaria tras la madurez sexual, pasan su juventud en un grupo organizado lo cual facilita la reintegración y la cooperación contextual (Cantor & Whitehead, 2015; Vidya & Sukumar, 2005).

Finalmente, el **vértice H** representa especies con vida grupal estable, alta organización social y cooperación basada principalmente en reciprocidad, tales como el delfín nariz de botella (*Tursiops truncatus*), el cuervo (*Corvus corax*) y el bonobo (*Pan paniscus*). En estos sistemas sociales, formados tanto por individuos emparentados como no emparentados, la competencia interna tiende a ser elevada, pero coexiste con los beneficios derivados de la cooperación grupal (Badrian & Badrian, 1984; Bugnyar, 2013; Bugnyar & Heinrich, 2006; Hohmann, 2001; Louis et al., 2018; Rogers et al., 2004). Esta tensión evolutiva impulsa el desarrollo de módulos cognitivos orientados no solo al reconocimiento individual y a la autonomía social (identidad social única), sino también a la predicción y

evaluación estratégica del comportamiento ajeno. Tales módulos permiten mantener un equilibrio funcional entre competencia y cooperación, favoreciendo la explotación o el aprovechamiento selectivo de las acciones de otros sin comprometer la estabilidad del grupo. Además, posibilitan la formación flexible de alianzas y la coordinación cooperativa en contextos cambiantes, características típicas de las sociedades con dinámicas de fisión-fusión (Aureli et al., 2008; Bruck, 2013; Gallego-Abenza, 2022; Tsai & Mann, 2013).

Aunque los vértices del cubo representan ejemplos con estilos de vida más hacia los extremos, es posible situar especies en posiciones intermedias. Por ejemplo, el babuino sagrado (*Papio hamadryas*) y la hiena manchada (*Crocuta crocuta*) presentan sistemas sociales donde coexisten estrategias de cooperación por parentesco y por reciprocidad en equilibrio, lo que probablemente favorece la evolución de módulos sociocognitivos orientados a la regulación de estrategias sociales complejas, el mantenimiento de jerarquías dinámicas y el equilibrio de poder dentro del grupo (Brosnan, 2024; Holekamp et al., 2007).

La representación tridimensional presentada ofrece un marco heurístico, que aunque básico, permite comprender cómo distintas combinaciones de vida social moldean la cognición. Este enfoque no solo permite inferir módulos funcionales asociados a cada trayectoria evolutiva, sino que también establece una base conceptual sólida para explorar de forma sistemática la diversidad de inteligencias sociales en el reino animal.

4.5 Futuras direcciones

El desarrollo de un marco explicativo desde la perspectiva ecológica abre una serie de direcciones de investigación orientadas a su formalización, validación y aplicación dentro de modelos. Una primera dirección consiste en articular de manera más precisa sus supuestos y predicciones. Hasta este punto, el marco conceptual permite visualizar la coevolución entre sociabilidad y cognición social desde un enfoque funcional-ecológico; sin embargo, debe avanzar hacia una propuesta predictiva o modelo capaz de generar hipótesis contrastables sobre patrones evolutivos más precisos. En particular, debería permitir precisar cómo distintos tipos de presiones socioecológicas promueven la emergencia, especialización o pérdida de determinados módulos cognitivos, y bajo qué condiciones estas transformaciones generan trayectorias evolutivas convergentes o divergentes en la complejidad social.

Una segunda dirección de avance es la manera de operacionalizarlo, que implica identificar indicadores claros para las dimensiones de la sociabilidad y los módulos cognitivos funcionales que las sustentan. Para

ello, es necesario desarrollar matrices comparativas que permitan integrar datos conductuales, ecológicos, filogenéticos, e incluso datos neurobiológicos, permitiendo contrastar los mosaicos sociocognitivos que caracterizan a cada especie.

Una tercera dirección se orienta hacia la validación empírica del marco, mediante su aplicación a estudios en diversas especies para evaluar su capacidad explicativa y predictiva. En una etapa posterior, podría incluso derivar en modelos matemáticos o computacionales, mediante simulaciones evolutivas que permitan explorar cómo surgen, se estabilizan o se diversifican determinadas configuraciones sociales bajo distintas presiones selectivas. Este tipo de aproximación permitiría generar predicciones sobre las condiciones ecológicas que favorecen la aparición de ciertos módulos cognitivos o estrategias sociales, además de visualizar los posibles caminos evolutivos hacia la complejidad social.

Finalmente, resulta pertinente considerar las implicaciones teóricas y epistemológicas de esta propuesta para la psicología comparada y la biología evolutiva. Al desplazar el énfasis de los constructos antropocéntricos hacia definiciones funcionales y ecológicas, este marco podría contribuir a la formulación de una teoría general de la cognición social que reconozca la diversidad de las inteligencias sociales en la naturaleza. Su desarrollo futuro no permitirá afinar los mecanismos explicativos de la coevolución entre cognición y sociabilidad, así como fortalecer el cambio de paradigma que está ocurriendo en el estudio de la cognición gracias a la integración de la biología.

CAPÍTULO 5:

Implementación del marco propuesto a la cognición comparada

5.1 Objetivo del capítulo

El objetivo de este capítulo es poner en práctica el marco teórico-conceptual previamente propuesto, examinando su aplicación al análisis comparado de la cognición social en distintos modelos animales ecológicos. A través de esta implementación, se busca evaluar la capacidad del marco para integrar la dimensión ecológica y evolutiva del comportamiento y la cognición social, destacando cómo las presiones ambientales y los conflictos sociales que generan procesos de selección natural son un factor preponderante frente a la filogenia en la evolución de la complejidad social.

5.2 Modelos animales ecológicos como sistemas ejemplares para el análisis comparado

En los capítulos anteriores hemos discutido la función de los modelos animales como herramientas para poder revelar principios tanto generales como particulares de fenómenos biológicos (Ankeny & Leonelli, 2020; Zuk & Travisano, 2018). Aunque se han propuesto diversos enfoques epistémicos con respecto a su representatividad y objetivo de estudio (Bolker, 2009; Degeling & Johnson, 2013; Morgan & Morrison, 1999; Parkkinen, 2017; Steinmetz & Tillery, 1994), en la ciencia comparada los modelos animales son empleados como sistemas ejemplares cuyo objetivo es representar a un grupo más amplio, o bien representar un fenómeno biológico que sea generalizable a un grupo más amplio de especies ya sea filogenéticamente cercanas o con historias ecológicas compartidas (Bolker, 2009).

Los modelos ecológicos responden a una necesidad de diferenciar su enfoque epistemológico de los enfoques antropocentristas, desde la perspectiva ecológica se fomenta el contraste entre especies

filogenéticamente cercanas y lejanas, para poder comprender de qué manera se relacionan la forma, el mecanismo y la función en distintas categorías taxonómicas y condiciones ecológicas, para identificar posibles principios generales o restricciones evolutivas que influyan en la diversidad funcional de los organismos (Magphail & Bolhuis, 2001). Por ello, en la ecología comparada, los contrastes entre especies no son simples ejercicios descriptivos, sino la base para formular hipótesis robustas sobre los patrones evolutivos y sus excepciones. Los modelos animales ecológicos, por ende, nos permiten revelar las explicaciones adaptativas de un rasgo; la relación entre los problemas ambientales y las soluciones que emergen a partir de estos en distintos niveles de organización biológica, desde las mutaciones genéticas y las implementaciones neuronales, hasta el comportamiento.

Es crucial destacar que el estudio de la sociabilidad desde la perspectiva ecológico comparada, ha evidenciado de manera importante que la evolución de la complejidad social no sigue una única trayectoria específica y que tampoco evoluciona simplemente hacia un “mayor orden”, sino que responde de manera diversa a los problemas y oportunidades que surgen en cada contexto ecológico y social. De la misma forma la cognición social está estrechamente relacionada a la función de las estrategias sociales de cada especie, por lo que no hay un solo tipo de cognición social variante en grado, sino diversos tipos de adaptaciones socio-cognitivas que son necesarias para cada estilo de vida. Las especies pueden estar muy especializadas en algunos aspectos sociales, y al mismo tiempo ser muy incompetentes en otros. Mientras que en algunas especies puede haber una alta cohesión y cooperación grupal, en otras puede haber una mayor independencia y relaciones sociales más fluidas y menos estructuradas.

5.3 Aplicación

La validación de un marco teórico en biología evolutiva requiere su aplicación sistemática a casos empíricos diversos. Con el propósito de examinar la utilidad y el alcance explicativo del marco propuesto, se considera necesario implementarlo en estudios de especies que presenten características sociales contrastantes. Tal como se desprende de los fundamentos del marco, el diseño comparativo debe estructurarse mediante la selección estratégica de especies que representen distintos fenotipos de sociabilidad y mantengan relaciones filogenéticas variables, abarcando tanto clados estrechamente relacionados como linajes más distantes. Este enfoque posibilita contrastes que permiten explorar las interacciones entre ecología, comportamiento y filogenia, y examinar en

qué medida las presiones socioecológicas, además de las restricciones históricas, han orientado la evolución de las adaptaciones sociocognitivas.

La implementación del marco incluye varios pasos operativos a tomar en cuenta, aunque no necesariamente en un orden específico. Por un lado es necesario caracterizar los sistemas sociales de las especies seleccionadas mediante un análisis funcional de sus patrones de interacción. Para ello, resulta fundamental adoptar enfoques como el propuesto por Kappeler (2019), que hace énfasis en las dimensiones funcionales de los sistemas sociales y sus subcomponentes: organización social, estructura de interacciones, sistema de apareamiento y estrategias de cuidado parental. Este análisis debe complementarse con la identificación de las condiciones ecológicas con peso relevante en la evolución de sociabilidades particulares, tales como la distribución espacial y temporal de recursos, el riesgo de depredación, la estacionalidad ambiental y las presiones parasitarias, que constituyen el contexto selectivo primario donde emergen las estrategias sociales. Paralelamente, es crucial determinar los retos y conflictos inherentes a la organización social misma, como la competencia intrasexual, los conflictos reproductivos, la dilución de beneficios cooperativos, los costos de agregación y las tensiones en la distribución de recursos.

Esta caracterización funcional dual, que considera tanto las presiones ecológicas externas como los conflictos endógenos de la vida social, permite identificar los conflictos socioecológicos recurrentes que cada especie enfrenta, los cuales actúan como presiones de selección específicas moldeando las trayectorias evolutivas hacia distintas formas de complejidad social, lo que a su vez permite generar predicciones a nivel cognitivo mediante la inferencia de módulos cognitivos funcionales. Como se estableció en el Capítulo 4, estos módulos representan conjuntos integrados de adaptaciones neurocognitivas especializadas en resolver problemas adaptativos particulares, evitando caer en constructos antropocentristas que imponen categorías humanas sobre sistemas cognitivos evolucionados para contextos ecológicos específicos.

Finalmente, para enriquecer el análisis y dotarlo de mayor poder explicativo, se recomienda integrar la dimensión neurobiológica, examinando cómo las distintas trayectorias de evolución social se reflejan en especializaciones cerebrales. Como se señaló en el Capítulo 4, los mecanismos neurocognitivos constituyen las implementaciones neurales de las adaptaciones sociocognitivas, y su estudio permite conectar lo conductual con lo biológico de manera rigurosa. Este nivel de análisis explora la organización de sistemas y circuitos neuronales y la especialización regional asociada a demandas cognitivas específicas. La

identificación de estas implementaciones neurales proporciona evidencia mecanicista crucial para sustentar las inferencias sobre módulos cognitivos.

La integración sinérgica de las perspectivas funcional, cognitiva y neurobiológica constituye así el núcleo metodológico del marco propuesto, permitiendo una evaluación integral de la relación coevolutiva entre comportamiento y cognición social, poniendo en marcha una validación empírica del marco teórico propuesto, y ayudándonos a generar modelos, hipótesis y predicciones comprobables sobre los patrones evolutivos que subyacen a la diversidad de inteligencias sociales en el reino animal.

Como parte de este capítulo, y con el propósito de dar un primer paso en la validación del marco ecológico propuesto, se anexa a continuación una revisión en versión de borrador y próxima a enviarse para publicación, en la que se analizan cinco especies de roedores que representan estilos de vida social contrastantes. En ella se integran las dimensiones del comportamiento, la cognición social y las adaptaciones neuronales, con el fin de evidenciar su relación coevolutiva.

ANEXO DEL CAPÍTULO 5:

Artículo en borrador “Sociability and social cognition: a comparative ecological review in rodents”

Estatus del artículo: Borrador no enviado a la fecha (Diciembre 2025)

Aviso de confidencialidad: La información compartida a continuación es únicamente para fines de evaluación del proceso de titulación del Posgrado en Ciencias Cognitivas CINCCO-UAEM. El manuscrito es un producto del Laboratorio de Socioneurobiología del CINCCO, UAEM y es propiedad intelectual de los autores en él mencionados. De acuerdo a la Ley Federal del Derecho de Autor, fundamentalmente en sus artículos 11, 12, 13, 14, 15, 16 y 17 y en el concepto de propiedad intelectual de las Leyes Mexicanas, por ningún motivo debe copiar o distribuir su contenido.

Sociability and social cognition: a comparative ecological review in rodents

Yvette Magaly Gómez-Gómez

e-mail: yvettegomezgomez@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0001-8011-534X>

Laboratory of Socioneurobiology, Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Edificio 41, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, Cuernavaca, Morelos, México, C.P. 62209.

German Octavio López-Riquelme*

e-mail: german.lopez@uaem.mx

<https://orcid.org/0000-0002-8031-4522>

Laboratory of Socioneurobiology, Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Edificio 41, Av. Universidad 1001, Col. Chamilpa, Cuernavaca, Morelos, México, C.P. 62209.

*Correspondence author

Keywords: Comparative cognition; Social cognition, Social systems, Neuroecology, Rodents

Abstract

The study of social cognition in non-human animals has long been dominated by anthropocentric frameworks that assess species based on their similarity to humans. This perspective has led to a narrow selection of model organisms and assumptions of linear cognitive evolution, often overlooking the ecological and evolutionary diversity of social behavior and cognition across taxa. The present review proposes an ecological comparative framework to understand the co-evolution of sociability and social cognition, selecting five species of rodents as exemplary models (*Rattus norvegicus*, *Mus musculus*, *Mesocricetus auratus*, *Microtus ochrogaster*, and *Heterocephalus glaber*) which represent a wide spectrum of social organization, from solitary to eusocial systems. Each species, ecological, ethological, cognitive, and neurobiological available data are integrated to describe how specific social challenges are met by corresponding sociocognitive adaptations. This perspective challenges the conceptualization of social cognition as a scalar trait, instead framing it as a mosaic of domain-specific capacities shaped by the species' socioecological niche. The review also highlights the value of species as ecological models for understanding the diversity of cognitive specializations and cautions against oversimplified assumptions about their representativeness, advocating for a shift toward functionally grounded, and ecologically valid comparative models that better capture the evolutionary dynamics of social cognition.

Abbreviation list

AC-auditory cortex
Amy-amygdala
AOB-accessory olfactory bulb
AON-accessory olfactory nucleus
AOS-accessory olfactory system
AVP-arginine vasopressin
BLAmy-basolateral amygdala
BNST-bed nucleus of the stria terminalis
CeAmy-central amygdala
CoAmy-cortical amygdala
EC-entorhinal cortex
ENQ-encephalization neural quotient
EQ-encephalization quotient
HIP-hippocampus
LS-lateral septum
MeAmy-medial amygdala
MOB-main olfactory bulb
MON-main olfactory nucleus
MOS-main olfactory system
mPFC-medial prefrontal cortex
NAc-nucleus accumbens
OS-olfactory System
OXT-oxytocin
OXTR-oxytocin receptor
PC-piriform cortex
POA-preoptic area
PVN-paraventricular nucleus
SC-somatosensory cortex
SNQ-somatic neural quotient
VMH-ventromedial hypothalamus
VNO-vomer nasal organ
VP-ventral pallidum
V1aR-arginine vasopressin receptor

Introduction

In recent years, the study of cognition has undergone important changes. The anthropocentric perspective common in comparative psychology is now being conterposed by an ecological approach which seeks to understand both the general and particular rules governing how brains and cognition work and evolve. Questions such as “*can other animals do what humans do?*” are being replaced by more scientific grounded questions such as “*How do animals cognitively solve their ecological problems?*” and “*How behavioral strategies correlate with underlying cognitive mechanisms and neural implementations?*” (Shettleworth, 2010). The ecological approach highlights the significance of each species' natural selection history in shaping diverse

cognitive traits. It aims to identify patterns between specific ecological challenges and the evolution of corresponding cognitive abilities, observable through the adaptive function of their behaviors.

In the study of social cognition—the cognitive capacities that allow animals to act in accordance with stimuli and situations that involve other conspecifics (López-Riquelme et al., 2022; Seyfarth & Cheney, 2015)—the anthropocentric perspective remains dominant. This is evident, first, in translational laboratory studies where standardized animal models are used primarily as human surrogates to gain insights into the genetical, neuronal and developmental bases of human social cognition and their associated deficits. While this biomedical approach has its merits, it becomes controversial when considering the foundations upon which animal models are taken as representative of humans (Bolker, 2017; Shanks et al., 2009; Wall & Shani, 2008). Second, it is apparent in comparative cross-species studies, where the social cognition of largely the same standard animal models is contrasted with that of humans to assess their utility for the study of particular aspects of human social cognition (Scotto, 2024). Lastly, it persists even in comparative studies with a more ethological approach, where, despite exploring a wider range of species and observing them in naturalistic settings, human social cognition remains the standard of comparison (Katz, 2019; Scotto, 2024). These studies share a common denominator with critical implications for model selection, assumptions about social cognition, and judgments of representativeness: the anthropocentric notion of cognitive continuity, which assumes that the social intelligence of species differs in degree of complexity depending on the species' place in an evolutive ladder crowned by the human species, and also, that phylogenetic proximity indicates homology not only in brain structure, but also in cognitive function (Hodos & Campbell, 1969; Katz, 2016; Striedter, 2002).

In a different light, it is proposed from the field of evolutionary psychology—a discipline that has closer ties to the ecological perspective—that the way in which cognition has evolved, is similar to a mosaic composed of several cognitive functional modules (Barrett & Kurzban, 2006; Bräuer et al., 2020; Pietraszewski & Wertz, 2022). In other words, species' cognition or intelligence is composed of several cognitive adaptations that are part of different behavioral systems, which are sets of organized behaviors that function together as adaptations to solve specific ecological challenges (Hogan, 2015). Although ecological history is species-specific, some ecological problems can be shared across a wide range of species, while others can be more particular, suggesting that the evolution of social intelligence may form different arrangements and follow diverse pathways, with common and particular cognitive capacities shared between species, but not always comparable in a scalar way. This functional ecological approach allows for clearer comparisons between species' social cognition, tracing important similarities and differences not only of degree but of type, which consequently helps us identify the ecological and evolutionary drivers behind the emergence of specific social specializations and how this together contributes to the evolution of social complexity.

While in the comparative study of social cognition, efforts have been made to apply a quantitative ranking to sociability (Bergman & Beehner, 2015; Hobson et al., 2019), we support the idea that we should better focus on comparing functional aspects of sociability such as: 1) the social strategies species employ to solve specific social conflicts, 2) the ecological causes of those social conflicts (e.g. predation risk, resource availability, pathogen transmission, etc.), 3) the interaction between cooperation and competition forces involved in those strategies,

which imply individual selection, kin selection and group selection, 4) the sociocognitive competencies that support those strategies (in functional terms, what type of information about others is required to achieve those strategies), and 5) the neural changes or neural implementations that correlate with different social strategies and specializations on social behavior. These questions contribute to a deeper understanding of the diversity of sociocognitive abilities in the animal kingdom and challenge the anthropocentric assumptions about the nature of social intelligence. Furthermore, this approach highlights the interplay between social complexity, cognitive specializations, and neural implementations, a broader focus that will enable us to formulate more robust hypotheses and predictions regarding the expected variations and similarities in brain function and cognition across different species and taxa, as suggested by Healy and colleagues (2009). Additionally, it will enhance our understanding of fundamental evolutionary aspects of sociality and how findings from one species can apply to others. However, it is important to note that this endeavor remains in early stages.

In the field of comparative psychology, a handful of rodent species are widely used as animal models for the study of behavior, cognition and their neural correlates, but they are mostly employed from the anthropocentric approach, with the *a priori* assumption, mainly based on phylogenetic criteria, that they are good representatives of mammals in general, but also, good representatives of humans in particular, because it is thought that, as rodents diverge earlier from the lineage that led to primates (Churakov et al., 2010), they should hold the basic and primitive aspects that are needed for the evolution of more sophisticated forms of cognition, such as the human one. In this sense, typical lab rodents like the Norway rat (*Rattus norvegicus*), the common mouse (*Mus musculus*), the golden hamster (*Mesocricetus auratus*), and more recently the prairie vole (*Microtus ochrogaster*), are commonly used as human surrogates or standard mammalian models, and rarely employed or studied as ecological models of social behavior and cognition, maybe with a little exception in the case of the prairie vole, whose ecology and social organization have been broadly taken into account for interpretation of lab studies.

Furthermore, for domesticated species like rats, mice, and hamsters, there is not enough ethological field studies in their wild varieties, therefore, for several aspects, we have insufficient comprehension of their sociability, and researchers in comparative psychology often fail to integrate crucial ethological information in constructing hypothesis or interpreting data about their social cognition, resulting in deficient assumptions about the species representativeness as models. On the other hand, in the sphere of zoology and ethology, some rodent species, such as the above mention prairie vole, as well as many others like the eusocial naked mole rat (*Heterocephalus glaber*), are indeed being studied as ecologically valuable models to understand important aspects of animal sociability and its evolution (Wolff & Sherman, 2007). Nevertheless, this type of approach is still unfamiliar to a large community in comparative psychology and neuroscience, so greater integration efforts are needed.

In this review, we adopt an ecological comparative approach by examining five rodent species (those mentioned above) as ecological models to explore the co-evolutionary relationship between sociability and social cognition. By identifying general and particular social problems faced by these species and the specific solutions they have evolved, we argue that social cognition is not merely constrained by phylogeny, differing in degree across

evolution; instead, it mostly evolves reflecting strong functional principles, which can be implemented in the brain in multiple ways, as posited by contemporary ecological and evolutionary cognitive approaches (Pietraszewski & Wertz, 2022; Shettleworth, 2012). For this analysis, we integrate studies of phylogenetic, ecological, behavioral, neurobiological, and cognitive aspects.

Species selection and their social systems

Rodents can be fruitful animal models for understanding the co-evolutionary relationship between sociability and social cognition, not because they represent mammal sociability in general, which they do not, but because the order Rodentia has a high species richness. There are more than 2000 living species of rodents, which comprise approximately 44% of all mammals, and their sociability varies widely between species, which enriches comparative analyses (Wolff, 2007). The study of rodents has also advantages when doing comparisons at organismal levels as they are easily managed in experimental and controlled laboratory settings (Aragona & Wang, 2004; Buffenstein et al., 2021; Manger et al., 2008; Winnicker & Pritchett-Corning, 2021). For this review, we have selected five rodent species representing a broad spectrum of sociability, ranging from solitary to eusocial lifestyles. Although some of these species are domesticated, genetically standardized, and have been extensively studied in the laboratory, there is a lack of integrative research on their socioecology; in contrast, others have been extensively studied in the wild, and are being increasingly studied in the lab. However, it is important to strengthen the integration of these two bodies of knowledge, through a comprehensive literature search, we aim to gather quality information across various biological domains to address this objective.

The selected species belong to three different families within the order Rodentia (Fig. 1). First, we selected the two most widely used animal models in comparative psychology: the laboratory rat (*Rattus norvegicus*), also known as the brown or Norway rat, and the laboratory mouse (*Mus musculus*), also referred to as the house or common mouse. Both species belong to the Murinae subfamily, which diverged from the Muridae family approximately 14 million years ago (14 Ma) (Fabre et al., 2012; Kimura et al., 2013). We will also consider the effects of domestication on sociability for these two species. Second, we included the Syrian hamster (*Mesocricetus auratus*), also known as the golden hamster. While considered a domesticated species, the hamster has been subject to less artificial selection than rats and mice. It belongs to the Cricetinae subfamily, which diverged from the Cricetidae family around 16.7 Ma (Fabre et al., 2012; Neumann et al., 2006; Stepan & Schenk, 2017). From the same family, we selected the prairie vole (*Microtus ochrogaster*), a non domesticated species that has gained popularity in recent decades as a model for studying social bonding. The prairie vole belongs to the Arvicolinae subfamily, which diverged from the Cricetidae family approximately 15-20 Ma (Robovský et al., 2008). Lastly, we included the eusocial naked mole rat (*Heterocephalus glaber*), another non-domesticated species, which belongs to the Bathyergidae family, the oldest rodent family, dating back 30-40 Ma (Faulkes et al., 2004). This species is widely studied as a model for the evolution of cooperative sociability. We will briefly describe the social behavior of these species in the order presented above, before analyzing their sociability in greater depth.

Although rats and mice are commonly viewed as behaviorally similar their social systems have important differences; indeed, there may also be subtle differences in their social behavior between wild, feral, commensal and domesticated varieties, or even between subspecies and laboratory strains (Mikula et al., 2022; Netser et al., 2020). Another important consideration is that ecological studies of behavior in rats and mice are rarely done with truly wild specimens because these populations are very rare due to their long history of commensalism, therefore, most field studies are conducted with commensal varieties — populations living close to human settlements—, feral varieties—domesticated or commensal populations that have returned to a wild state—, or domesticated varieties kept in semi-natural environments. When studies report working with wild rats or mice they are actually referring to commensal or feral specimens. For simplicity, we will specify the type of populations through this review whenever it is necessary, but in general, we will refer to them as ‘wild’ rats or mice when talking about truly wild or feral populations, and as ‘domesticated’ in the case of laboratory strains.

Wild Norway rats living in territories with low-density populations are typically organized in small groups of a single territorial male with a few females. Both males and females exhibit promiscuity. In higher population densities, rats form clans of unrelated males and females that can reach several hundred individuals, especially in commensal populations. Rat clans are sub-organized into socially variable subgroups. Their care system is monoparental, and females tend to be more philopatric than males, but in general, dispersal patterns are similar between sexes (Barnett, 1958; Berdoy & Drickamer, 2007; Schweinfurth, 2020). In wild house mice, social groups are also variable according to population density. At small densities, they organize in small social units called demes, with a main territorial male, some subordinate males, and a few related females. Group size increases primarily through female philopatry. Although in large population densities groups become more tolerant to strangers, males maintain social hierarchies, and females prefer to associate with close relatives. Their mating system is considered promiscuous and females exhibit communal breeding and cooperative care (Berdoy & Drickamer, 2007; Latham & Mason, 2004; Saylor & Salmon, 1971; Singleton & Krebs, 2007; Wilkinson & Baker, 1988).

In contrast to the high sociality of rats and mice, wild golden hamsters have a strict solitary lifestyle where both sexes are highly territorial, and their main social interactions are related to protecting their territory, mating, and maternal care. Their mating system is promiscuous, and their care system is monoparental (Johnson & Wood, 1999; Krause & Schüler, 2010; Siegel, 1985; Winnicker & Pritchett-Corning, 2021). Prairie voles, on the other hand, live in communal groups that typically consist of fewer than twenty individuals, and the family group is considered to be their fundamental unit of social organization. However, some members of the species are wanderers and they do not settle in a group; prairie voles are facultatively monogamous, biparental, and exhibit communal breeding and cooperative care (Bales & Carter, 2003; Getz et al., 1993, 2005; Getz & Hofmann, 1986; Lucia et al., 2008; McGuire et al., 2002; Thomas & Birney, 1979; Wang & Novak, 1994).

Compared with other rodent families, the family Bathyergidae exhibits one of the widest ranges in social structure, from solitary species to eusocial ones. Eusociality is best represented by the naked mole rat. Similar to eusocial insects, naked mole rat sociability is characterized by permanent philopatry in both sexes, which results in several overlapping adult

generations in the group, and they also exhibit reproductive division of labor. Naked mole rats live in large cohesive, xenophobic groups with only one reproductive female and one to three reproductive males in a polyandrous mating system. The largest colonies are reported to contain almost 300 individuals. They have a cooperative care system and division of labor with semi-specialized castes of non-breeding workers and defenders depending on their size and age (Buffenstein et al., 2012a, 2021; Burda et al., 2000; Clarke & Faulkes, 1997; Sherman et al., 1991; Szafranski et al., 2022).

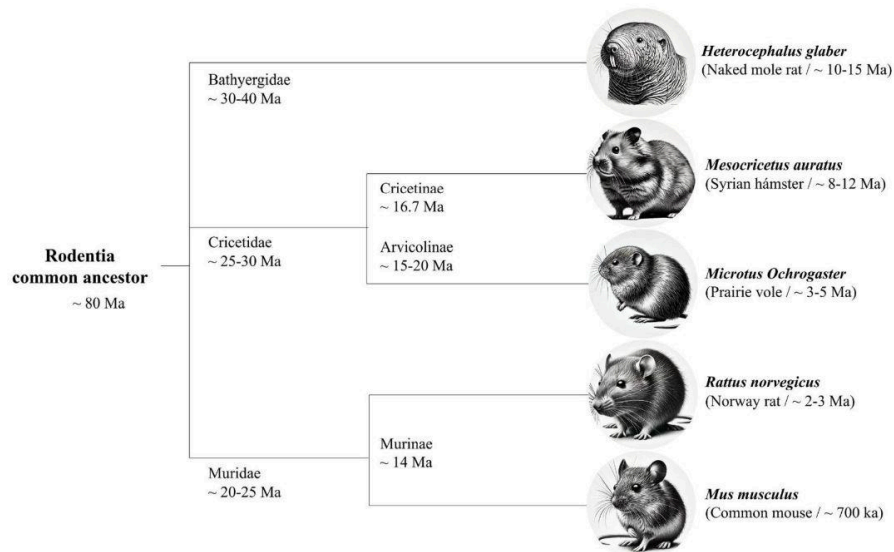


Figure 1. Collapsed phylogenetic tree showing the five selected rodent species and the approximate time of their divergence. Dates were extracted from Fabre et al. (2012); Faulkes et al. (2004); Kimura et al. (2013); Neumann et al. (2006); Robovský et al. (2008); Suzuki et al. (2013), and Van Daele et al. (2007).

From a scalar perspective, these five species could be placed according to a grade of sociability with the Syrian hamster at the lower end as the least social species, followed by rats and mice, which exhibit considerable flexibility in their sociability and are able to live in large groups. Next, we may consider the prairie vole, typically perceived as a more social species due to monogamy, as it implies social bonding and family life—though this view may reflect an anthropomorphic bias—. Also, prairie voles form smaller groups than rats and mice, thus, in other instances, voles might be less social. Finally, at the highest level, we may place the eusocial naked mole rat, as they form highly cohesive and organized large groups. However, it is important to be cautious in interpreting this as an evolutionary hierarchy related to “social intelligence”, nor do these relative degrees of sociability correspond to the species' phylogenetic divergence times, as shown in Fig. 1. One of the goals of this review is to highlight how the evolution of sociability can follow diverse paths, and how these specializations relate to cognitive and neural divergences, providing evidence of the crucial role of ecology in

shaping the evolution of social cognition, and illustrating why some species excel in certain social skills but perform poorly in others.

In Table 1 in this section we present a systematic and comprehensive categorization of the social strategies that together compose the particular social systems of each species, based on the framework proposed by Kappeler (2019), who considers *social structure*, *social organization*, *mating system* and *care system* as the core pillars upon which multiple dimensions of sociability evolve. The purpose of such detailed categorization is to divide the species' sociability into functional components, in order to make more precise predictions about the sociocognitive adaptations that are needed to support their social systems and how they could be correlated with some neural divergences, which is presented in later sections. While we are aware that there might be intraspecific variability in the way some aspects of sociability are displayed, we report here is the species' normative sociability, as it corresponds to how selective pressures operate at the species level. This framework is valuable when determining in which sense the particular sociability of each species can provide valuable insights concerning the evolution of social cognition.

Table 1. Comparative sociability of the five selected species across four key aspects of social systems (Social Organization, Social Structure, Mating System, and Care System) based on the framework proposed by Kappeler (2019). For each one of these aspects, more specific components are broken down in the rows below. The positive sign (+) indicates a typical or normative social trait of the species, while the negative sign (-) indicates the absence of that trait. "Variable" denotes that although being present, a trait can change depending on environmental, genetic, or other preconditions. "Occasionally" denotes that although a trait is not typical, it has been reported in some instances. "Insufficient information" reflects a lack of studies, evidence, or inconclusive reports. Gray boxes represent characteristics that do not apply to a species due to exclusion when another is present. Explanations are provided in most of the boxes for clarity, and references are listed in the last row of the table.

SOCIAL ORGANIZATION (Size and demographic composition of a social unit.)	Hamster	Prairie vole	Rat	Mouse	Naked mole rat
Group composition (It refers to aspects such as group size, sex ratio, identity of group members, and kinship pattern.)	Adult hamsters have a solitary lifestyle. Females live with their offspring from birth until weaning.	Group size: 2-19 Sex proportion: 1:1 Group composition: They live in communal groups. Groups are composed of a main reproductive couple or a single female living with their young offspring, some philopatric young adults of a previous offspring, and some unrelated adults. Between spring and summer (due to high levels of predation), it is common to find small groups with a single adult female and couples living alone. Kinship pattern: a large percentage, around 2/3 of group members, are close relatives (first and second degree).	Group size: Groups do not typically exceed 20 individuals in low population densities, but in high population densities colonies can be composed of more than 200 individuals, being 80-100 the mean sizes. Sex proportion: highly variable Group composition: Groups can be very variable in their composition, mainly in response to food distribution and population density. Smaller groups are usually formed by a single territorial male and a few females, whereas larger groups are composed of unrelated multimale and multifemale clans divided into flexible subgroups. Kinship pattern: A variable proportion of the group can be genetically related from first to third degree (especially between females and in smaller groups), but generally, there is not a strong genetic relatedness between group members.	Group size: There are no reports of average sizes in low or high population densities, but in high densities, colonies can reach more than 200 individuals. Sex proportion: It can be variable between seasons, but colonies are mainly female-biased. Group composition: They live in family groups called 'demes', composed mainly of females. Their social groups range from small family units of 1 male and a few females to high-density groups with high competency between males. Kinship pattern: Most females of the group are closely genetically related. Kinship is built around the oldest females of the group and the most dominant male, but as population density increases, general relatedness within groups decreases.	Group size: The reported main size per colony is 70-80 individuals, but there are reports of groups reaching up to 300 individuals. Sex proportion: 1:1 Group composition: colonies have only 1 reproductively active female and 1 to 4 reproductively active males. The rest of the colony members are sterile adults of several generations. The colony sustains itself by division of labor. Kinship pattern: all colony members are siblings. They are mainly full siblings, but when there is more than one reproductive male, some members can be half-siblings.

Natal/group philopatry (Individuals remain in their natal group for long periods after their sexual maturity or for their whole life.)	- Offspring leave the nest and their mother's territory shortly after weaning.	Variable More than 1/3 of the offspring remain philopatric, but a small proportion leave to establish new territories or become wanderers upon sexual maturity. Females tend to be more philopatric than males.	- Although there is some tendency to philopatry, especially in females, both sexes tend to disperse to establish new colonies or join new groups.	Variable Philopatry is highly female-biased; more than 3/4 of females stay in their natal group. On the contrary, most males tend to disperse, or they are expelled from the group by other adult males. Philopatric males can compete for dominance with their fathers.	+ Both males and females are permanently philopatric. Some studies report the presence of a few dispersive individuals in the colonies from time to time (an outbreeding dispersal morph), which might have the role of founding new colonies.
Overlapping adult generations (When groups are composed by 2 or more generations of adults which stay due to natal philopatry or arrive by immigration.)		+ Some adult offspring might remain in the group with their adult parents, but no more than two adult generations are part of the group at the same time. This contributes to keeping the group size small.	+ A few generations can be part of the group at the same time, but because of migration, high mortality, and short lifespan, member groups are constantly being renewed.	+ Adults of a few generations, especially adult females, are part of the group at the same time, but because of high mortality and short lifespan, member groups are constantly replaced.	+ Groups are composed of multiple generations. They typically raise 1 to 4 litters per year, and they have a very long lifespan, which contributes to the growth of the group (20 years for the oldest individuals caught in the wild and 30 years for the oldest individuals raised in captivity).
SOCIAL STRUCTURE (Content, quality, and patterning of social relationships emerging from repeated interactions within group members or between group members and outsiders.)	Hamster	Prairie vole	Rat	Mouse	Naked mole rat
Group cohesion (The extension in which members of a group remain together in space and time, either temporarily or throughout their entire lives.)		Variable Permanent cohesion only occurs between breeding pairs, and sometimes some offspring. But other group members might disperse and join new groups sooner or later.	- Group cohesion is not strong in rat groups, as group size increases, migration and immigration between groups are common. Also, rats are independent of their activities and can leave the burrow for long periods.	Variable Group cohesion is high in low population densities, as population increases, groups try to maintain territoriality and membership, but a higher degree of dispersal and intergroup immigration is observed in correlation with population growth peaks.	+ Groups of naked mole rats are highly stable and cohesive; members stay their whole lives in the colony burrow, and foreigners are not welcome. Also, colony members typically maintain close proximity to one another within the underground tunnels and do not leave the burrow.
Group permeability (When established groups reject or allow immigration of new individuals of both or just one sex.)		Variable A few unrelated adults are allowed to join established family units temporarily or permanently, but the reasons for this are not well understood, as it is not explained by reproductive opportunities, although it occurs during the period of offspring weaning.	Variable Variable according to group size. Small groups of fewer than 20 individuals are very impermeable, but they rarely accept new females. Medium-sized groups most commonly accept females, but sometimes they also accept males. Higgle size groups, typical of conical varieties, are very permeable and accept new rats indiscriminately of their sex.	Variable Differences between subspecies are reported. Groups of Wild <i>M. m. domesticus</i> are more intolerant of strangers than groups of wild <i>M. m. musculus</i> . But in general, small and medium-size groups are more intolerant of strangers. Permeability increases when population density is very high.	- Groups of naked mole rats are highly xenophobic and practically impermeable.
Territoriality (The establishment of a territory and its active defense against intruders of the same species.)	+ Both male and female hamsters are highly territorial and aggressively defend their territories; males are less aggressive towards females and young males.	Variable Territoriality towards strangers is established with the formation of reproductive pairs. Only the reproductive pair defend their territory, but not all individuals join a territory; some of them become wanderers. Also non-reproductive adults that are established in a group do not exhibit strong territorial behavior.	Variable In small groups, vigorous territorial defense is observed primarily from the males towards other males, and from females to other adult females. In medium-sized groups, only males are typically attacked, but sometimes they are allowed to join the group as well as females. In larger groups, rats do not defend territories.	Variable Both males and females are territorial, although females are more tolerant than males. In larger groups, males maintain their territoriality towards other males, but to a lesser extent. Territoriality in females decreases considerably with population density and group size.	+ Naked mole rats defend their burrow vigorously from strangers, even to the point of killing intruders, but there is a specific cast of soldiers that are specialized in territoriality defense, although other members are also intolerant of strangers; they are not as aggressive as soldiers.
Cooperation behavior (in a non-reproductive context) (Any behavior in which individuals work together to achieve a common benefit.)		Insufficient information There are observations of allogrooming and food sharing between peers and couples, nevertheless, no reports are found about	+ Wild rats typically cooperate by sharing food and allogrooming between peers. Cooperative behavior in foraging contexts has also been reported. Most of the studies about cooperation in rats are done with	Insufficient information Cooperative behavior, such as allogrooming, food sharing, is reported in female-female or in female-male dyads, but there is insufficient	+ All group members cooperate to support the needs of the colony by division of labor. Workers coordinate their behavior and take different roles; they communicate with each other about the location of food and produce alarm

		cooperative behaviors in non-reproductive contexts.	domesticated varieties, but there are some reports of foraging coordinated cooperative behaviors in the field. There are also reports of the production of alarm calls, but some controlled studies have discarded them.	information about cooperation between male-male dyads or other ways of non-reproductive cooperation between group members.	calls. Defenders also coordinate their behavior to attack large predators.
Helping behavior (Behaviors that provide benefits to other individuals with no immediate gains to the helper's fitness.)		+ In laboratory tests, helping and consolation behavior triggered by stress cues in conspecifics has been reported to occur, especially between familiar peers or between reproductive pairs.	+ It has been widely demonstrated that rats express helping behavior triggered by stress cues in peers regardless of familiarity. There are also reports of consolation behavior characterized by increased allogrooming towards peers in stress, head caresses, and increased licking in case of injuries.	+ Mice also show helping behavior triggered by stress cues in peers, increasing allogrooming and licking. Recent studies report evidence of helping behavior directed towards unresponsive peers, which has been described as some kind of "first aid" or reviving-like emergency responses.	Insufficient information Although they are highly cooperative, there is a lack of studies regarding helping behavior in naked mole rats, whether towards injured or stressed individuals.
Division of labor (in a non-reproductive context) (Different individuals within a group perform or specialize in specific tasks that contribute to the welfare and survival of the group.)		- There is no evidence of division of labor in a non-reproductive context in prairie voles.	- Although domesticated rats can learn to work together to achieve common goals in lab settings, there is no evidence of this behavior without human participation or training.	- There is no evidence of division of labor, neither in wild nor domesticated mice.	+ Naked mole rats exhibit polyethism in relation to size and age. Infants and juveniles help with the care of broods, but also with little maintenance tasks, younger adults are workers who indiscriminately help with food gathering, burrow construction, and nest building, and larger and older adult individuals take the role of defenders or 'soldiers'.
Social dominance dynamics or social hierarchies (The structured relationships and power arrangements within a social group, where individuals are ranked relative to one another based on various factors, such as levels of aggression or resource access.)	+ Studies in lab settings report that male hamsters establish dominance hierarchies related to territoriality and access to mates with their neighbors, but females are generally aggressive and do not have highly polarized hierarchies. Some studies report that females are generally dominant over males.	Insufficient information Although aggression within group members occurs, there is no clear evidence about the formation of hierarchies either between males or between females.	Variable Only in the presence of females, males establish hierarchies that are mainly correlated with body weight. Females display dominance dynamics behaviors upon food resources, influenced by their estrous cycle, but these are not stable.	+ In small groups, males are exclusively territorial and establish hierarchies with neighborhood males. In large groups, males are more tolerant and allow other males into the group, but establish highly polarized hierarchies. Females establish less polarized hierarchies, and these are more common between unrelated females and when males are scarce.	+ Breeding females are socially dominant and maintain reproductive suppression of colony members. Breeding males are also dominant over non-reproductive members, but not over the breeding female. Breeding males (1-4 in the colony) show very little aggression between them. It is reported that non-breeders also form linear dominance hierarchies, and their rank in the hierarchy is significantly correlated with body weight.
Fission-fusion dynamics (Frequent splitting and merging of individuals within a larger social unit.)		- Social groups are small, and dynamic changes in group composition and relationships are not reported.	+ Observations of the occurrence of flexible subgroups in rat colonies with individuals sometimes belonging to several subgroups have been reported. Also, in high population densities, migration and immigration dynamics between colonies occur very often.	+ In mice, it is reported that seasonal changes strongly affect the structure of the communities, leading to fission-fusion-like dynamics within colonies.	- The social structure of naked mole rats is very rigid, there are no reports of fusion-fission dynamics within or between colonies.
Social alliances or affiliations between peers (Close associations, or long-term alliances between two or more group members, typically established to achieve common goals other than reproduction.)	- Male hamsters can tolerate some neighbors more than others, but there is no evidence of specific social alliances between neighbors to achieve common goals.	- Although paired prairie voles express selective partner preferences for same-sex peers, there is no evidence for specific associations other than sexual couples.	- In wild and commensal Norway rats, there is no evidence sustaining the formation of stable social bonds or alliances between particular peers. Domesticated adult rats can express social preferences for familiar peers, but there is no evidence whether they cooperate more between them, and this preference does not persist.	+ Females are affiliative among closely related females, and pairs of females can establish lasting social bonds, while males are reported not to form particular social affiliations.	Insufficient information Although groups are highly cohesive, and they show cooperative and affiliative behaviors in general, there are no studies regarding the formation of social bonds or preferences in social interactions between particular peers.

			after prolonged separation, therefore, it might be due to prolonged co-housing rather than to adaptive affiliations.		
Social play (Repeated, voluntary, and reciprocal interactions between two or more individuals that involve exaggerated, often energetically costly behaviors that lack an immediate apparent function, and are characterized by role reversals.)	+	+	+	+	+
	The amount of play (specifically fight play) expressed by young hamsters is similar to that of young rats. Play is not expressed in adult hamsters, and it ceases earlier in females than in males. No information about other types of social play was found.	Fight play is expressed in infant individuals, but they express significantly lesser amounts than rats. There is no information about other types of social play in this species.	Play is mainly expressed in infant rats, but adults (especially mothers) can often display it towards their young. Domesticated rats express play behavior more frequently, and it is also very common between adolescent rats and less common but present between adults. Adult wild rats engage more in play with their offspring than domesticated rats. According to comparative studies of play in some lab rodents, rats are among the species that express higher levels of play, but it is unclear if this is correlated with domestication.	Solitary play is more common in mice than social play. Although present, social play behavior in mice is rarely expressed and it is considered rudimentary in comparison to rat social play.	Play behavior has been observed in captive colonies in individuals from 3 weeks old up to 2 months. After that period, play is gradually replaced by work, but it is still present until 2 years of age. It has been described as a rudimentary form of play in contrast to the expression of play in lab rats.
Vocal communication (Repertoire of sounds emitted by the vocal system that are used as signals for social purposes.)	+	+	+	+	+
	Ultrasonic vocalizations are produced by pups. In adults, vocalizations are related to sexual and aversive encounters.	Both males and females produce ultrasonic vocalizations towards conspecifics, influenced by factors such as familiarity, sex, and reproductive status. Males produce the most complex calls when exposed to receptive females, and both female and male recognize their mates by their calls. Prairie vole pups are highly vocal. There is insufficient information about the presence of alarm calls in this species.	Rats produce vocalizations in different social contexts from pups to adults. Studies suggest that vocalizations related to aversive stimuli do not appear to function as alarm signals. They do have special vocalizations related to prosocial behaviors.	They also produce vocalizations in different social contexts, from pups to adults. Males produce special complex vocalizations called songs in the presence of receptive females. There is no information about alarm calls in <i>Mus musculus</i> .	They have a vocal communication system with at least 25 different types of vocalization used during social contact, during courtship and mating, in affiliative behaviors and adult-pup interactions, during routine colony activities, during aggressive encounters, and colony disturbances. Some of these vocalizations are well characterized by their social function but others need more research.
MATING SYSTEM (It is determined by the identity and number of mates of males and females, as well as the identity of who is reproducing in the group.)	Hamster	Prairie vole	Rat	Mouse	Naked mole rat
Monogamy (A couple of individuals establish as reproductive mates during a breeding season, for several breeding seasons, or their entire lifetime.)		+		Occasionally	Occasionally
		They are socially monogamous and establish permanent pair bonds, but they are not exclusively sexually monogamous.		Monogamy tendencies have been observed in lab strains, but this might be influenced by housing conditions that are hard to occur in the wild, even at low population densities.	Exclusive monogamy can occur in colonies with only 1 reproductive male, and even in the presence of more reproductive males, paternity of the whole colony can be highly biased to only one male.
Polygyny (A single male mates with multiple females.)			-	-	
			Smaller groups, of less than 20 individuals, might express social polygyny, as they are typically composed of 1 territorial male and a few females and their offspring, but they are not sexually exclusive, both male and females may take other mating opportunities out from their territory, specially because male territories typically overlap.	In natural conditions, although males are highly territorial, females might seek other mating opportunities with neighboring males.	
Polyandry (A single female mates with multiple males.)					+
					Naked mole rats have been consistently described as polyandrous because colonies typically have more than 1 reproductive male, but according to ecological and genetic analyses, the mating

					system of naked mole rats is best described as monogamy or serial monogamy. But since all reproductive males of the colony can only mate with a single female, even if it is at different reproductive periods, it can be described as a polyandrous system.
Polygyny or promiscuity in both sexes (Both sexes mate with multiple partners.)	+	+	+	+	
	Both female and male hamsters tend to mate with several partners in reproductive seasons.	A considerable proportion (almost one-third) of the population has promiscuous reproductive tactics, and promiscuous males and females are called wanderers. Also, although they present social monogamy, they sometimes take extra-pair sexual opportunities.	Polygyny is the typical mating system in wild rats, but in domesticated rats, promiscuity is exacerbated due to selection for increased fecundity.	Although both sexes are polygamous, they tend to show strong preferences for particular mates.	
Alternative mating tactics (Consistent population level variations in mate-seeking traits)		+			
		Their primary mating system is monogamy, but a small proportion of males and females are wanderers and move across different territories, engaging in opportunistic mating with multiple partners.			
Reproductive skew (One or more individuals reproduce while others delay their sexual maturity or suppress their reproduction for some time, but they can later reproduce or compete for reproduction.)		+	-	+	
		Although there is plural breeding in some groups, as the number of breeding females increases, their reproductive success decreases. There is a positive selection towards single breeding groups, but the proximal causing mechanisms are not well studied.	There are some mentions about dominant females suppressing pregnancy in subordinate ones, but the evidence is sometimes contradictory, and this reproductive strategy could not be long-term sustained, given the lack of social stability in groups.	Reproductive suppression might occur after cohabitation of dominant and subordinate females, this most typically occurs between unrelated females than between related ones. Infanticide is also common in dominant females as a way to exploit alloparental care in other females when they share a nest.	
Reproductive division of labor (Certain individuals within a group specialize in reproduction while the others suppress their reproduction permanently.)					+
					Colonies have only one reproductive female and 1 to 4 reproductive males. The sexual maturity of other colony members is suppressed, but they help with the offspring's care.
CARE SYSTEM (Identity of who cares for newborn or dependent young.)	Hamster	Prairie vole	Rat	Mouse	Naked mole rat
Maternal care (The female takes care of its brood in protection, nurturing, provisioning, grooming, and teaching.)	+	+	+	+	+
					The reproductive female nurses the pups for ~6 weeks, since the second week older siblings get involved in the care of pups, but breeding females provide the majority of brood care.
Paternal care (The male parent gets involved in brood care, either in protection, provisioning, grooming, nurturing, or teaching.)	-	+	-	Occasionally	+
		Except for lactation, fathers are equally involved in the care of pups, which includes the construction of nests, grooming and retrieving.		In lab domesticated strains, paternal care has been observed, but it is expressed only after exclusive mating and cohabitation with the pregnant female. This might be difficult to occur in natural conditions.	Reproductive males contribute to pup care more than non-breeders but less than the breeding female.

<p>Communal breeding (Females give birth and raise their young at the same time and in a shared space or nest.)</p>		<p>Occasionally Sometimes other females, rather than the main female couple, are reproductively active, and they can breed in a shared space.</p>	<p>- In wild rats, females typically isolate to give birth in a separate chamber of the colony burrow. In lab rats, communal breeding occurs if pregnant females are not separated and because they are more tolerant of the presence of other females.</p>	<p>+ Communal nesting is typical among wild female mice, but nests are more commonly shared between closely related females.</p>	
<p>Cooperative breeding (Alloparental care provided by individuals simultaneously raising their offspring.)</p>		<p>+ Females that breed communally do cooperate to take care of other females' young indiscriminately of their level of genetic relatedness.</p>	<p>- Alloparental behavior is reported to occur to some extent in lab strains and to be kin-biased, but information in wild rats is absent. In wild rats, infanticide is common between non-related females and their offspring.</p>	<p>+ Wild females display cooperative breeding because they typically share nests with their female relatives. It occurs to a lesser extent between unrelated females. In lab female mice, cooperative breeding is equally expressed between related and unrelated females.</p>	
<p>Alloparental care by non-reproductive conspecifics (Adults or juveniles that are not reproductively active help in raising the offspring of other group members.)</p>		<p>+ Female and male juveniles help in the care of their younger siblings, or their older sister's brood. There is no information about alloparental behavior by sexually mature adult males and females. In general, females tend to be less alloparental than males.</p>	<p>- In lab settings with domesticated rats, some care behaviors are shown by pre-adolescent male and female individuals towards new born pups, but this is not observed in wild rats may be because females isolate themselves in reproductive periods.</p>	<p>+ Subordinate females whose reproduction is suppressed by a dominant female, and females that lose their brood because of infanticide from a dominant female, still express alloparental care, but only if the dominant female is genetically related.</p>	<p>+ Alloparental care, such as carrying and feeding pups, occurs largely between the subadult caretakers (juveniles and other infants). There are no differences in the alloparental care provided by males and females.</p>
<p>Infanticide behavior (The killing of offspring by the mother, other adult females, or males.)</p>	<p>Insufficient information Infanticide by mothers is common in hamsters, but there are no reports of infanticide by other individuals. This might be avoided by the strong territoriality and aggressiveness of female hamsters during the lactation period.</p>	<p>+ Infanticide is reported by males when they do not copulate with the breeding females, and by cohabitating females if they breed in the same period.</p>	<p>+ Infanticide behavior is reported in all domesticated strains, with some differences, but in general, infanticide is carried out by males if paired with unfamiliar breeding females or by other females when breeding communally, but with less frequency if females are related.</p>	<p>+ Infanticide is reported in lab males when they are exposed to the offspring of unfamiliar females. Subordinate males kill pups less frequently than dominant males. It also occurs by dominant females towards the offspring of subordinate females.</p>	<p>Insufficient information There are no studies about infanticidal behavior in naked mole rats, probably, this has not been observed because their exclusive kinship social organization prevents this behavior.</p>
<p>References</p>	<p>(Bath & Johnston, 2007; delBarco-Trillo et al., 2011; Floody, 2018; Gattermann et al., 2001; Huck et al., 1989; Kyle et al., 2019; Lisk et al., 1989; Marques & Valenstein, 1976; Pellis & Iwaniuk, 1999; Rowell, 1961; Takahashi & Lisk, 1984)</p>	<p>(Chau et al., 2008; Finton et al., 2022; Getz et al., 1993, 1994, 2005; Getz & Hofmann, 1986; Getz & McGuire, 1997; Hayes & Solomon, 2004, 2007; Hodges et al., 2002; Kenkel et al., 2021; Kitano et al., 2022; Lanctot & Best, 2000; Lee et al., 2019, 2023; Lucia et al., 2008; McGuire et al., 2013; Pellis & Iwaniuk, 1999; Shuster et al., 2019; Solomon & Crist, 2008; Wilson, 2021)</p>	<p>(S. A. Barnett, 1958; Berdy & Drickamer, 2007; Borenman & Price, 1972; Du et al., 2020; Feng & Himsforth, 2014; Himmler et al., 2013; Litvin et al., 2007; Lore & Flannely, 1977; Lund, 1975; McGuire et al., 2006; Pellis & Iwaniuk, 1999; Schultz & Lore, 1993; Schweinfurth et al., 2017, 2019; Schweinfurth, 2020; Seffer et al., 2014; Wöhr & Schwarting, 2008)</p>	<p>(Berdy & Drickamer, 2007; Brooks & Schwarzkopf, 1983; Du et al., 2020; Evans et al., 2021; Freeman, 2021; Garner et al., 2016; Gromov, 2017; Karcem & Barnard, 1982; Latham & Masson, 2004; Liechti et al., 2020; MacLellan et al., 2021; Manning et al., 1995; Mikula et al., 2022; Pellis & Iwaniuk, 1999; Phifer-Rixey & Nachman, 2015; Rusu & Kraklow, 2004; Singleton & Krebs, 2007; Sun et al., 2025; Sutherland et al., 2005; Tsunoka et al., 2015; Wilkinson & Baker, 1988; Wright & Brown, 2000)</p>	<p>(Barker et al., 2021; Buffenstein et al., 2012b; Diglio, 2021; Faulkes et al., 1991; Holmes & Goldman, 2021; O'Riain & Jarvis, 1997; Siegmann et al., 2021; Szafanski et al., 2022; Toor et al., 2020; Wetzel et al., 2023)</p>

Sociocognitive adaptations demanded by social systems: general predictions

As the selected species vary in several aspects of their sociability, it is expected that they will also exhibit important differences at the cognitive and neural levels. Although it is possible to speculate about the sociocognitive adaptations related to each one of the social strategies outlined in Table 1—and even more so as Table 1 is not an exhaustive compendium—, this

extensive endeavor is not feasible for the objectives of our analysis. However, the information collected in the previous section enables identification of the most relevant and distinctive features of the social systems of the selected species to begin with a broad analysis that highlights the role of ecological conflicts in shaping the social systems through specialized sociocognitive adaptations.

When referring to sociocognitive adaptations in a functional sense, as we do here, we mean mechanisms (wherever their neural implementations are) that allow processing specific types of information about other individuals, and use it appropriately (in an adaptive sense) to solve actual problems. Cognitive adaptations can be part of several behavioral systems, and behavioral systems also imply multiple cognitive adaptations related to perception, integration, learning, motivation, decision-making, etc., each with their own specific function, but integrated holistically to achieve a particular, more complex biological purpose (García et al., 2024). In this section, we present general predictions (some more obvious than others) about the sociocognitive adaptations acquired by each species according to an ecological analysis with supporting evidence from the literature, to later integrate them into a neural comparative framework, which is summarized in Fig. 2.

Golden hamster

The distinctive social specializations of the golden hamster are related to a solitary lifestyle supported by pronounced territoriality requiring offspring dispersal, but despite their solitary nature, hamsters maintain constant social contact because of their sexual and territorial encounters. Golden hamsters inhabit semi-arid environments, where a good strategy for females is to secure resources through monopolization and territorial establishment, which they defend aggressively. This territorial behavior not only serves to protect their offspring but also prevents males from monopolizing females, increasing females' mating opportunities. Males that mate with solitary territorial females generally tend to establish larger territories overlapping several female ranges to maximize their reproductive chances, but this generates competition dynamics within neighboring males, which force them to form pronounced and well-defined dominance hierarchies, illustrating that even solitary species exhibit special forms of social organization (Lisk et al., 1989; Makuya & Schradin, 2024; Ross et al., 2017; Whitten et al., 2023).

In many species, the risk of injury or even death caused by aggressive encounters is mostly mitigated through the establishment of hierarchical structures, which help regulate dominance-subordination dynamics and reduce unnecessary conflicts (McCann & Huhman, 2012; Whitten et al., 2023). To make better decisions in territorial encounters, males need the ability to assess the dominance status of other males. Evidence suggests that male hamsters rely on past encounters to accomplish this, associating outcomes of previous contests with the social identity of conspecifics and their dominance status, being submissive on encounters with previous winners and aggressive in encounters with previous losers; in contrast, females do not show this learning process, and they do not become submissive even when they have lost previous encounters, probably because the cost to females of becoming subordinate to other females is higher than the cost of losing a fight (Bath & Johnston, 2007; Petrulis et al., 2004).

Due to intense male-male competition, females also benefit from the ability to assess dominance status in potential mates, which allows them to exert sexual preferences despite

copulating with more than one male (Huck et al., 1989; Lester & Gorzalka, 1988; Lisk et al., 1989). Research remains unclear regarding the ability of female hamsters in individual social recognition after mating, but as they select mates based on dominance indicators, and as these indicators can change from one reproductive period to another, individual discrimination might not be necessary for females. Males, in contrast, exhibit recognition of past sexual partners, facilitating the seeking of novel mates, a key factor in maintaining a promiscuous mating system, and evidence suggests that they do not only discriminate between familiar and novel sexual partners but individually discriminate between familiar females (Lai, 2003).

Another key adaptation to solitary living is offspring dispersal, which prevents inbreeding and reduces competition among close relatives. This strategy increases the likelihood of offspring establishing dominant positions in new, resource-rich territories and promotes the genetic flow in the population (Bowler & Benton, 2007). After weaning, females become intolerant towards their young, actively avoiding them (Rowell, 1961), but for a successful dispersal, juveniles must also develop avoidance and rejection responses, coupled with a preference for novelty to facilitate migration to new home ranges, which has been proven in other solitary species. This transition requires an ontogenetic coordination to social needs, where social attraction to the mother and siblings during early development, changes to a strong social rejection in adulthood, ensuring the species' solitary nature is maintained (Dasser, 1981). While lab hamsters might tolerate and even seek to live in close proximity to others as has been reported (Ross et al., 2017), it is not clear if it is a particular response of domesticated strains, or if it is an adaptive behavior that shows their necessity to live near but not with conspecifics. However, to sustain a solitary lifestyle, hamsters must exhibit generalized avoidance, intolerance, and rejection responses toward conspecifics (Floody & Pfaff, 1977; Lisk et al., 1989).

Therefore, the distinctive sociocognitive adaptations of the hamster are the recognition of individual identity, which might be more specialized in males as it is related to a high intrasexual competition and increasing mating opportunities; the discrimination of males' dominance status by females, because it is related to the improvement of their offspring's fitness; and, except for sexual contexts, a generalized avoidance and rejection toward conspecifics (Fig. 2).

Prairie vole

The sociability of the prairie vole is characterized by a family-based lifestyle supported by a facultatively monogamous mating system and natal philopatry by most of the offspring. Prairie voles also exhibit paternal care and alloparental behavior by juveniles and other adults. Additionally, reproductive skew favors the dominant male and female (the founding pair of the group). Monogamy and biparental care are rare among mammals, but when selected, it occurs mainly because investing in quality over quantity provides a greater fitness advantage for males (Lukas & Clutton-Brock, 2013; McGuire, 2003). Monogamy in a group-living species necessitates pair bonding, which involves partner recognition, a heightened social preference for the partner over other conspecifics, and rejection of same-sex conspecifics to decrease their partner's likelihood of having extra-pair copulations, a key mate-guarding strategy that is achieved through territoriality or aggression. All of these implications are evident in the prairie vole (Brotherton & Komers, 2003; Carter & Getz, 1993; Lukas & Clutton-Brock, 2013).

Helping behaviors such as food sharing or consolation are also displayed between familiar peers, but there is no information about the display of these behaviors towards strangers (Horie et al., 2025; Kitano et al., 2022). Helping behavior contributes to maintaining group cohesion and social affiliations between individuals, but it also plays a role in group selection by influencing the species' survival probabilities through cooperative behavior. Although several studies report emotional contagion or certain forms of empathy in rodents as the cognitive mechanism that allows helping behaviors, these terms describe subjective experiences that we cannot observe, thus, in functional terms, the cognitive adaptations involved in helping behavior should be better described as a capacity to recognize conspecifics in need as well as motivation to assist them, and a set of abilities—species specific—to execute the particular type of help needed (Adriaense et al., 2020).

In prairie voles natal philopatry is advantageous due to high dispersal risks, leading to the formation of cohesive familiar groups (Gromov, 2017). Research demonstrates that prairie voles do have preferences for familiar peers, expressed as a tendency to seek contact and be closer to familiar individuals over unfamiliar ones (Lee et al., 2019). As conflicts of sexual competition arise when philopatric offspring reach sexual maturity, strategies like reproductive suppression of other group members might be advantageous as it reduces the risk of inbreeding among siblings, and promotes the evolution of other strategies supported by inclusive fitness benefits, such as investment in alloparental care for younger siblings (Gromov, 2017; Stockley & Bro-Jørgensen, 2011). To maximize individual fitness, young prairie voles investing significantly in alloparental care are better prepared for future parental roles and are preferred by females (Finton et al., 2022). The expression of paternal and alloparental care suggests that new fathers and sexually naive juveniles possess heightened sensitivity to pup signals and cues, allowing them to respond appropriately to them.

Rejection of unfamiliar individuals helps prairie voles in maintaining the group cohesiveness, but some social permeability has been observed, which may serve to counteract infertility in the dominant pair through extra-pair copulations or to provide mating opportunities for single group members, although empirical evidence for these hypotheses remains lacking (McGuire et al., 2013). Occasional permeability in prairie vole groups suggests that individuals may rely on specific social cues to modulate tolerance, though further ecological and behavioral research is necessary to determine whether outsiders are truly accepted into the group or if their presence is an artifact of field sampling methods. Prairie vole populations include an alternative phenotype known as wanderers that do not establish territories or pair bonds (Shuster et al., 2019), the persistence of wanderers in populations suggests that these alternative mating strategies are evolutionarily advantageous, possibly facilitating gene flow between family groups, and for that to happen, the occasional permeability in groups is necessary.

In summary, the distinctive sociocognitive adaptations of prairie voles, according to what we know about their social system, are the recognition and preference for their sexual partner; the recognition and preference for familiar conspecifics; modulation of social tolerance mainly based on familiarity; sensitivity to pup signals independently of sex and reproductive status; and the recognition of conspecifics in distress (Fig. 2). These adaptations might not be present in the wanderer phenotype but more research is needed.

Norway rat

The social specializations of the Norway rat include a remarkable social plasticity, allowing transitions from small, territorial groups with strong hierarchical structures and low permeability, to highly permeable large groups with weak dominance dynamics. The social flexibility of rats allows them to adjust group structure based on resource availability and population density. In low-resource environments, smaller territorial groups can secure resources by limiting permeability; conversely, in resource-rich environments with high population density, territoriality becomes unsustainable, favoring gregariousness and permeability as a strategy to reduce individual predation risk and the costs of social aggression (Silk, 2007). This flexibility suggests an underlying cognitive system capable of regulating social tolerance based on social density cues, likely through an epigenetic mechanism (Hayes et al., 2017), which is probably the cause of the higher social tolerance in commensal urban rodents (Łopucki et al., 2021). The high expression of play in juvenile rats may also serve as an adaptive mechanism, preparing them for frequent social interactions, both affiliative and aversive, and reinforcing social tolerance (Schank, 2015). Sociability is also influenced by domestication, where artificial selection for docility has increased overall social tolerance between conspecifics (Plyusnina et al., 2011).

Also, Norway rats are characterized by a promiscuous mating system with exclusive monoparental care that, contrary to the hamster, is modulated by group living dynamics. Although hierarchical structures are useful for males in the monopolization of females, such a strategy becomes unsustainable in very large groups, but a highly promiscuous system becomes beneficial by increasing paternity opportunities for males, and by reducing sexual harassment and infanticide risks for females. As infanticide is a common male strategy to induce reproductive receptivity in pregnant or lactating females, a counterstrategy of females is, on one hand, promiscuity, which leaves uncertainty about paternity in males diminishing infanticide, and on the other hand, aggression and isolation during maternity, which serves to directly protect their offspring not only from males but also from other females (Ebensperger, 1998; Wolff & Macdonald, 2004). With such social structure, the recognition of previous sexual mates is important to seek new sexual partners and to avoid the infanticide of their own offspring in the case of males, as they do not kill the pups of females with whom they have copulated. For females, recognition of previous mates is important mainly to assess male quality for future reproductive opportunities; evidence suggests that male and female rats exhibit the Coolidge effect, preferring to copulate with novel partners and affirming that they do recognize past mates (Dewsbury, 1981; Ventura-Aquino et al., 2016).

Regarding social recognition, as rats have relatively short lifespans and live in large groups with high demographic changes, they may not need to track individual identities of conspecifics, instead relying more on immediate social contexts and previous social experiences, which may result in generalized cooperative and affiliative decisions (Mettke-Hofmann, 2014). Unlike other species such as mice, rats are not very competent for retaining social memory, with a short-term social memory span of less than an hour, in contrast to 7 days in the case of mice (Noack et al., 2010). In this sense, generalized cooperation based on reciprocity is likely promoted as a stabilizing strategy in very changeable social groups, fostering tolerance and reducing aggression even between unknown individuals. Although some studies have indeed shown that in wild rats relatedness is not important to cooperative

decisions but reciprocity is, others have reported that while female rats do apply generalized cooperation rules based on previous social experiences and independently of the identity of the individuals, males apply direct cooperation rules, tending to provide more help to those that have helped them before (Schweinfurth et al., 2019; Schweinfurth & Taborsky, 2018). Female rats have also demonstrated a lack of social affiliations with particular peers, even when those peers are more familiar to them, providing evidence that their social relationships are more generalized than those of males (Schweinfurth et al., 2017).

The frequent demographic changes in social groups also increase opportunities for social learning, as newcomers introduce novel information (Deffener & McElreath, 2020). There is evidence that rats learn by observing others, evaluating the outcomes of their behaviors (Troha et al., 2023) they apply this social learning for example to avoid spoiled or poison food, but also to learn different foraging strategies that are dependent on the particularities of their niches (Galef, 2007). Additionally, there is evidence that rats help conspecifics in distress, increasing allogrooming as a stress-reducing strategy, sharing food, and freeing others from confined spaces (Paulsson & Taborsky, 2022; Schweinfurth & Taborsky, 2018). As in prairie voles, rats can recognize and assist conspecifics in distress, but their help might be directed equally toward familiar and unfamiliar individuals, especially in high population density conditions and in lab strains. In large open groups the risk of disease transmission is high; while rats have evolved mechanisms for detecting sick individuals, towards which they have avoidance responses (Arakawa et al., 2010), they might also have the capacity to recognize and help injured individuals, but their responses—whether avoidance or helping behaviors—remain understudied, although it is possible that these responses correspond to the degree of wound infection and the individuals' health status.

The distinctive sociocognitive adaptations predicted for rats include enhanced motivation for social contact, and in young individuals preference for social novelty; in adults it is also expected a high level of attention towards strangers but a preference for familiarity. In contrast to other species, rats' short social memory is limited. They present sex-specific cooperative strategies; females rely on generalized reciprocity rules while males rely on direct reciprocity rules. Rats are also able to recognize conspecifics in distress, injured or ill, and they have abilities for imitation and observational learning (Fig. 2).

Common mouse

In the case of the common mouse, it also shows flexibility in group size, but social dynamics are strongly organized around the hierarchical organization of males and females. Group cohesion, although less strict in high-density populations, is primarily maintained by female philopatry and kin-based associations. A distinctive social feature of mice is that, despite their promiscuous mating system, they practice communal and cooperative breeding, accompanied by a degree of reproductive skew favoring dominant females. Promiscuity in mice is shaped by the same social conflicts as in rats: males benefit from increased paternity opportunities, while females gain protection from sexual harassment and infanticide, and both sexes mitigate potential infertility issues (Wolff & Macdonald, 2004). However, unlike rats, male mice retain strong dominance hierarchies in larger groups, leading to female-biased group structures. Group permeability appears more related to sexual dynamics, either enhancing

genetic diversity or occurring due to the forced entry of males, though this requires further investigation.

To minimize high intrasexual competition among females in groups with few males, females establish hierarchies and reject unrelated females. The cooperative breeding system of mice benefits dominant females, as they can induce subordinates to engage in alloparental care, allowing them more time for foraging and other activities (Rusu & Krackow, 2004). Nevertheless, especially in larger groups with higher genetic variance, females breeding in communal nests benefit from recognizing their offspring to invest more energy in their own young. Although mice have mutual mother-infant recognition, since cohabitating females are closely related, infanticide can be detrimental, therefore, alloparental care is a better strategy supported by inclusive fitness benefits, and the potential for subordinate females to become dominant in future reproductive periods (Mogi et al., 2017; Schmidt et al., 2015). This social system suggests that mice may specialize in discriminating genetic relatedness and in making kin-based cooperative decisions, particularly among females, who prefer to breed in their maternal community (Evans et al., 2021). They might also exhibit heightened sensitivity to signals related to social hierarchy and male individuality. Evidence suggests that social tolerance in females extends not only to their close genetic kin but also to the kin of the dominant male of the group, thereby reinforcing group cohesion (Hurst & Barnard, 1995).

Mice do not only cooperate in the care of offspring; male and female mice exhibit helping behavior, which has been demonstrated through the tube-rescue paradigm (Ueno et al., 2019), but recent evidence shows that mice also provide which has been described as “reviving-like behavior” to unconscious peers, distinguishing this vulnerable state from similar states like sleep (Sun et al., 2025). Therefore, mice can recognize conspecifics in distress and adjust their behavior to more specific situations to provide help. While some studies conclude that help is independent of familiarity, other studies report that it is strongly influenced by familiarity. Given the particularities of the social system in mice, helping behavior should be more expected in females, and especially towards familiar individuals, but help to unfamiliar individuals might not be rare among domesticated mice.

Although rats and mice occupy similar ecological niches, they have developed distinct social strategies. Mice are socially more selective, favoring kin-based cooperation, whereas rats exhibit more generalized cooperative behaviors. These differences, particularly in mice, may stem from a monogamous ancestry in the species' evolutionary lineage, which is supported by phylogenetic analysis and by the fact that while being highly promiscuous, the species relatively small testes expected for a promiscuous species of their size (Frynta et al., 2009; Sinervo et al., 2020), akin to prairie vole social organization, but later adapted to group living under high-density conditions.

Key predicted sociocognitive specializations in mice, based on their social system include high attention towards social novelty but a strong preference for social familiarity, with an exception in young males who might prefer social novelty; their cooperative decisions are based on relatedness and this rule is more evident in females. Mice also recognize their past sexual mates and retain social memories for extended periods. They are able to recognize ill, injured, or distressed conspecifics (Fig. 2).

Naked mole Rat

As expected, the most distinctive specializations of naked mole rats are best summarized in the concept of a eusocial system, characterized by large, cohesive, and cooperative, closed social groups maintained through philopatry in both sexes, strong group impermeability, and division of labor in reproduction as well as in other tasks such as pup care, foraging, and defense. Their polyandrous mating system, in contrast to the previous species, is another unique feature of their sociability. Specifically, eusociality in naked mole rats has evolved due to their harsh environment, characterized by hard and patchy soil with scarce resources, in which cooperation was favored, allowing them to construct extensive burrows and secure resources more efficiently for group survival (Faulkes & Bennett, 2013; Purcell et al., 2012).

One crucial aspect of naked mole rat sociability is group membership, requiring discrimination between colony members and outsiders. Strong rejection and avoidance responses to unfamiliar individuals help in maintaining group integrity, and evidence suggests that they identify members of their own group based on colony specific odor cues and acoustic signals (Barker et al., 2021; O'Riain & Jarvis, 1997). Additionally, division of labor optimizes energy investment, allowing individuals to perform unique tasks with greater efficiency and reduced energy expenditure (Beshers & Fewell, 2001; Smith & Riehl, 2022). As group size increases, more individuals can contribute to defense, foraging, and pup care. Although division of labor in naked mole rats has been thought to be specialized in castes, as occurs in eusocial insects, individuals maintain behavioral flexibility, investing in specific cooperative tasks according to the colony's needs, as in other cooperative mammal societies (Siegmann et al., 2021). In terms of sociocognitive demands, communication through direct signals, such as pup distress calls, alarm calls, or calls related to finding food and task coordination might be crucial for this type of division of labor (Galef, 2007), with all colony members being sensitive to pup signals. Also, monitoring the activity of others, social imitation, social learning, and even social teaching can be important abilities to take role decisions and to learn when to transition between roles. Unfortunately, research on these topics in the naked mole rat remains limited.

To counteract intragroup competition for reproduction, reproductive division of labor becomes a key strategy for group stability, supported by inclusive fitness benefits and favoring the evolution of eusociality (Faulkes & Bennett, 2013). However, to maximize the benefits of inclusive fitness, the group must remain close and impermeable to outsiders, which has led to low genetic variation within populations (Ingram et al., 2015). The initial hypothesis, that low genetic variance might be caused by high rates of inbreeding due to an incompetence to recognize genetic relatedness in sexual contexts, has been rejected by evidence that shows that females prefer to mate with unrelated males, and by the discovery of a special disperser caste of individuals who leave the nest and probably have the role of founding new colonies (Braude, 2000; Clarke & Faulkes, 1999). Evidence also suggests that, while there might be sperm competition between breeding males, no social hierarchies are formed between them, and male-male agonism is low (Clarke & Faulkes, 1998). The polyandrous system in naked mole rats resembles polygynous systems in other species, where dominant males keep female harems. Although in polygynous systems females might compete for male assistance (Slagsvold & Liffeld, 1994), in cooperative polyandrous systems, with a single reproductive female and additional alloparental care, competition between males should be low. The polyandrous

system of the naked mole rat could function as an adaptive strategy to reduce inbreeding depression of the colony, while maintaining at minimal levels competition within different patrilineages, as in some eusocial insects (Schmid-Hempel & Crozier, 1999).

Because of their highly organized social system, naked mole rats are expected to possess a more complex communicative system than the previous rodent species. Although they do have a large repertory of auditory signals (Barker et al., 2021), in general, subterranean species are known for having poor hearing and underdeveloped auditory and visual systems (Knight, 2021), therefore, naked mole rats should rely on other mechanisms such as touch for better communication (Francescoli & Altuna, 1998). Also, because the risk of contamination is higher underground, and fights with predators and other intruders are common, these animals are probably able to recognize ill and injured individuals and provide specialized help, though this remains unstudied.

Predictions about the sociocognitive adaptations of naked mole rats include the identification of a group signature, high attraction towards familiar individuals, and a strong rejection towards strangers. The social organization of the various activities of naked mole rats requires abilities such as the monitoring others' activities, imitation, observational learning, and even teaching, as well as an ample repertoire of communicative signals. Tactile communication is likely exceptional because of the limitations in hearing by their underground lifestyle. All members of the colony should be sensitive to pup signals, and they might also be able to recognize ill, injured, and distressed conspecifics to provide help (Fig. 2).

Neural correlations of social specializations

Some scholars have highlighted a crucial consideration: that functional explanations of cognition cannot account directly for the neural mechanisms underlying behavior, as natural selection does not create the mechanisms that solve the ecological challenges faced by species, rather, it acts upon preexisting mechanisms or their modifications, which arise randomly and spontaneously through genetic mutations in a population (Bolhuis & Macphail, 2001; Goodson et al., 2006). Therefore, multiple neural solutions can exist for the same adaptive problem, and can not be directly predicted. Nevertheless, it is recognized that despite these limitations, neuroecological studies can provide important clues about the neural mechanisms of cognitive processes and guide comparative research, though these hypotheses must be approached with caution and validated empirically, as Bolhuis (2005) points out.

Additionally, comparing neural correlates across species presents significant methodological challenges. While some studies have demonstrated the effect of ecological pressures on macro-anatomical variables, such as the relative size of the brain or specific brain regions (Krubitzer et al., 2011), others have failed to support such correlations (Butler & Hodos, 2005; Lefebvre & Sol, 2008). It is important to note that behavioral diversification may involve changes that are not necessarily reflected at gross anatomical levels such as brain volume or neural density, but rather in more subtle variables, such as micro-connectivity patterns, density of particular receptors in certain brain areas, genetic variations in elements of intracellular metabolism, or even changes in systems outside the brain (e.g., the endocrine system). To increase confidence in the associations between behavior and neural mechanisms, and to better identify relationships between functional principles and the evolution of neural systems, it is crucial not only to determine whether evolutionary divergence in behavior is

accompanied by changes in any neuronal level, but also whether mechanistic convergence occurs when similar behaviors evolve independently in different lineages (Goodson et al., 2006; Lefebvre & Sol, 2008).

Fundamental social behaviors, such as sexual behavior, aggression, and parental care, are shared across most animal species, and the basic neural implementations regulating these behaviors are phylogenetically conserved in different lineages since their implementation. However, other components of social systems, such as grouping patterns, mating strategies, care systems, philopatry, kin affiliation, among others, can change rapidly according to ecological pressures, leading to substantial diversity (Goodson et al., 2006), and supporting the hypothesis that while a fundamental neural substrate of social behavior may be phylogenetically conserved, its specializations and diversification could vary significantly in response to specific ecological and social pressures.

To delimit our neuroecological analysis, we will focus on three key frameworks. First, we will build on the "social behavior network" proposed by O'Connell and Hofmann (2011), which identifies core brain regions and their core connections implicated in the regulation of social and sexual behavior, that are conserved across the five major vertebrate lineages—teleost fish, amphibians, reptiles, birds and mammals—. This includes several hypothalamic nuclei and regions of the mesolimbic reward system. Second, we will incorporate insights from Ko's (2017), of the neural elements related to social behavior in rodents, which emphasizes on the medial prefrontal cortex (mPFC) and olfactory systems (OS), and finally, we will include two additional cortical areas that we consider critical to process social stimuli in mammals: the auditory cortex (AC) important for processing communicative vocal signals, and the somatosensory cortex (SC) important for processing social touch.

We make comparisons at different levels depending on the available evidence. Particularly, information concerning oxytocin (OXT) and arginine vasopressin (AVP) will also be reviewed since they are, along with steroid hormones, the main neuromodulatory hormones which systems appeared to be evolutionarily co-opted for sociability in vertebrates. In Table 2, by integrating these frameworks, we aim to identify evidence of neural specializations that correlate with variations in sociability across our model species, including brief evidence of variations related to domestication. For clarity Fig. 2, summarizes both the sociocognitive predictions presented in the past section and the found neural differences that correlate with the social lifestyles of our model species.

Table 2. Compilation of evidence of neural differences related to social lifestyles in the five model species. A brief description of the areas involved is provided in the first column. The complete list of abbreviations is available at the end of the article.

Brain areas	Main differences found in the model species
<p>General allometric comparisons Includes different measures that explain how the ratio between observed and expected brain mass or neuronal number deviates from the expected according to body size, brain size, or brain structure size in species with different social</p>	<p>While rats and mice have EQ and SNQ values within the expected range, hamsters show values of EQ and SNQ 25% smaller than expected for their body size. However, for specific regions, such as the cerebral cortex, cerebellum, and the remaining areas together, the ENQ values do not differ significantly between hamsters, mice, and rats (Herculano-Houzel, 2007).</p> <p>Other studies have reported that the average brain weight of the monogamous prairie vole is 12% greater than that of the promiscuous</p>

<p>lifestyles. Allometric comparisons include encephalization quotient (EQ), and somatic neural quotient (SNQ) for measures of the whole brain, and encephalization neural quotient (ENQ) for specific brain areas.</p>	<p>montane vole, despite similar body mass and weight. However, the relative size of the cortex between them shows no differences (Kingsbury et al., 2012; Shapiro et al., 1991).</p> <p>Reports on rodents of the Bathyergidae family show evidence that the neocortex ratio and neuronal counts correlate negatively with social group size, with naked mole rats being the species with the lowest EQ and SNQ. Additionally, the relative volumes of several structures, including the neocortex, olfactory bulbs, amygdala, and hippocampus, show no correlation with sociability (Kverková et al., 2018).</p>
<p>medial Prefrontal Cortex (mPFC) The PFC is the most anterior part of the cerebral cortex. It works as a top-down modulatory system for social behavior and has reciprocal connections with subcortical regions. The PFC is subdivided into anatomically distinct subareas, the mPFC is the most relevant to social behavior in rodents.</p>	<p>Studies in rodents have shown that the mPFC occupies a greater proportion of total cortical volume in promiscuous species compared to monogamous ones. These differences have been related to the greater demands of spatial-social memory in promiscuous rodents, but no differences in the relative size of the mPFC were found between pair-bonding and wandering prairie voles (Kingsbury et al., 2012). There are, however, significant differences in the density of oxytocin receptors (OXTR) and arginine vasopressin receptors (V1aR) in the mPFC of monogamous and promiscuous rodents. Monogamous species have a significantly lower density of V1aR but a significantly higher density of OXTR in this area (Young et al., 2008).</p> <p>No studies have directly examined the presence of OXTR or V1aR in the mPFC of naked mole rats, however, one study reports no detectable OXTR in the cingulate cortex, which is also part of the PFC, though analyzed only in non-reproductive individuals (Kalamatianos et al., 2010; Rosen et al., 2008).</p>
<p>Somatosensory Cortex (SC) Cortical area located in the parietal region. It processes sensory information from the body.</p>	<p>Prairie voles spend a considerable amount of time licking and grooming their mates and pups, correspondingly, the area of the SC representing the perioral hairs and the snout is disproportionately larger compared to other body areas. In mice and rats, which also engage frequently in allogrooming, there is a significant magnification of the vibrissae representation, as well as the lips and tongue in the SC (Campi et al., 2007; Krubitzer et al., 2011).</p> <p>Similarly, naked mole rats engage in constant physical social interactions with colony members. They are highly sensitive to touch and have regularly spaced, whisker-like vibrissae on their bodies, with denser innervation compared to other mammals that also have guard hairs specialized for sensitivity. The hairs of naked mole rats are specialized for orientation responses and might be primarily activated by social touch. Consistent with this, there is also an expansion of the SC at the expense of other cortical sensory areas. Additionally, the superior colliculus, which normally participates in visually guided behavior in other species, is required for tactile orientation in the naked mole rat (Lewin et al., 2021; Vice et al., 2021).</p>
<p>Auditory Cortex (AC) The AC is located in the temporal region and it processes sound-related information, including social vocal signals.</p>	<p>Research on vocal communication indicates that various aspects of cortical representation are associated with different types of social vocalizations, including conspecific alarm calls, pup calls, among others. Between our model species, the naked mole rat exhibits the more complex social vocalization repertoire, despite this, comparative studies reveal that the proportion of the AC relative to the entire cortex is particularly small, along with a poor hearing threshold. This likely reflects their particularly subterranean lifestyle, where auditory stimuli have difficulty traveling through tunnels (Barker et al., 2021; Vice et al., 2021). In contrast, prairie voles show a larger AC, overlapping other sensory areas, which has been related to the importance of vocal communication in this species (Campi et al., 2007; Krubitzer et al., 2011).</p>

<p>Olfactory system (OS) It is divided into the main olfactory system MOS and the accessory olfactory system AOS also called the vomeronasal system. The MOS processes volatile odorants in the olfactory epithelium (OE), the main olfactory bulb (MOB), and the main olfactory nucleus (MON) and connects with the amygdala (Amy), the piriform cortex (PC), and the entorhinal cortex (EC). The AOS processes non-volatile odorants such as pheromones in the vomeronasal organ (VNO), the accessory olfactory bulb (AOB), and the accessory olfactory nucleus (AON.) and communicates with other regions through the Amy.</p>	<p>In hamsters, the OS is anatomically simpler, and has more direct connections to areas involved in motivation than other sensory systems. Sex recognition depends on both the MOS and AOS, but individual social recognition depends only on the olfactory projections of the MOS to the EC and PC. Additionally, connections to the hippocampus do not appear to be necessary for social recognition in the hamster, unlike in other species (Petruilis, 2009).</p> <p>Like hamsters, mice rely on the AOS for sex recognition, but the MOS suffices for individual social recognition and the formation of long-term social memory. In rats, however, volatile social odorants fail to activate the MOS, while the ablation of the AOS completely impairs social recognition. Differences in the OS activation in rats and mice explain their divergent abilities in social memory. Unlike mice, which retain social memory for up to 7 days through volatile social cues, rats are only able to retain social memory for about 45 minutes through non-volatile social cues alone (Noack et al., 2010).</p> <p>Naked mole rats exhibit proficiency in the discrimination of non-social odors, but their VNO is extremely small, unlike other species, the VNO of naked mole rats shows a complete lack of postnatal growth, which leads to the proposal that its social recognition is based on the MOS. Moreover, there is a lack of studies examining whether the VNO shows maturation in the reproductively active individuals of the colony, as sexual signals are mainly processed by the AOS (Dennis et al., 2020; Vice et al., 2021).</p>
<p>Amygdala (Amy) The Amy is a subcortical structure located in the temporal region of the brain. It consists of more than 20 subnuclei, some of which regulate specific social behaviors through extensive anatomical and functional interactions with various brain regions. The most relevant to social behavior are the basolateral amygdala (BLAmy), medial amygdala (MeAmy), central amygdala (CeAmy), and cortical amygdala (CoAmy). The general function of the Amy is related to the process of emotional valence of different stimuli.</p>	<p>Studies indicate that the size and intrinsic connectivity of the Amy are highly correlated with social network complexity. However, allometric studies have shown that the relative volume of the Amy, at least in rodents of the Bathyergidae family, is independent of sociability, thus, differences might be observed at other brain areas or levels of analysis (Ko, 2017; Kverková et al., 2018).</p> <p>The MeAmy, which is primarily specialized for social olfactory processing as it receives projections from the AOS, contains AVP-expressing cells that project to other brain areas in rats, mice, and prairie voles; in contrast, in naked mole rats and hamsters, studies found no evidence of AVP-expressing cells in this area or AVP projections to its typical targets. However, no explanation has been proposed regarding social differences, even though in other species these neurons play a role in the modulation of social memory (Kogan et al., 2000; Smeltzer et al., 2006).</p> <p>The Amy also receives OXT input from the paraventricular nucleus (PVN). Studies show that promiscuous rodents have a greater density of OXTR in the CoAmy compared to monogamous species. This difference has been linked to variations in social bonding and paternal behavior (Smeltzer et al., 2006; Young et al., 2008).</p>
<p>Bed nucleus of the stria terminalis (BNST) It is considered an extension of the Amy. The BNST is an important region that connects the reward system and the hypothalamus to coordinate social and sexual behavior.</p>	<p>As in most mammals, the BNST of rats, mice and prairie voles, exhibits sexual dimorphism in both volume and cell number, with males showing larger volume and greater cell numbers. In some species, this structure produces AVP, with males having more AVP-expressing cells and a higher density of AVP projections to other areas than females. Naked mole rats and hamsters lack AVP-expressing cells in the BNST, which might imply important differences in social memory consolidation given their role in other species (Kogan et al., 2000; Smeltzer et al., 2006; Young et al., 2008).</p> <p>The BNST also receives AVP and OXT from the PVN. Studies reveal differences between monogamous and promiscuous rodent species: prairie</p>

	voles, and other monogamous species, have a higher density of V1aR and OXTR in the BNST compared to promiscuous species (Young et al., 2008).
<p>Lateral Septum (LS) LS is also a region of connectivity between the hippocampus and the reward system, potentially modulating goal-directed behaviors.</p>	<p>The LS is sexually dimorphic in some species. This region receives OXT and AVP from the PVN and also produces AVP. Male rats and male prairie voles show more AVP-expressing cells and a higher density of AVP projections in this region than females. In contrast, naked mole rats lack AVP-expressing cells in the LS, whereas in hamsters, females have a significantly higher density of V1aR than males. Comparative studies reveal higher densities of V1aR and OXTR in the LS of promiscuous rodents, in contrast to monogamous species (Grieb et al., 2021; Olazábal & Young, 2006; Smeltzer et al., 2006; Young et al., 2008).</p>
<p>Ventral Pallidum (VP) VP is part of the basal ganglia and reward system. Mediates the motor output of motivated or goal-directed behaviors and plays an important role in reward processing. Largely receives input from the Nacc, and projects to regions including limbic, thalamic, hypothalamic, and brainstem areas.</p>	<p>Studies identify dense labeling of V1aR in the VP of monogamous species, compared to promiscuous species. Naked mole rats also receive dense AVP innervation to this area, whereas in the golden hamster, there is no evidence of V1aR expression in the VP, suggesting its role in the expression of social bonding or social cohesion in a group (Smeltzer et al., 2006; Young et al., 2008).</p>
<p>Nucleus Accumbens (NAc) The NAc is a Key structure of the reward system. It plays an important role in reward processing and modulation of goal-directed behaviors.</p>	<p>OXTRs are absent or expressed at very low levels in the NAc of most rodent species. However, in prairie voles, OXTRs are relatively abundant and contribute to the expression of parental behaviors and a monogamous social structure. Naked mole rats exhibit particularly high OXT innervation to the NAc, along with a high density of OXTRs. This increased sensitivity to OXT in the NAc is also observed in subordinate naked mole rats, which might be related to their active participation in pup care (Olazábal & Young, 2006; Rosen et al., 2008).</p>
<p>Hippocampus (HIP) Subcortical structure that belongs to the allocortex. It is composed of the trisynaptic circuit starting with the dentate gyrus, which connects to the CA3 region and then to the CA1 region. Another region, the CA2, is mostly implicated in social memory but is generally considered a subregion of CA3. The HIP is highly connected to the EC, LS, Amy, and hypothalamus. It can be subdivided into the dorsal and ventral HIP, with different connectivity and functions, but in general, it plays an important role in memory.</p>	<p>Studies in rats and mice show that AVP and OXT are sent to the HIP by the PVN, the MeAmy, and the BNST. The HIP contains both V1aR and OXTR. In rats, V1aR in the CA2 region is necessary for encoding social memory, while in mice, this function is mediated by OXTR (Cilz et al., 2019; Grieb et al., 2021; Tzakis & Holahan, 2019).</p> <p>Naked mole rats and hamsters lack AVP projections from the MeAmy and BNST to the HIP, suggesting divergent mechanisms in social memory processing.</p> <p>In hamsters, studies report that the HIP is not necessary for social recognition (Petruilis, 2009; Smeltzer et al., 2006). Whereas comparative studies in rodents of the Bathyergidae family report that the HIP volume does not correlate with social variables such as group size (Kverková et al., 2018).</p>
<p>Hypothalamus A structure of the diencephalon composed of multiple nuclei that are highly interconnected. They also share reciprocated connections to the Amy, HIP, and other structures such as the BNST and LS.</p> <p>The hypothalamic nuclei more related to social behavior are the preoptic area (POA), which is widely implicated in mediating sexual</p>	<p>The POA and the VMH are sexually dimorphic nuclei in hamsters, rats, and mice, varying in size, neuronal number, and the expression of various hormone receptors regulating sexual differences related to aggression, parental behavior, and sexual behavior. Rats exhibit high levels of β-estrogen receptors in the POA, in contrast to mice, which lack these receptors. Mice, on the other hand, have additional sex differences in the VMH related to progestin receptors, which are not seen in rats. In hamsters and prairie voles, cytoarchitectonic dimorphisms of these hypothalamic nuclei are present but less pronounced, although studies in prairie voles report some sexual differences in hormone receptor expression. In naked mole rats, signs of sexual dimorphism in the POA and VMH are also</p>

<p>behavior, aggression, and parental care, and the ventromedial hypothalamus (VMH) highly interconnected with the Amy, with a central role in regulating female receptivity and non sexual behavior.</p> <p>Also important to the hypothalamus is the paraventricular nucleus (PVN), the main provider of OXT and AVP to the brain.</p>	<p>minimal and are only shown by reproductive individuals in the colony, not by subordinates. When workers are isolated from the colony, these nuclei, as well as other regions, increase in volume and begin expressing sexual hormone receptors (Bleier et al., 1982; Bonthuis et al., 2010; Edwards et al., 2022; Gorski et al., 1980; Gustison et al., 2024; Holmes et al., 2007; Shapiro et al., 1991).</p> <p>AVP and OXT are produced by a few hypothalamic nuclei, but the PVN is the primary source of these neurohormones to other brain areas. The distribution patterns of AVP and OXT-expressing cells in the hypothalamus and their projections seem to be highly conserved between species, however, there is considerable intraspecific variation in V1aR and OXTR distribution and density according to social lifestyles, as reviewed in the previous sections (Young et al., 2008).</p>
<p>Brain variations related to domestication</p>	<p>Due to artificial selection, domesticated animals show reduced aggression, anxiety, and fear, along with increased sociability in contrast to their wild counterparts. Consequently, they likely exhibit neural differences at some levels of analysis.</p> <p>Studies in mice reveal no differences in brain size between wild and domesticated varieties. Domesticated rats, on the other side, show 6% to 17% smaller brains compared to that of wild rats (Balcarcel et al., 2021). Comparative analyses demonstrate that sociability-associated regions, specifically the BlAmy, BNST, and the caudal part of the AOB, are larger in wild rats than in domesticated ones (Koizumi et al., 2018).</p> <p>In OXT and AVP systems, rat and mouse studies report that domesticated strains exhibit significantly higher densities of OXT- and AVP-expressing cells in the hypothalamus than their wild counterparts (Ruan & Zhang, 2016). Additionally, research suggests that in domesticated animals, the OXTR gene shows evolutionary constraint, meaning it has had relatively low rates of mutation or variation. In contrast, the V1aR gene experiences relaxed selection, meaning that mutations in this gene are less likely to be eliminated by artificial selection driven by domestication; resulting in greater genetic variation and allowing neutral or even slightly deleterious mutations to persist in domesticated animals, which reflects the reduced importance of aggressive and anxiety-related behaviors for fitness in captivity (Fam et al., 2018)</p>

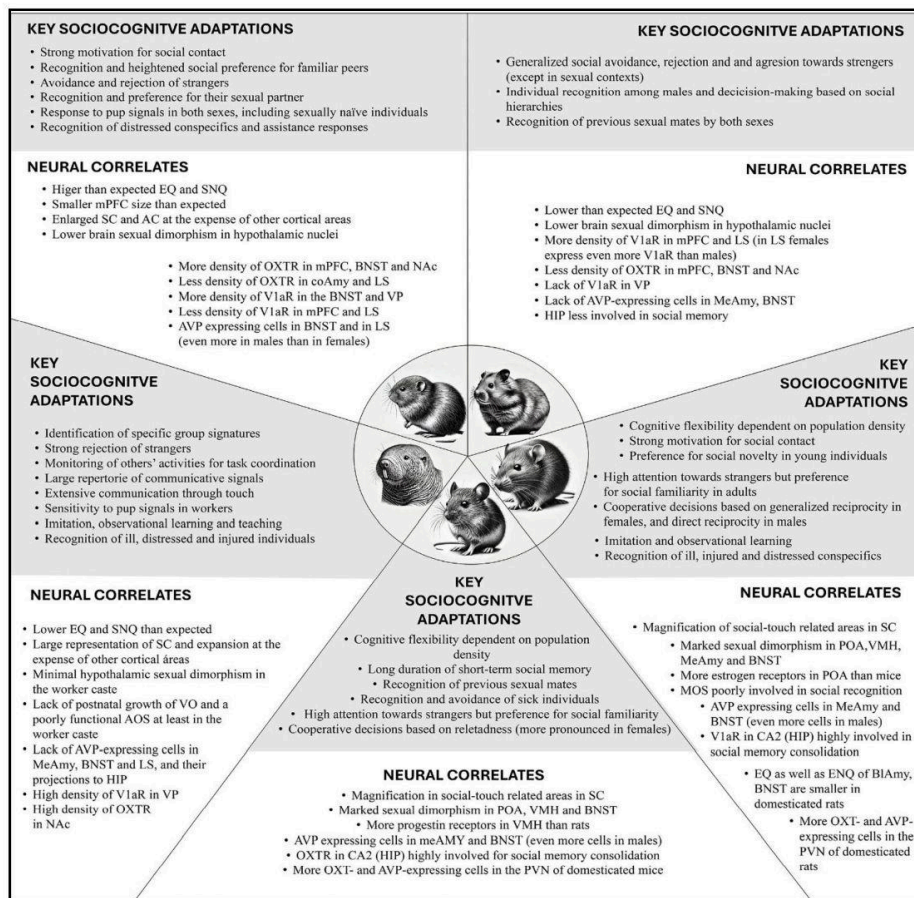


Figure 2. Summary of the predicted sociocognitive adaptations for each species and the main neural correlates related to their social lifestyles. The list of abbreviations is available at the end of the article.

Discussion

Rodents, with their remarkable diversity of social systems and accessibility as laboratory models, serve as excellent ecological models for demonstrating the importance of an ecological-comparative perspective in understanding the evolution of social cognition. While phylogeny undoubtedly imposes certain constraints on evolution, distinct traits, including behaviors, have emerged multiple times independently. This demonstrates that ecology plays a key role in shaping evolutionary trajectories (Linguist et al., 2016; Losos, 2008; McKittrick, 1993; Nishikawa, 2002). Despite phylogenetic distance, similar solutions may arise through different evolutionary paths, just as divergent outcomes may emerge from similar starting points. In this sense, cognition has emerged as species-specific systems, shaped not only by each species' unique phylogenetic lineage, but also by its particular ecological history, ultimately forming a functional mosaic of adaptations (Barnett, 2022; Bräuer et al., 2020). Each species thus represents a unique natural experiment in the evolution of sociability, expressed through

distinct social systems composed of specific behavioral repertoires and supported by specialized sociocognitive capacities that enable individuals to process social information in species-specific ways.

These cognitive adaptations manifest mostly through modifications, specializations or exaptations of evolutionarily conserved neural circuits, demonstrating how shared neurobiological substrates can diverge functionally to meet distinct social demands, as Katz (2011) discusses. The contrasting functionality of short social memory in the common mouse and in the Norway rat exemplifies this principle (Fig. 2): Mice, living in stable matrilineal groups, have developed a robust short-term social memory (retention for ~7 days) which is accomplished principally through their main olfactory system (MOS), a system that has evolved to process more identity-linked odors and recruits hippocampal circuits for prolonged information retention. In contrast, rats navigating fluid, high-density colonies rely on transient short social memory (<1 hour) mediated solely by the accessory olfactory system (AOS), which in contrast to the MOS is optimized for processing immediate social context cues such as dominance and sexual status, favoring rapid contextual assessment over individual identification. Similarly, in the case of the naked mole rat and the prairie vole, specialization appears in neuromodulatory systems (Fig. 2), differential OXTR expression in the nucleus accumbens supports either pair bonding (prairie voles) or group cohesion (naked mole rats), while being conspicuously absent in solitary species such as the golden hamster. These examples demonstrate how homologous neural structures are co-opted for divergent functions under contrasting social ecologies, collectively supporting the hypothesis that cognition evolves through targeted domain-specific specializations, giving rise to multiple forms of social complexity rather than a single, linearly increasing trajectory (Callebaut & Rasskin-Gutman, 2005; Kappeler et al., 2019).

Cognitive adaptations as specialized functional modules capable of integrating into holistic networks to coordinate complex social behaviors represent a central debate in evolutionary psychology (García et al., 2024; Hadley, 2003). While the present review is superficial and draws on a limited selection of study models, it exemplifies that such adaptations seldom emerge through radical innovations in neural architecture, but rather through subtle modifications or exaptations of preexisting circuits or alterations in regulatory mechanisms (Katz, 2011). A paradigmatic example is the oxytocin and vasopressin systems in monogamous and promiscuous voles, where the typically considered “more social” lifestyle of the monogamous prairie vole, does not require novel or more sophisticated brain structures or connections, but rather, differential OXTR and V1aR expression in particular areas of the reward system (Fig. 2). Crucially these seemingly minor changes in gene regulation can drive significant behavioral shifts, illustrating how subtle neuromodulatory adjustments can reconfigure entire social systems without requiring structural neuroanatomical innovations.

In contrast, major evolutionary transitions, such as the emergence of eusociality in naked mole rats, appear to require coordinated reconfigurations across multiple neural systems. In this species, the atrophy of the vomeronasal organ, the withering of the auditory system, the reduction of the encephalization quotient (EQ), and the expansion of the somatosensory cortex (SC) not only reflect a coordinated neural adaptation to the eusocial system but also solve other ecological problems that impose restrictions on the use of common sensory systems such as the auditory one, which is less functional for subterranean species (Caspar et al., 2021). This

neural reorganization does not necessarily reflect radical innovations in individual circuits, but rather a functional redistribution of neural resources during embryonic development, likely mediated by regulatory changes in conserved genes (Francescoli & Altuna, 1998; Moczek, 2023). While phylogenetic constraints preserve fundamental brain architecture, developmental plasticity enables radically novel behavioral solutions (such as caste differentiation) through the repurposing of existing circuits, as demonstrated in eusocial insects (Toth & Rehan, 2017).

At the opposite end of the social spectrum, solitary species like the golden hamster are often erroneously perceived as representing less complex and more "primitive" evolutionary states assumed to reflect the default ancestral condition from which sociability emerged. However, current comparative evidence challenges this view in several ways as Makuya & Schradin (2024) reveal: First, numerous solitary mammal species thrive in ecological niches occupied by other social counterparts, demonstrating the adaptive value of solitary strategies across diverse environments. Second, phylogenetic reconstructions suggest solitary living frequently represents a derived rather than ancestral state in mammalian evolution, and third, even ostensibly solitary species maintain non-random, individualized social interactions with conspecifics (e.g., territorial neighbors or mating partners), requiring specialized cognitive adaptations for spatial memory, individual recognition, and context-dependent agonistic behaviors. These adaptations, while qualitatively different from those seen in group-living species, are not necessarily less sophisticated or evolutionarily costly. Our understanding of mammalian social evolution remains fundamentally incomplete without proper consideration of these solitary adaptations, as they represent equally valid solutions to ecological challenges rather than evolutionary "starting points."

In accordance with Aureli & Schino's (2019) arguments, traditional metrics of social complexity, such as group size or number of differentiated interactions, fail to capture the underlying cognitive mechanisms, which may involve qualitatively distinct demands even when producing similar emergent patterns. Thus, a complete understanding of social cognition requires integrating two analytical levels: the macro-level emergent properties of social systems and the micro-level cognitive mechanisms individuals employ to navigate social challenges, recognizing their clear coevolutionary relationship. This gap fundamentally limits our ability to distinguish between fixed action patterns and emergent social behaviors shaped by learning or epigenetic plasticity, both of which rely on functional cognitive modules, yet are grounded in different types of cognitive adaptations.

Conclusion

In this review, the remarkable diversity of social systems in rodents, combined with their widespread use in laboratory settings, has allowed us to employ them as comparative models to explore the evolutionary principles governing the relationship between brain, cognition, and ecology.

First, we address the importance of an ecological perspective in illustrating the coevolutionary relationship between the specific social challenges faced by each species and their cognitive capacities, connecting this to anthropocentric notions of social complexity. This ecological perspective may redefine our understanding of social cognition: what we call social 'complexity' is not an evolutionary summit, but rather a multidimensional landscape in which each species navigates using unique cognitive tools, yet crafted from surprisingly familiar

neural substrates. Second we highlight the need for new comparative frameworks. Integrating neuroethology with comparative psychology offers promising insights into how animals truly perceive and solve social challenges. Equally crucial is the incorporation of theoretical perspectives from evo-devo biology, to better understand how changes in neural development can drive major evolutionary shifts in behavior and social cognition.

Together, these approaches will help us to move beyond traditional dichotomies, such as modularity vs general-domain processing, nature vs nurture, or phylogeny vs ecology, toward a genuine and unified biology of social cognition, one that acknowledges the diversity of evolutionary solutions without losing sight of the unifying principles that connect them.

Bibliography

- Adriaense, J. E. C., Koski, S. E., Huber, L., & Lamm, C. (2020). Challenges in the comparative study of empathy and related phenomena in animals. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *112*, 62–82. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.01.021>
- Aragona, B. J., & Wang, Z. (2004). The Prairie Vole (*Microtus ochrogaster*): An Animal Model for Behavioral Neuroendocrine Research on Pair Bonding. *ILAR Journal*, *45*(1), 35–45. <https://doi.org/10.1093/ilar.45.1.35>
- Arakawa, H., Arakawa, K., & Deak, T. (2010). Sickness-related odor communication signals as determinants of social behavior in rat: A role for inflammatory processes. *Hormones and Behavior*, *57*(3), 330–341. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2010.01.002>
- Aureli, F., & Schino, G. (2019). Social complexity from within: How individuals experience the structure and organization of their groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *73*(1), 6. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2604-5>
- Bales, K. L., & Carter, C. S. (2003). Sex differences and developmental effects of oxytocin on aggression and social behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Hormones and Behavior*, *44*(3), 178–184. [https://doi.org/10.1016/S0018-506X\(03\)00154-5](https://doi.org/10.1016/S0018-506X(03)00154-5)
- Barker, A. J., Koch, U., Lewin, G. R., & Pyott, S. J. (2021). Hearing and Vocalizations in the Naked Mole-Rat. In R. Buffenstein, T. J. Park, & M. M. Holmes (Eds.), *The Extraordinary Biology of the Naked Mole-Rat* (Vol. 1319, pp. 157–195). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-65943-1_6
- Barnett, S. A. (1958). An Analysis of Social Behaviour in Wild Rats. *Proceedings of the Zoological Society of London*, *130*(1), 107–152. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1958.tb00565.x>
- Barnett, V. (2022). Mosaic cognition. In J. Vonk & T. K. Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* (pp. 4416–4421). Springer International Publishing.
- Barrett, H. C., & Kurzban, R. (2006). Modularity in cognition: Framing the debate. *Psychological Review*, *113*(3), 628–647. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.113.3.628>
- Bath, K. G., & Johnston, R. E. (2007). Dominant–subordinate relationships in hamsters: Sex differences in reactions to familiar opponents. *Hormones and Behavior*, *51*(2), 258–264. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2006.10.009>
- Berdoy, M., & Drickamer, L. C. (2007). Comparative social organization and life history of

Rattus and *Mus*. *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*, 380–392.

- Bergman, T. J., & Beehner, J. C. (2015). Measuring social complexity. *Animal Behaviour*, *103*, 203–209. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.02.018>
- Beshers, S. N., & Fewell, J. H. (2001). Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology*, *46*(Volume 46, 2001), 413–440. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.413>
- Bleier, R., Byne, W., & Siggelkow, I. (1982). Cytoarchitectonic sexual dimorphisms of the medial preoptic and anterior hypothalamic areas in guinea pig, rat, hamster, and mouse. *Journal of Comparative Neurology*, *212*(2), 118–130. <https://doi.org/10.1002/cne.902120203>
- Bolhuis, J. J. (2005). Function and mechanism in neuroecology: Looking for clues. *Animal Biology*, *55*(4), 457–490. <https://doi.org/10.1163/157075605774840987>
- Bolhuis, J. J., & Macphail, E. M. (2001). A critique of the neuroecology of learning and memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *5*(10), 426–433. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01753-8](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01753-8)
- Bolker, J. A. (2017). Animal Models in Translational Research: Rosetta Stone or Stumbling Block? *BioEssays*, *39*(12), 1700089. <https://doi.org/10.1002/bies.201700089>
- Bonthuis, P. J., Cox, K. H., Searcy, B. T., Kumar, P., Tobet, S., & Rissman, E. F. (2010). Of mice and rats: Key species variations in the sexual differentiation of brain and behavior. *Frontiers in Neuroendocrinology*, *31*(3), 341–358. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2010.05.001>
- Boreman, J., & Price, E. (1972). Social dominance in wild and domestic Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Animal Behaviour*, *20*(3), 534–542. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(72\)80018-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(72)80018-6)
- Bowler, D. E., & Benton, T. G. (2007). Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, *80*, 205–225. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006645>
- Braude, S. (2000). Dispersal and new colony formation in wild naked mole-rats: Evidence against inbreeding as the system of mating. *Behavioral Ecology*, *11*(1), 7–12. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.1.7>
- Bräuer, J., Hanus, D., Pika, S., Gray, R., & Uomini, N. (2020). Old and New Approaches to Animal Cognition: There Is Not “One Cognition.” *Journal of Intelligence*, *8*(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/jintelligence8030028>
- Brooks, R. J., & Schwarzkopf, L. (1983). Factors affecting incidence of infanticide and discrimination of related and unrelated neonates in male *Mus musculus*. *Behavioral and Neural Biology*, *37*(1), 149–161. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(83\)91159-7](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(83)91159-7)
- Brotherton, P. N. M., & Komers, P. E. (2003). Mate guarding and the evolution of social monogamy in mammals. In C. Boesch & U. H. Reichard (Eds.), *Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals* (pp. 42–58). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139087247.003>
- Buffenstein, R., Park, T., Hanes, M., & Artwohl, J. E. (2012a). Naked Mole Rat. *The Laboratory Rabbit, Guinea Pig, Hamster, and Other Rodents*, 1055–1074. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-380920-9.00045-6>

- Buffenstein, R., Park, T., Hanes, M., & Artwohl, J. E. (2012b). Naked Mole Rat. In M. A. Suckow, K. A. Stevens, & R. P. Wilson (Eds.), *The laboratory rabbit, guinea pig, hamster, and other rodents* (pp. 1055–1074). Academic Press.
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC7149588/>
- Buffenstein, R., Park, T. J., & Holmes, M. M. (Eds.). (2021). *The extraordinary biology of the naked mole-rat* (Vol. 1319). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-65943-1_6
- Burda, H., Honeycutt, R. L., Begall, S., Locker-Grütjen, O., & Scharff, A. (2000). Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47(5), 293–303. <https://doi.org/10.1007/s002650050669>
- Butler, A. B., & Hodos, W. (2005). *Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation* (1st ed.). Wiley. <https://doi.org/10.1002/0471733849>
- Callebaut, W., & Rasskin-Gutman, D. (2005). *Modularity: Understanding the Development and Evolution of Natural Complex Systems*. MIT Press.
- Campi, K. L., Karlen, S. J., Bales, K. L., & Krubitzer, L. (2007). Organization of sensory neocortex in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Comparative Neurology*, 502(3), 414–426. <https://doi.org/10.1002/cne.21314>
- Carter, C. S., & Getz, L. L. (1993). Monogamy and the Prairie Vole. *Scientific American*, 268(6), 100–106. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0693-100>
- Caspar, K. R., Heinrich, A., Mellinghaus, L., Gerhardt, P., & Begall, S. (2021). Evoked auditory potentials from African mole-rats and coruros reveal disparity in subterranean rodent hearing. *Journal of Experimental Biology*, 224(22), jeb243371. <https://doi.org/10.1242/jeb.243371>
- Chau, M., Stone, A., Mendoza, S., & Bales, K. (2008). Is Play Behavior Sexually Dimorphic in Monogamous Species? *Ethology*, 114, 989–998. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01543.x>
- Churakov, G., Sadasivuni, M. K., Rosenbloom, K. R., Huchon, D., Brosius, J., & Schmitz, J. (2010). Rodent Evolution: Back to the Root. *Molecular Biology and Evolution*, 27(6), 1315–1326. <https://doi.org/10.1093/molbev/msq019>
- Cilz, N. I., Cymerblit-Sabba, A., & Young, W. S. (2019). Oxytocin and vasopressin in the rodent hippocampus. *Genes, Brain and Behavior*, 18(1), e12535. <https://doi.org/10.1111/gbb.12535>
- Clarke, F. M., & Faulkes, C. G. (1997). Dominance and queen succession in captive colonies of the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264(1384), 993–1000.
- Clarke, F. M., & Faulkes, C. G. (1998). Hormonal and behavioural correlates of male dominance and reproductive status in captive colonies of the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1404), 1391–1399.
- Clarke, F. M., & Faulkes, C. G. (1999). Kin discrimination and female mate choice in the naked mole-rat *Heterocephalus glaber*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1432), 1995–2002.
- Dasser, V. (1981). Dispersal tendencies and social behaviour of young Chinese hamsters (*Cricetulus griseus*). *Behaviour*, 78(1–2), 1–20.

<https://doi.org/10.1163/156853981X00239>

- Deffener, D., & McElreath, R. (2020). The importance of life history and population regulation for the evolution of social learning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375, 20190492. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0492>
- delBarco-Trillo, J., McPhee, M. E., & Johnston, R. E. (2011). Syrian hamster males below an age threshold do not elicit aggression from unfamiliar adult males. *Aggressive Behavior*, 37(1), 91–97. <https://doi.org/10.1002/ab.20368>
- Dennis, J. C., Stilwell, N. K., Smith, T. D., Park, T. J., Bhatnagar, K. P., & Morrison, E. E. (2020). Is the Mole Rat Vomeronasal Organ Functional? *The Anatomical Record*, 303(2), 318–329. <https://doi.org/10.1002/ar.24060>
- Dewsbury, D. A. (1981). Effects of novelty of copulatory behavior: The Coolidge effect and related phenomena. *Psychological Bulletin*, 89(3), 464–482. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.89.3.464>
- Diglio, F. J. (2021). *Play in Juvenile African Naked Mole-Rats* (Hereocephalus Glauber) [City University of New York]. https://academicworks.cuny.edu/hc_sas_etds/701
- Du, R., Luo, W.-J., Geng, K.-W., Li, C.-L., Yu, Y., Wei, N., & Chen, J. (2020). Empathic Contagious Pain and Consolation in Laboratory Rodents: Species and Sex Comparisons. *Neuroscience Bulletin*, 36(6), 649–653. <https://doi.org/10.1007/s12264-020-00465-y>
- Ebensperger, L. A. (1998). Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biological Reviews*, 73(3), 321–346. <https://doi.org/10.1017/S0006323198005209>
- Edwards, P. D., Toor, I., & Holmes, M. M. (2022). The Curious Case of the Naked Mole-Rat: How Extreme Social and Reproductive Adaptations Might Influence Sex Differences in the Brain. In C. Gibson & L. A. M. Galea (Eds.), *Sex Differences in Brain Function and Dysfunction* (Vol. 62, pp. 47–70). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/7854_2022_310
- Evans, J. C., Lindholm, A. K., & König, B. (2021). Family dynamics reveal that female house mice preferentially breed in their maternal community. *Behavioral Ecology*, 13(1), 222–232. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab128>
- Fabre, P. H., Hautier, L., Dimitrov, D., & P Douzery, E. J. (2012). A glimpse on the pattern of rodent diversification: A phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1), 88. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-88>
- Fam, B. S. O., Paré, P., Felkl, A. B., Vargas-Pinilla, P., Paixão-Côrtes, V. R., Viscardi, L. H., & Bortolini, M. C. (2018). Oxytocin and arginine vasopressin systems in the domestication process. *Genetics and Molecular Biology*, 41, 235–242. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2017-0069>
- Faulkes, C. G., Abbott, D. H., & Jarvis, J. U. M. (1991). Social suppression of reproduction in male naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *Reproduction*, 91(2), 593–604. <https://doi.org/10.1530/jrf.0.0910593>
- Faulkes, C. G., & Bennett, N. C. (2013). Plasticity and constraints on social evolution in African mole-rats: Ultimate and proximate factors. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1618), 20120347. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0347>

- Faulkes, C. G., Verheyen, E., Jarvis, J. U. M., & Bennett, N. C. (2004). Phylogeographical patterns of genetic divergence and speciation in African mole-rats (Family: Bathyergidae). *Molecular Ecology*, *13*(3), 613–629. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2004.02099.x>
- Feng, A. Y. T., & Himsworth, C. G. (2014). The secret life of the city rat: A review of the ecology of urban Norway and black rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*). *Urban Ecosystems*, *17*(1), 149–162. <https://doi.org/10.1007/s11252-013-0305-4>
- Finton, C. J., Kelly, A. M., & Ophir, A. G. (2022). Support for the parental practice hypothesis: Subadult prairie voles exhibit similar behavioral and neural profiles when alloparenting kin and non-kin. *Behavioural Brain Research*, *417*, 113571. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2021.113571>
- Floody, O. R. (2018). Ultrasonic Communication in Hamsters. In S. M. Brudzynski (Ed.), *Handbook of Behavioral Neuroscience* (Vol. 25, pp. 197–206). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809600-0.00019-6>
- Floody, O. R., & Pfaff, D. W. (1977). Aggressive behavior in female hamsters: The hormonal basis for fluctuations in female aggressiveness correlated with estrous state. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *91*(3), 443–464. <https://doi.org/10.1037/h0077341>
- Francescoli, G., & Altuna, C. A. (1998). Vibrational Communication in Subterranean Rodents: The Possible Origin of Different Strategies. *Evolution of Communication*, *2*(2), 217–231. <https://doi.org/10.1075/eoc.2.2.04fra>
- Freeman, A. R. (2021). Female–Female Reproductive Suppression: Impacts on Signals and Behavior. *Integrative and Comparative Biology*, *61*(5), 1827–1840. <https://doi.org/10.1093/icb/icab027>
- Frynta, D., Slábová, M., & Vohralík, V. (2009). Why Do Male House Mice Have Such Small Testes? *Zoological Science*, *26*(1), 17–23. <https://doi.org/10.2108/zsj.26.17>
- Galef, B. G. (2007). Social Learning by Rodents. In J. O. Wolff & P. W. Sherman (Eds.), *Rodent Societies: An ecological and evolutionary perspective*. The University of Chicago Press.
- García, C.-L., Salcedo-Gómez, M., & Vázquez-del-Mercado, A. (2024). Cognitive Capacities as Functional Natural Kinds. *Integrative Psychological & Behavioral Science*, *58*(4), 1997–2022. <https://doi.org/10.1007/s12124-024-09863-7>
- Garner, J. P., Gaskill, B. N., & Pritchett-Corning, K. R. (2016). Two of a Kind or a Full House? Reproductive Suppression and Alloparenting in Laboratory Mice. *PLOS ONE*, *11*(5), e0154966. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154966>
- Gattermann, R., Fritzsche, P., Neumann, K., Al-Hussein, I., Kayser, A., Abiad, M., & Yakti, R. (2001). Notes on the current distribution and the ecology of wild golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Zoology*, *254*(3), 359–365. <https://doi.org/10.1017/S0952836901000851>
- Getz, L. L., & Hofmann, J. E. (1986). Social organization in free-living prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *18*(4), 275–282. <https://doi.org/10.1007/BF00300004>
- Getz, L. L., & McGuire, B. (1997). Communal nesting in prairie voles (*Microtus ochrogaster*): Formation, composition, and persistence of communal groups.

- Canadian Journal of Zoology*, 75(4), 525–534. <https://doi.org/10.1139/z97-065>
- Getz, L. L., McGuire, B., & Carter, C. S. (2005). Social organization and mating system of free-living prairie voles *Microtus ochrogaster*: A review. *Acta Zoologica Sinica*, 51(2), 178–186.
- Getz, L. L., McGuire, B., Hofmann, J. E., Pizzuto, T., & Frase, B. (1994). Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*): Settlement, survival, and potential reproductive success. *Ethology Ecology & Evolution - ETHOL ECOL EVOL*, 6, 267–284. <https://doi.org/10.1080/08927014.1994.9522980>
- Getz, L. L., McGuire, B., Pizzuto, T., Hofmann, J. E., & Frase, B. (1993). Social Organization of the Prairie Vole (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Mammalogy*, 74(1), 44–58. <https://doi.org/10.2307/1381904>
- Goodson, J. L., Evans, A. K., & Wang, Y. (2006). Neuropeptide binding reflects convergent and divergent evolution in species-typical group sizes. *Hormones and Behavior*, 50(2), 223–236. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2006.03.005>
- Gorski, R. A., Harlan, R. E., Jacobson, C. D., Shryne, J. E., & Southam, A. M. (1980). Evidence for the existence of a sexually dimorphic nucleus in the preoptic area of the rat. *Journal of Comparative Neurology*, 193(2), 529–539. <https://doi.org/10.1002/cne.901930214>
- Grieb, Z. A., Ross, A. P., McCann, K. E., Lee, S., Welch, M., Gomez, M. G., Norvelle, A., Michopoulos, V., Huhman, K. L., & Albers, H. E. (2021). Sex-dependent effects of social status on the regulation of arginine-vasopressin (AVP) V1a, oxytocin (OT), and serotonin (5-HT) 1A receptor binding and aggression in Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Hormones and Behavior*, 127, 104878. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104878>
- Gromov, V. (2017). The evolution of sociality in rodents: A family affair. *Russian Journal of Theriology*, 16, 47–65. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.16.1.05>
- Gustison, M. L., Muñoz-Castañeda, R., Osten, P., & Phelps, S. M. (2024). Sexual coordination in a whole-brain map of prairie vole pair bonding. *eLife*, 12, RP87029. <https://doi.org/10.7554/eLife.87029>
- Hadley, R. F. (2003). A defence of functional modularity. *Connection Science*, 15(2–3), 95–116. <https://doi.org/10.1080/09540090310001597566>
- Hayes, L. D., Ebensperger, L. A., Kelt, D. A., Meserve, P. L., Pillay, N., Viblanc, V. A., & Schradin, C. (2017). Long-term field studies on rodents. *Journal of Mammalogy*, 98(3), 642–651. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw180>
- Hayes, L. D., & Solomon, N. G. (2004). Costs and benefits of communal rearing to female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(6), 585–593. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0815-4>
- Hayes, L. D., & Solomon, N. G. (2007). A Comparison of the Maternal Care of Females within Prairie Vole (*Microtus ochrogaster*) Communal Groups. *Ethology*, 113(6), 543–554. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01344.x>
- Healy, S. D., Bacon, I. E., Haggis, O., Harris, A. P., & Kelley, L. A. (2009). Explanations for variation in cognitive ability: Behavioural ecology meets comparative cognition. *Behavioural Processes*, 80(3), 288–294. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.10.002>
- Herculano-Houzel, S. (2007). Encephalization, Neuronal Excess, and Neuronal Index in

- Rodents. *The Anatomical Record*, 290(10), 1280–1287.
<https://doi.org/10.1002/ar.20598>
- Himmler, B. T., Stryjek, R., Modlinska, K., Derksen, S. M., Pisula, W., & Pellis, S. M. (2013). How domestication modulates play behavior: A comparative analysis between wild rats and a laboratory strain of *Rattus norvegicus*. *Journal of Comparative Psychology*, 127(4), 453–464. <https://doi.org/10.1037/a0032187>
- Hobson, E. A., Ferdinand, V., Kolchinsky, A., & Garland, J. (2019). Rethinking animal social complexity measures with the help of complex systems concepts. *arXiv:1812.01185 [Physics]*. <http://arxiv.org/abs/1812.01185>
- Hodges, K. E., Mech, S., & Wolff, J. O. (2002). Sex and the Single Vole: Effects of Social Grouping on Prairie Vole Reproductive Success. *Ethology*, 108(10), 871–884. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00822.x>
- Hodos, W., & Campbell, C. B. G. (1969). Scala naturae: Why there is no theory in comparative psychology. *Psychological Review*, 76(4), 337–350. <https://doi.org/10.1037/h0027523>
- Hogan, J. A. (2015). A framework for the study of behavior. *Behavioural Processes*, 117, 105–113. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.05.003>
- Holmes, M. M., & Goldman, B. D. (2021). Social Behavior in Naked Mole-Rats: Individual Differences in Phenotype and Proximate Mechanisms of Mammalian Eusociality. In R. Buffenstein, T. J. Park, & M. M. Holmes (Eds.), *The Extraordinary Biology of the Naked Mole-Rat* (pp. 35–58). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-65943-1_2
- Holmes, M. M., Rosen, G. J., Jordan, C. L., De Vries, G. J., Goldman, B. D., & Forger, N. G. (2007). Social control of brain morphology in a eusocial mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(25), 10548–10552. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610344104>
- Horie, K., Blumenthal, S. A., Inoue, K., Yada, S., Nishimori, K., & Young, L. J. (2025). Male, but not female, oxytocin receptor knockout prairie voles (*Microtus ochrogaster*) show impaired consolation behavior. *Hormones and Behavior*, 169, 105708. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2025.105708>
- Huck, U. W., Lisk, R. D., Kim, S., & Evanst, A. B. (1989). Olfactory discrimination of estrous condition by the male golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Behavioral and Neural Biology*, 51(1), 1–10. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(89\)90608-0](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(89)90608-0)
- Hurst, J. L., & Barnard, C. J. (1995). Kinship and social tolerance among female and juvenile wild house mice: Kin bias but not kin discrimination. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 333–342. <https://doi.org/10.1007/BF00167794>
- Ingram, C. M., Troendle, N. J., Gill, C. A., Braude, S., & Honeycutt, R. L. (2015). Challenging the inbreeding hypothesis in a eusocial mammal: Population genetics of the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Molecular Ecology*, 24(19), 4848–4865. <https://doi.org/10.1111/mec.13358>
- Johnson, L. R., & Wood, R. I. (1999). The Ventral Striatum of the Syrian Hamster. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 877(1), 661–666. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1999.tb09296.x>
- Kalamatianos, T., Faulkes, C. G., Oosthuizen, M. K., Poorun, R., Bennett, N. C., & Coen, C.

- W. (2010). Telencephalic binding sites for oxytocin and social organization: A comparative study of eusocial naked mole-rats and solitary cape mole-rats. *Journal of Comparative Neurology*, 518(10), 1792–1813. <https://doi.org/10.1002/cne.22302>
- Kappeler, P. M. (2019). A framework for studying social complexity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(1), 13. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2601-8>
- Kappeler, P. M., Clutton-Brock, T., Shultz, S., & Lukas, D. (2019). Social complexity: Patterns, processes, and evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(1), 5. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2613-4>
- Kareem, A. M., & Barnard, C. J. (1982). The importance of kinship and familiarity in social interactions between mice. *Animal Behaviour*, 30(2), 594–601. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80073-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80073-0)
- Katz, P. S. (2011). Neural mechanisms underlying the evolvability of behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1574), 2086–2099. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0336>
- Katz, P. S. (2016). ‘Model organisms’ in the light of evolution. *Current Biology*, 26(14), R649–R650. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.071>
- Katz, P. S. (2019). The conservative bias of life scientists. *Current Biology*, 29(14), R666–R667. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.066>
- Kenkel, W. M., Gustison, M. L., & Beery, A. K. (2021). Neuroscientist’s Guide to the Vole. *Current Protocols*, 1(6), e175. <https://doi.org/10.1002/cpz1.175>
- Kimura, Y., Jacobs, L. L., & Flynn, L. J. (2013). Lineage-Specific Responses of Tooth Shape in Murine Rodents (Murinae, Rodentia) to Late Miocene Dietary Change in the Siwaliks of Pakistan. *PLOS ONE*, 8(10), e76070. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076070>
- Kingsbury, M. A., Gleason, E. D., Ophir, A. G., Phelps, S. M., Young, L. J., & Marler, C. A. (2012). Monogamous and Promiscuous Rodent Species Exhibit Discrete Variation in the Size of the Medial Prefrontal Cortex. *Brain, Behavior and Evolution*, 80(1), 4–14. <https://doi.org/10.1159/000339247>
- Kitano, K., Yamagishi, A., Horie, K., Nishimori, K., & Sato, N. (2022). Helping behavior in prairie voles: A model of empathy and the importance of oxytocin. *iScience*, 25(4). <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.103991>
- Knight, K. (2021). Time tweaks rodents’ subterranean hearing. *Journal of Experimental Biology*, 224(22), jeb243784. <https://doi.org/10.1242/jeb.243784>
- Ko, J. (2017). Neuroanatomical Substrates of Rodent Social Behavior: The Medial Prefrontal Cortex and Its Projection Patterns. *Frontiers in Neural Circuits*, 11, 41. <https://doi.org/10.3389/fncir.2017.00041>
- Kogan, J. H., Frankland, P. W., & Silva, A. J. (2000). Long-term memory underlying hippocampus-dependent social recognition in mice. *Hippocampus*, 10(1), 47–56. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1098-1063\(2000\)10:1<47::aid-hipo5>3.0.co;2-6](https://doi.org/10.1002/(sici)1098-1063(2000)10:1<47::aid-hipo5>3.0.co;2-6)
- Koizumi, R., Kiyokawa, Y., Mikami, K., Ishii, A., Tanaka, K. D., Tanikawa, T., & Takeuchi, Y. (2018). Structural differences in the brain between wild and laboratory rats (*Rattus norvegicus*): Potential contribution to wariness. *Journal of Veterinary Medical Science*, 80(7), 1054–1060. <https://doi.org/10.1292/jvms.18-0052>
- Krause, S., & Schöler, L. (2010). Behavioural and endocrinological changes in Syrian

- hamsters (*Mesocricetus auratus*) under domestication. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 127(6), 452–461. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2010.00861.x>
- Krubitzer, L., Campi, K. L., & Cooke, D. F. (2011). All Rodents Are Not the Same: A Modern Synthesis of Cortical Organization. *Brain, Behavior and Evolution*, 78(1), 51–93. <https://doi.org/10.1159/000327320>
- Kverková, K., Bělíková, T., Olkowicz, S., Pavelková, Z., O’Riain, M. J., Šumbera, R., Burda, H., Bennett, N. C., & Němec, P. (2018). Sociality does not drive the evolution of large brains in eusocial African mole-rats. *Scientific Reports*, 8(1), 9203. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26062-8>
- Kyle, S. C., Burghardt, G. M., & Cooper, M. A. (2019). Development of social play in hamsters: Sex differences and their possible functions. *Brain Research*, 1712, 217–223. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2019.02.012>
- Lai, W. S. (2003). *To fight or not to fight? Individual recognition and social memory in golden hamsters (Mesocricetus auratus)* [Cornell University]. <https://www.proquest.com/openview/0b927352c251d53eaa507afd11f58b5e/1?pq-origsite=gscholar&cbl=18750&diss=y>
- Lancot, R. B., & Best, L. B. (2000). Comparison of Methods for Determining Dominance Rank in Male and Female Prairie Voles (*Microtus Ochrogaster*). *Journal of Mammalogy*, 81(3), 734–745. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0734:COMFDD>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0734:COMFDD>2.3.CO;2)
- Latham, N., & Mason, G. (2004). From house mouse to mouse house: The behavioural biology of free-living *Mus musculus* and its implications in the laboratory. *Applied Animal Behaviour Science*, 86(3–4), 261–289. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2004.02.006>
- Lee, N. S., Goodwin, N. L., Freitas, K. E., & Beery, A. K. (2019). Affiliation, Aggression, and Selectivity of Peer Relationships in Meadow and Prairie Voles. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 13. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2019.00052>
- Lee, N. S., Kim, C. Y., & Beery, A. K. (2023). Peer Social Environment Impacts Behavior and Dopamine D1 Receptor Density in Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*). *Neuroscience*, 515, 62–70. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2023.02.002>
- Lefebvre, L., & Sol, D. (2008). Brains, Lifestyles and Cognition: Are There General Trends? *Brain, Behavior and Evolution*, 72(2), 135–144. <https://doi.org/10.1159/000151473>
- Lester, G. L. L., & Gorzalka, B. B. (1988). Effect of novel and familiar mating partners on the duration of sexual receptivity in the female hamster. *Behavioral and Neural Biology*, 49(3), 398–405. [https://doi.org/10.1016/S0163-1047\(88\)90418-9](https://doi.org/10.1016/S0163-1047(88)90418-9)
- Lewin, G. R., Smith, E. St. J., Reznick, J., Debus, K., Barker, A. J., & Park, T. J. (2021). The Somatosensory World of the African Naked Mole-Rat. In R. Buffenstein, T. J. Park, & M. M. Holmes (Eds.), *The Extraordinary Biology of the Naked Mole-Rat* (Vol. 1319, pp. 197–220). Springer International Publishing.
- Liechti, J. I., Qian, B., König, B., & Bonhoeffer, S. (2020). *Contact patterns reveal a stable dynamic community structure with fission-fusion dynamics in wild house mice [Preprint]*. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2020.02.24.963512>
- Linquist, S., Gregory, T. R., Elliott, T. A., Saylor, B., Kremer, S. C., & Cottenie, K. (2016). Yes! There are Resilient Generalizations (or “Laws”) in Ecology. *The Quarterly*

- Review of Biology*, 91(2), 119–131. <https://doi.org/10.1086/686809>
- Lisk, R. D., Huck, U. W., Gore, A. C., & Armstrong, M. X. (1989). Mate Choice, Mate Guarding and Other Mating Tactics in Golden Hamsters Maintained Under Seminatural Conditions. *Behavior*, 109(1–2), 58–75. <https://doi.org/10.1163/156853989X00169>
- Litvin, Y., Blanchard, D. C., & Blanchard, R. J. (2007). Rat 22kHz ultrasonic vocalizations as alarm cries. *Behavioural Brain Research*, 182(2), 166–172. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2006.11.038>
- López-Riquelme, G. O., Gómez-Gómez, Y. M., & Solís-Chagoyán, H. (2022). Cognición social: Del antropocentrismo a la cognición social comparada. *Revista ConCiencia EPG*, 7(1), 176–210. <https://doi.org/10.32654/ConCienciaEPG/Eds.especial-8>
- Łopucki, R., Klich, D., & Kiersztyn, A. (2021). Changes in the social behavior of urban animals: More aggression or tolerance? *Mammalian Biology*, 101(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00075-1>
- Lore, R., & Flannely, K. (1977). Rat Societies. *Scientific American*, 236, 106–111, 113. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0577-106>
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11(10), 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- Lucia, K. E., Keane, B., Hayes, L. D., Lin, Y. K., Schaefer, R. L., & Solomon, N. G. (2008). Philopatry in prairie voles: An evaluation of the habitat saturation hypothesis. *Behavioral Ecology*, 19(4), 774–783. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn028>
- Lukas, D., & Clutton-Brock, T. H. (2013). The evolution of social monogamy in mammals. *Science*, 341(6145), 526–530. <https://doi.org/10.1126/science.12386>
- Lund, M. (1975). Social Mechanisms and Social Structure in Rats and Mice. *Ecological Bulletins*, 19, 255–260.
- MacLellan, A., Adcock, A., & Mason, G. (2021). Behavioral Biology of Mice. In K. Coleman & S. J. Schapiro (Eds.), *Behavioral Biology of Laboratory Animals* (pp. 89–111). CRC Press.
- Makuya, L., & Schradin, C. (2024). Costs and benefits of solitary living in mammals. *Journal of Zoology*, 323(1), 9–18. <https://doi.org/10.1111/jzo.13145>
- Manger, P., Cort, J., Ebrahim, N., Goodman, A., Henning, J., Karolia, M., Rodrigues, S.-L., & Strkalj, G. (2008). Is 21st century neuroscience too focussed on the rat/mouse model of brain function and dysfunction? *Frontiers in Neuroanatomy*, 2(5). <https://doi.org/10.3389/neuro.05.005.2008>
- Manning, C. J., Dewsbury, D. A., Wakeland, E. K., & Potts, W. K. (1995). Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour*, 50(3), 741–751. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80134-0](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80134-0)
- Marques, D. M., & Valenstein, E. S. (1976). Another hamster paradox: More males carry pups and fewer kill and cannibalize young than do females. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 90(7), 653–657. <https://doi.org/10.1037/h0077229>
- McCann, K. E., & Huhman, K. L. (2012). The Effect of Escapable Versus Inescapable Social Defeat on Conditioned Defeat and Social Recognition in Syrian Hamsters. *Physiology*

- & *Behavior*, 105(2), 493–497. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.09.009>
- McGuire, B. (2003). Paternal Care and Its Effect on Maternal Behavior and Pup Survival and Development in Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*). In B. J. Ploger & K. Yasukawa (Eds.), *Exploring Animal Behavior in Laboratory and Field* (pp. 167–176). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-012558330-5/50016-9>
- McGuire, B., Getz, L. L., Bemis, W. E., & Oli, M. K. (2013). Social dynamics and dispersal in free-living prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Mammalogy*, 94(1), 40–49. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-387.1>
- McGuire, B., Getz, L. L., & Oli, M. K. (2002). Fitness consequences of sociality in prairie voles, *Microtus ochrogaster*: Influence of group size and composition. *Animal Behaviour*, 64(4), 645–654. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3094>
- McGuire, B., Pizzuto, T., Bemis, W. E., & Getz, L. L. (2006). General Ecology of a Rural Population of Norway Rats (*Rattus norvegicus*) Based on Intensive Live Trapping. *The American Midland Naturalist*, 155(1), 221–236. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2006\)155\[0221:GEOARP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2006)155[0221:GEOARP]2.0.CO;2)
- McKittrick, (1993). Phylogenetic Constraint in Evolutionary Theory: Has It Any Explanatory Power? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 307–330.
- Mettke-Hofmann, C. (2014). Cognitive ecology: Ecological factors, life-styles, and cognition: Cognitive ecology. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 5(3), 345–360. <https://doi.org/10.1002/wcs.1289>
- Míkula, O., Macholán, M., Ďureje, L., Hladlovská, Z., Daniszová, K., Janotová, K., & Vošlajerová Bímová, B. (2022). House mouse subspecies do differ in their social structure. *Ecology and Evolution*, 12(12), e9683. <https://doi.org/10.1002/ece3.9683>
- Moczek, A. P. (2023). When the end modifies its means: The origins of novelty and the evolution of innovation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 139(4), 433–440. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blac061>
- Mogi, K., Takakuda, A., Tsukamoto, C., Ooyama, R., Okabe, S., Koshida, N., Nagasawa, M., & Kikusui, T. (2017). Mutual mother-infant recognition in mice: The role of pup ultrasonic vocalizations. *Behavioural Brain Research*, 325, 138–146. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2016.08.044>
- Netser, S., Meyer, A., Magalnik, H., Zylbertal, A., De La Zerda, S. H., Brillner, M., Bizer, A., Grinevich, V., & Wagner, S. (2020). Distinct dynamics of social motivation drive differential social behavior in laboratory rat and mouse strains. *Nature Communications*, 11(1), 5908. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19569-0>
- Neumann, K., Michaux, J., Lebedev, V., Yigit, N., Colak, E., Ivanova, N., Poltorau, A., Surov, A., Markov, G., Maak, S., Neumann, S., & Gattermann, R. (2006). Molecular phylogeny of the Cricetinae subfamily based on the mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes and the nuclear vWF gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(1), 135–148. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.01.010>
- Nishikawa, K. C. (2002). Evolutionary Convergence in Nervous Systems: Insights from Comparative Phylogenetic Studies. *Brain, Behavior and Evolution*, 59(5–6), 240–249. <https://doi.org/10.1159/000063561>
- Noack, J., Richter, K., Laube, G., Haghoo, H. A., Veh, R. W., & Engelmann, M. (2010). Different importance of the volatile and non-volatile fractions of an olfactory

signature for individual social recognition in rats versus mice and short-term versus long-term memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 94(4), 568–575. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2010.09.013>

- O'Connell, L. A., & Hofmann, H. A. (2011). The Vertebrate mesolimbic reward system and social behavior network: A comparative synthesis. *Journal of Comparative Neurology*, 519(18), 3599–3639. <https://doi.org/10.1002/cne.22735>
- Olazábal, D. E., & Young, L. J. (2006). Species and individual differences in juvenile female alloparental care are associated with oxytocin receptor density in the striatum and the lateral septum. *Hormones and Behavior*, 49(5), 681–687. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2005.12.010>
- O'Riain, M. J., & Jarvis, J. U. M. (1997). Colony member recognition and xenophobia in the naked mole-rat. *Animal Behaviour*, 53(3), 487–498. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0299>
- Paulsson, N. I., & Taborsky, M. (2022). Norway rats help social partners in need in response to ultrasonic begging signals. *Ethology*, 128(12), 724–733. <https://doi.org/10.1111/eth.13333>
- Pellis, S. M., & Iwaniuk, A. N. (1999). The roles of phylogeny and sociality in the evolution of social play in muroid rodents. *Animal Behaviour*, 58(2), 361–373. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1141>
- Petrulis, A. (2009). Neural mechanisms of individual and sexual recognition in Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behavioural Brain Research*, 200(2), 260–267. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.10.027>
- Petrulis, A., Weidner, M., & Johnston, R. E. (2004). Recognition of competitors by male golden hamsters. *Physiology & Behavior*, 81(4), 629–638. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2004.03.001>
- Phifer-Rixey, M., & Nachman, M. W. (2015). Insights into mammalian biology from the wild house mouse *Mus musculus*. *eLife*, 4, e05959. <https://doi.org/10.7554/eLife.05959>
- Pietraszewski, D., & Wertz, A. E. (2022). Why Evolutionary Psychology Should Abandon Modularity. *Perspectives on Psychological Science*, 17(2), 465–490. <https://doi.org/10.1177/1745691621997113>
- Plyusnina, I. Z., Solov'eva, M. Yu., & Oskina, I. N. (2011). Effect of Domestication on Aggression in Gray Norway Rats. *Behavior Genetics*, 41(4), 583–592. <https://doi.org/10.1007/s10519-010-9429-y>
- Purcell, J., Brelsford, A., & Avilés, L. (2012). Co-evolution between sociality and dispersal: The role of synergistic cooperative benefits. *Journal of Theoretical Biology*, 312, 44–54. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.07.016>
- Robovský, J., Řičánková, V., & Zrzavý, J. (2008). Phylogeny of Arvicolinae (Mammalia, Cricetidae): Utility of morphological and molecular data sets in a recently radiating clade. *Zoologica Scripta*, 37(6), 571–590. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00342.x>
- Rosen, G. J., De Vries, G. J., Goldman, S. L., Goldman, B. D., & Forger, N. G. (2008). Distribution of oxytocin in the brain of a eusocial rodent. *Neuroscience*, 155(3), 809–817. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2008.05.039>
- Ross, A. P., Norvelle, A., Choi, D. C., Walton, J. C., Albers, H. E., & Huhman, K. L. (2017).

- Social housing and social isolation: Impact on stress indices and energy balance in male and female Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Physiology & Behavior*, 177, 264–269. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.05.015>
- Rowell, T. E. (1961). The Family Group in Golden Hamsters: Its Formation and Break-Up. *Behaviour*, 17(2–3), 81–94. <https://doi.org/10.1163/156853961X00015>
- Ruan, C., & Zhang, Z. (2016). Laboratory domestication changed the expression patterns of oxytocin and vasopressin in brains of rats and mice. *Anatomical Science International*, 91(4), 358–370. <https://doi.org/10.1007/s12565-015-0311-0>
- Rusu, Alina S., & Krackow, S. (2004). Kin-preferential cooperation, dominance-dependent reproductive skew, and competition for mates in communally nesting female house mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(3). <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0787-4>
- Sayler, A., & Salmon, M. (1971). An Ethological Analysis of Communal Nursing By the House Mouse (*Mus Musculus*). *Behaviour*, 40(1–2), 62–84. <https://doi.org/10.1163/156853971X00339>
- Schank, J. C. (2015). The evolution and function of play. *Adaptive Behavior*, 23(6), 329–330. <https://doi.org/10.1177/1059712315611964>
- Schmid-Hempel, P., & Crozier, R. H. (1999). Ploidy versus polygyny versus parasites. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 354(1382), 507–515. <https://doi.org/10.1098/rstb.1999.0401>
- Schmidt, J., Kosztolanyi, A., Tökölyi, J., Hugyecz, B., Illés, I., Király, R., & Barta, Z. (2015). Reproductive asynchrony and infanticide in house mice breeding communally. *Animal Behaviour*, 101, 201–211. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.12.015>
- Schultz, L. A., & Lore, R. K. (1993). Communal reproductive success in rats (*Rattus norvegicus*): Effects of group composition and prior social experience. *Journal of Comparative Psychology*, 107(2), 216–222. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.107.2.216>
- Schweinfurth, M. K. (2020). The social life of Norway rats (*Rattus norvegicus*). *eLife*, 9, e54020. <https://doi.org/10.7554/eLife.54020>
- Schweinfurth, M. K., Aeschbacher, J., Santi, M., & Taborsky, M. (2019). Male Norway rats cooperate according to direct but not generalized reciprocity rules. *Animal Behaviour*, 152, 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.03.015>
- Schweinfurth, M. K., Neuenschwander, J., Engqvist, L., Schneeberger, K., Rentsch, A. K., Gygax, M., & Taborsky, M. (2017). Do female Norway rats form social bonds? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(6), 98. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2324-2>
- Schweinfurth, M. K., & Taborsky, M. (2018). Relatedness decreases and reciprocity increases cooperation in Norway rats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1874), 20180035. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0035>
- Scotto, C. (2024). The Anthropocentric Bias in Animal Cognition. *ArtefaCToS. Revista de Estudios Sobre La Ciencia y La Tecnología*, 13(1), 85–116. <https://doi.org/10.14201/art2024.31800>
- Seffer, D., Schwarting, R. K. W., & Wöhr, M. (2014). Pro-social ultrasonic communication in rats: Insights from playback studies. *Journal of Neuroscience Methods*, 234, 73–81.

- <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2014.01.023>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2015). Social cognition. *Animal Behaviour*, *103*, 191–202. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.030>
- Shanks, N., Greek, R., & Greek, J. (2009). Are animal models predictive for humans? *Philosophy, Ethics, and Humanities in Medicine*, *4*(1), 2. <https://doi.org/10.1186/1747-5341-4-2>
- Shapiro, L. E., Leonard, C. M., Sessions, C. E., Dewsbury, D. A., & Insel, T. R. (1991). Comparative neuroanatomy of the sexually dimorphic hypothalamus in monogamous and polygamous voles. *Brain Research*, *541*(2), 232–240. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(91\)91023-T](https://doi.org/10.1016/0006-8993(91)91023-T)
- Sherman, P. W., Jarvis, J. U. M., & Alexander, R. D. (Eds.). (1991). *The Biology of the Naked Mole-Rat*. Princeton University Press.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior* (2nd ed). Oxford University Press.
- Shettleworth, S. J. (2012). Darwin, Tinbergen, and the Evolution of Comparative Cognition. In T. K. Shackelford & J. Vonk (Eds.), *The Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology* (pp. 529–546). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199738182.013.0028>
- Shuster, S. M., Willen, R. M., Keane, B., & Solomon, N. G. (2019). Alternative Mating Tactics in Socially Monogamous Prairie Voles, *Microtus ochrogaster*. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *7*(7). <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00007>
- Siegel, H. I. (Ed.). (1985). *The Hamster*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0815-8>
- Siegmann, S., Feitsch, R., Hart, D. W., Bennett, N. C., Penn, D. J., & Zöttl, M. (2021). Naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*) do not specialise in cooperative tasks. *Ethology*, *127*(10), 850–864. <https://doi.org/10.1111/eth.13160>
- Silk, J. B. (2007). The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*(1480), 539–559. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1994>
- Sinervo, B., Chaine, A. S., & Miles, D. B. (2020). Social Games and Genic Selection Drive Mammalian Mating System Evolution and Speciation. *The American Naturalist*, *195*(2), 247–274. <https://doi.org/10.1086/706810>
- Singleton, G., & Krebs, C. (2007). The Secret World of Wild Mice. *The Mouse in Biomedical Research*, *1*, 25–51. <https://doi.org/10.1016/B978-012369454-6/50015-7>
- Slagsvold, T., & Lifjeld, J. T. (1994). Polygyny in Birds: The Role of Competition between Females for Male Parental Care. *The American Naturalist*, *143*(1), 59–94. <https://doi.org/10.1086/285596>
- Smeltzer, M. D., Curtis, J. T., Aragona, B. J., & Wang, Z. (2006). Dopamine, oxytocin, and vasopressin receptor binding in the medial prefrontal cortex of monogamous and promiscuous voles. *Neuroscience Letters*, *394*(2), 146–151. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2005.10.019>
- Smith, M. G., & Riehl, C. (2022). Workload Distribution and Division of Labor in Cooperative Societies. *The Quarterly Review of Biology*, *97*(3), 183–210. <https://doi.org/10.1086/721520>

- Solomon, N. G., & Crist, T. O. (2008). Estimates of reproductive success for group-living prairie voles, *Microtus ochrogaster*, in high-density populations. *Animal Behaviour*, 76(3), 881–892. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.01.028>
- Steppan, S. J., & Schenk, J. J. (2017). Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLoS ONE*, 12(8), e0183070.
- Stockley, P., & Bro-Jørgensen, J. (2011). Female competition and its evolutionary consequences in mammals. *Biological Reviews*, 86(2), 341–366. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00149.x>
- Striedter, G. F. (2002). Brain homology and function: An uneasy alliance. *Brain Research Bulletin*, 57(3–4), 239–242. [https://doi.org/10.1016/S0361-9230\(01\)00692-X](https://doi.org/10.1016/S0361-9230(01)00692-X)
- Sun, W., Zhang, G.-W., Huang, J. J., Tao, C., Seo, M. B., Tao, H. W., & Zhang, L. I. (2025). Reviving-like prosocial behavior in response to unconscious or dead conspecifics in rodents. *Science*, 387(6736), eadq2677. <https://doi.org/10.1126/science.adq2677>
- Sutherland, D. R., Spencer, P. B. S., Singleton, G. R., & Taylor, A. C. (2005). Kin interactions and changing social structure during a population outbreak of feral house mice. *Molecular Ecology*, 14(9), 2803–2814. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02623.x>
- Suzuki, H., Nunome, M., Kinoshita, G., Alpin, K. P., Vogel, P., Kryukov, A. P., Jin, M.-L., Han, S.-H., Maryanto, I., Tsuchiya, K., Ikeda, H., Shiroishi, T., Yonekawa, H., & Moriwaki, K. (2013). Evolutionary and dispersal history of Eurasian house mice *Mus musculus* clarified by more extensive geographic sampling of mitochondrial DNA. *Heredity*, 111, 375–390. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.60>
- Szafranski, K., Wetzel, M., Holtze, S., Büntjen, I., Lieckfeldt, D., Ludwig, A., Huse, K., Platzer, M., & Hildebrandt, T. (2022). The Mating Pattern of Captive Naked Mole-Rats Is Best Described by a Monogamy Model. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10(855688). <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.855688>
- Takahashi, L. K., & Lisk, R. D. (1984). Intrasexual interactions among female golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) over the estrous cycle. *Journal of Comparative Psychology*, 98(3), 267–275. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.98.3.267>
- Thomas, J. A., & Birney, E. C. (1979). Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5(2), 171–186. <https://doi.org/10.1007/BF00293304>
- Toor, I., Edwards, P. D., Kaka, N., Whitney, R., Ziolkowski, J., Monks, D. A., & Holmes, M. M. (2020). Aggression and motivation to disperse in eusocial naked mole-rats, *Heterocephalus glaber*. *Animal Behaviour*, 168, 45–58. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.07.022>
- Toth, A. L., & Rehan, S. M. (2017). Molecular Evolution of Insect Sociality: An Eco-Evo-Devo Perspective. *Annual Review of Entomology*, 62(1), 419–442. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035601>
- Troha, R., Gowda, M., Lee, S. L. T., & Markus, E. (2023). Observational learning in rats: Interplay between demonstrator and observer behavior. *Journal of Neuroscience Methods*, 388, 109807. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2023.109807>
- Tsuneoka, Y., Tokita, K., Yoshihara, C., Amano, T., Esposito, G., Huang, A. J., Yu, L. M., Odaka, Y., Shinozuka, K., McHugh, T. J., & Kuroda, K. O. (2015). Distinct preoptic-

- BST nuclei dissociate paternal and infanticidal behavior in mice. *The EMBO Journal*, 34(21), 2652–2670. <https://doi.org/10.15252/embj.201591942>
- Tzakis, N., & Holahan, M. R. (2019). Social Memory and the Role of the Hippocampal CA2 Region. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 13, 233. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2019.00233>
- Ueno, H., Suemitsu, S., Murakami, S., Kitamura, N., Wani, K., Matsumoto, Y., Okamoto, M., & Ishihara, T. (2019). Helping-Like Behaviour in Mice Towards Conspecifics Constrained Inside Tubes. *Scientific Reports*, 9(1), 5817. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42290-y>
- Van Daele, P. A. A. G., Verheyen, E., Brunain, M., & Adriaens, D. (2007). Cytochrome *b* sequence analysis reveals differential molecular evolution in African mole-rats of the chromosomally hyperdiverse genus *Fukomys* (Bathyergidae, Rodentia) from the Zambebian region. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(1), 142–157. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.008>
- Ventura-Aquino, E., Baños-Araujo, J., Fernández-Guasti, A., & Paredes, R. G. (2016). An unknown male increases sexual incentive motivation and partner preference: Further evidence for the Coolidge effect in female rats. *Physiology & Behavior*, 158, 54–59. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2016.02.026>
- Vice, E. N., Lagestee, S., Browe, B. M., Deb, D., Smith, E. St. J., & Park, T. J. (2021). Sensory Systems of the African Naked Mole-Rat. In R. Buffenstein, T. J. Park, & M. M. Holmes (Eds.), *The extraordinary biology of the naked mole-rat* (Vol. 1319, pp. 137–156). Springer International Publishing.
- Wall, R. J., & Shani, M. (2008). Are animal models as good as we think? *Theriogenology*, 69(1), 2–9. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2007.09.030>
- Wang, Z., & Novak, M. A. (1994). Alloparental care and the influence of father presence on juvenile prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour*, 47(2), 281–288. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1040>
- Wetzel, M., Courtiol, A., Hofer, H., Holtze, S., & Hildebrandt, T. B. (2023). Pup Recruitment in a Eusocial Mammal—Which Factors Influence Early Pup Survival in Naked Mole-Rats? *Animals*, 13(4), 630. <https://doi.org/10.3390/ani13040630>
- Whitten, C. J., Hooker, M. K., Wells, A. N., Kearney, J. N., Jenkins, M. S., & Cooper, M. A. (2023). Sex differences in dominance relationships in Syrian hamsters. *Physiology & Behavior*, 270, 114294. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2023.114294>
- Wilkinson, G. S., & Baker, A. E. M. (1988). Communal Nesting among Genetically Similar House Mice. *Ethology*, 77(2), 103–114. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1988.tb00196.x>
- Wilson, J. M. (2021). Examining Empathy Through Consolation Behavior in Prairie Voles. *Journal of Undergraduate Neuroscience Education*, 19(2), R35–R38.
- Winnicker, C., & Pritchett-Corning, K. R. (2021). Behavioral Biology of Hamsters. In *Behavioral Biology of Laboratory Animals*. CRC Press.
- Wöhr, M., & Schwarting, R. K. W. (2008). Ultrasonic calling during fear conditioning in the rat: No evidence for an audience effect. *Animal Behaviour*, 76(3), 749–760. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.04.017>
- Wolff, J. O. (2007). Social biology of rodents. *Integrative Zoology*, 2(4), 193–204.

<https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2007.00062.x>

Wolff, J. O., & Macdonald, D. W. (2004). Promiscuous females protect their offspring.

Trends in Ecology & Evolution, *19*(3), 127–134.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.12.009>

Wolff, J., & Sherman, P. W. (Eds.). (2007). *Rodent societies: An ecological & evolutionary perspective*. University of Chicago Press.

Wright, S. L., & Brown, R. E. (2000). Maternal behavior, paternal behavior, and pup survival in CD-1 albino mice (*Mus musculus*) in three different housing conditions. *Journal of Comparative Psychology*, *114*(2), 183–192. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.114.2.183>

Young, K. A., Liu, Y., & Wang, Z. (2008). The neurobiology of social attachment: A comparative approach to behavioral, neuroanatomical, and neurochemical studies. *Comparative Biochemistry and Physiology. Toxicology & Pharmacology: CBP*, *148*(4), 401–410. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2008.02.004>

DRAFT FOR BIOLOGÍA
LABORATORIO DE SOCIONES
DO NOT COPY

DISCUSIÓN

Comprender la mente constituye uno de los ejercicios más desafiantes para la ciencia, pues incluso de forma inadvertida instala al humano como la medida de todas las cosas. Esta tesis surge precisamente en ese punto de tensión, en un momento crítico para las ciencias cognitivas comparadas donde los límites epistemológicos heredados del antropocentrismo se han vuelto evidentes. Desde allí, el trabajo se propone trazar un mapa epistemológico que revele las fracturas de un paradigma y las rutas alternativas que emergen desde la ecología y la evolución, avanzando hacia la formulación de un marco conceptual capaz de comprender la cognición (especialmente la cognición social) como un fenómeno genuinamente biológico, múltiple y distribuido. La discusión que sigue, por tanto, no pretende únicamente cerrar la investigación, sino integrar los análisis de los capítulos en un todo coherente, situando explícitamente esta contribución dentro de los debates contemporáneos de la psicología comparada, la ecología cognitiva y la filosofía de la biología, a la vez que fortalece una línea de investigación en desarrollo dentro del Laboratorio de Socioneurobiología de este centro.

Desde la introducción, se estableció que el antropocentrismo no es únicamente un sesgo puntual, sino un problema estructural que ha moldeado las ontologías, metodologías y marcos interpretativos utilizados para estudiar la mente animal. El origen histórico de esta perspectiva, partiendo desde el dualismo cartesiano (Rodeheffer, et al., 2011) hasta las malas interpretaciones del evolucionismo del siglo XIX (López-Riquelme et al., 2022), ha instalado una visión jerárquica del orden natural en la que las capacidades cognitivas se conciben como escalones progresivos cuyo punto máximo es la cognición humana, que va de la mano con nuestra forma de sociabilidad extremadamente compleja (Read, 2020; Schaller et al., 2012; Tomasello, 2014). Esta narrativa persiste, aunque de forma más sutil, en marcos teóricos contemporáneos que siguen utilizando categorías humanas como criterio universal para evaluar la inteligencia animal (Serrano et al., 2014). La psicología cognitiva comparada, sobre todo, ha heredado una forma de preguntar que no busca comprender la diversidad biológica sociocognitiva y sus patrones evolutivos, sino medir qué tanto se

aproxima o se aleja una especie del patrón social humano (López-Riquelme et al., 2022).

En la primera parte la tesis analiza este problema mediante dos vías: primero, identificando cómo los sesgos antropocéntricos producen distorsiones metodológicas, tales como la selección de modelos animales que supuestamente representan al humano; y segundo, mostrando cómo estos sesgos producen distorsiones ontológicas al imponer constructos sociocognitivos derivados de la fenomenología humana (teoría de la mente, moralidad, empatía, justicia, lenguaje, cultura) como unidades universales de comparación. Desde este marco, los fenotipos conductuales y cognitivos de otros animales se interpretan como “versiones incompletas” de lo humano, lo que conduce inevitablemente al antropomorfismo o a la antroponegación, dos expresiones del mismo error epistemológico: tomar a la experiencia humana como la medida de todo (Katz, 2019; Penn et al., 2008).

Posteriormente, se profundiza en esta crítica examinando la dependencia histórica de la psicología comparada hacia unos pocos modelos animales, generalmente primates o roedores. Esta elección no responde a criterios biológicamente coherentes, sino a una presunción de similitud filogenética y a la mera conveniencia experimental (Strausfeld, 2010; Striedter, 2019). Tal enfoque ignora que la inteligencia y la complejidad social son productos evolutivos flexibles, moldeados por presiones socioecológicas particulares, y no una propiedad lineal que se conserve o degrade a lo largo de un árbol filogenético (Bullock, 1984; Chittka et al., 2012). La filogenia por sí sola no puede explicar, por ejemplo, que cuervos y primates exhiben habilidades sociales análogas, o que especies solitarias desplieguen inteligencias notables (Bräuer et al., 2020). Esta reflexión cuestiona la validez epistemológica de seguir utilizando modelos animales generalistas y exige un cambio de enfoque hacia modelos ecológicamente informados.

Es precisamente este giro de perspectiva el que articula la segunda parte de la tesis, mediante la formulación de un marco teórico-conceptual que abandona explícitamente el nivel fenomenológico de análisis para el estudio de la cognición, no porque carezca de utilidad, sino porque resulta epistémicamente inaccesible para una ciencia comparativa y conduce inevitablemente a la circularidad de proyectar una conciencia humana en un sustrato biológico distinto, y adopta, en su lugar, el nivel funcional de análisis. Esta transición se inspira en tradiciones como la psicología evolutiva (Cosmides y Tooby, 1992) y la teoría de la modularidad funcional (Barrett & Kurzban; Pietraszewski & Wertz, 2022), la teoría de sistemas de comportamiento (Hogan 1994; 2015; 2021) y las perspectivas

adaptacionistas en filosofía de la biología (Nettle et al., 2013). El aporte central consiste en reformular los constructos sociocognitivos, históricamente centrados en la experiencia humana, como módulos cognitivos funcionales, definidos no por su similitud con procesos humanos sino por el tipo de problema adaptativo que resuelven, ya que esto determina dos cosas importantes: qué tipo de información deben evaluar los animales (procesos cognitivos) y qué tipo de respuesta deben dar (adaptaciones conductuales).

Esta reconceptualización desplaza el centro de gravedad epistemológico: la comparación deja de realizarse respecto al humano para centrarse en los problemas socioecológicos que enfrentan las especies, conciliando además la cognición y la conducta como un fenómeno unificado. Es así como el marco coevolutivo entre conducta y cognición social planteado en esta tesis constituye una ontología alternativa para estudiar la evolución de la complejidad social. En este marco, la complejidad social deja de ser un atributo lineal que tiende a lo humano para convertirse en un espacio de posibilidades, donde diferentes configuraciones sociales pueden generar adaptaciones cognitivas igualmente complejas, aunque cualitativamente distintas. Este enfoque permite explicar tanto la convergencia en soluciones funcionalmente equivalentes entre especies filogenéticamente distantes, como la divergencia radical en las capacidades sociocognitivas de especies cercanas, fenómenos que encuentran una explicación robusta en los principios de la teoría de la evolución por selección natural (Liquits et al., 2016). Así, la evolución de la complejidad social se redefine como un mosaico variado, y no como una escala progresiva.

Finalmente, como una primera aproximación para validar el marco propuesto, este se implementa empíricamente mediante un análisis comparativo en roedores seleccionados por su valor representacional dentro de una amplia gama de formas de vida social, desde una perspectiva ecológica. Esta tarea exige apoyarse en un cuerpo teórico etológico robusto que permita caracterizar los sistemas sociales, identificar las presiones ecológicas y los conflictos sociales junto con sus soluciones conductuales, inferir los módulos cognitivos funcionales involucrados y vincularlos con mecanismos neurobiológicos concretos. El estudio de caso presentado demuestra que el marco es capaz de integrar dimensiones conductuales, cognitivas y neuronales, y que puede revelar importantes patrones coevolutivos entre sociabilidad y cognición si es aplicado a una mayor escala y con mayor representación de formas de sociabilidad. Con ello, este paso adquiere también un peso epistemológico: evidencia que la

ecología constituye un criterio fundamental para explicar la emergencia y diversificación de la complejidad social.

En conjunto, esta tesis construye un posicionamiento epistemológico claro: superar el antropocentrismo no es una corrección interpretativa, sino la condición necesaria para producir una ciencia comparativa de la cognición social que sea conceptualmente coherente con la biología evolutiva. La perspectiva ecológica permite reformular las preguntas de investigación, redefinir el uso de modelos animales y replantear la naturaleza misma de los constructos cognitivos. Situado dentro de los desarrollos recientes del Laboratorio de Socioneurobiología, este trabajo marca un avance significativo en la construcción de una epistemología biológica de la cognición social, posicionando al laboratorio como uno de los grupos pioneros en la formulación de marcos comparativos funcionales y ecológicos, en un país como México que aún está muy arraigado a las tradiciones antropocentristas de la psicología comparada.

Desde una perspectiva que trasciende la mera crítica al sesgo antropocéntrico, esta tesis propone un marco conceptual y metodológico para cartografiar la diversidad sociocognitiva con rigor evolutivo, prescindiendo de la mente humana como referente universal. En este enfoque, la cognición social emerge como un espacio de posibilidades distribuidas, donde la pluralidad de inteligencias no niega la excepcionalidad humana, sino que la recontextualiza como una variación más, singular y compleja, entre las múltiples soluciones que la vida ha generado para la existencia social. El desafío ya no reside en determinar cuánto se nos parecen otras especies, sino en aprender a interpretar sus mundos a través del prisma de su propia historia evolutiva. Esta mirada ecológica desplaza la inteligencia de las escalas lineales hacia los mosaicos adaptativos, situando la sociabilidad humana no como la cúspide de un progreso imaginario, sino como una forma más entre muchas de habitar lo social. Al pensar la cognición sin jerarquías, analogías forzadas ni escalas implícitas, este trabajo aspira a fundar un espacio donde estudiar la mente signifique, ante todo, comprender la creatividad evolutiva que la produce, contribuyendo así a una ciencia cognitiva más honesta, biológicamente fiel y capaz de honrar la vasta diversidad que busca explicar.

CONCLUSIONES

Las conclusiones de este trabajo sintetizan las implicaciones teóricas, metodológicas y epistemológicas que surgen de la propuesta de un marco teórico-conceptual fundamentado en la perspectiva ecológica para el estudio de la cognición social. Este marco se sitúa dentro del panorama contemporáneo de la psicología comparada y las ciencias cognitivas, ofreciendo una base conceptual capaz de integrar perspectivas antes fragmentadas (biológicas, cognitivas, filosóficas y antropológicas) en torno a una comprensión más amplia y naturalista de la inteligencia social. En su conjunto, pretende constituirse como un marco explicativo integral, funcional y no jerárquico para entender la coevolución entre sociabilidad y cognición social, superando las limitaciones epistemológicas de los enfoques tradicionales.

Implicaciones en psicología comparada y otras ciencias cognitivas

El marco ecológico propuesto ofrece una ruta para superar los sesgos antropocéntricos que históricamente han restringido el estudio comparado de la cognición.

Nuevos modelos animales: El marco ecológico justifica de manera explícita el estudio en profundidad de especies no canónicas, que representen vértices poco explorados dentro del espacio de la sociabilidad, enriqueciendo así nuestra comprensión de la diversidad de inteligencias sociales.

Reevaluación de la excepcionalidad humana: En lugar de buscar una réplica imperfecta de la cognición humana en otros animales, el marco ecológico permite desglosar la sociabilidad humana en sus componentes funcionales. La pregunta deja de ser “¿qué animal posee una teoría de la mente como la nuestra?” para convertirse en “¿qué combinación específica de módulos cognitivos explica nuestra sociabilidad única?”.

Puente entre disciplinas: Al proveer un lenguaje común basado en la función y la ecología, el marco actúa como un vínculo integrador entre la psicología comparada, la ecología cognitiva, la antropología y otras ciencias cognitivas. Esto facilita un diálogo genuinamente interdisciplinario sobre la evolución de la sociedad, la cultura y la mente.

Implicaciones filosóficas

Finalmente, el marco propuesto refuerza un cambio de paradigma en la manera de concebir la mente y la cognición.

Ontología funcional de la mente: Refuerza la idea de que la cognición no constituye una facultad general escalable, sino un conjunto de adaptaciones funcionales especializadas, seleccionadas a lo largo de la evolución. Esta visión tiene implicaciones profundas para cómo definimos y estudiamos la “inteligencia” en cualquier especie.

De la descripción a la predicción: El objetivo último del marco es permitir la construcción de modelos, hipótesis y predicciones de la arquitectura cognitiva de las especies a partir de su ecología social, y viceversa. Alcanzar este nivel de precisión representaría un hito hacia una ciencia predictiva, más que meramente descriptiva, de la evolución de la cognición social.

Reivindicación de la biología como ciencia cognitiva: El marco se inscribe en un naturalismo biológico no reduccionista, orientado a explicar la mente mediante mecanismos evolutivos y funcionales, evitando tanto los dualismos mente-cuerpo como las analogías simplistas con lo humano. En este sentido, defiende una ciencia comparativa más rigurosa, inclusiva y representativa de la diversidad biológica.

En última instancia, este trabajo busca contribuir a una redefinición de la cognición social como fenómeno biológico, enraizado en la historia evolutiva de las especies y en la diversidad de sus modos de vida. Al situar la mente en continuidad con la naturaleza, el modelo propuesto no solo amplía los límites de la psicología comparada, sino que también invita a repensar el lugar del ser humano dentro del entramado evolutivo que compartimos con otros organismos. Reconocer la pluralidad de las inteligencias sociales no implica diluir lo humano, sino comprenderlo mejor: como una forma entre muchas posibles de resolver los desafíos de la vida social. Así, la tesis se inscribe en un esfuerzo más amplio por construir una ciencia de la cognición verdaderamente naturalista, plural y comparativa, capaz de explicar la mente no desde su excepcionalidad, sino desde su pertenencia a la continuidad de la vida.

REFERENCIAS

- Adriaense, J. E. C., Koski, S. E., Huber, L., & Lamm, C. (2020). Challenges in the comparative study of empathy and related phenomena in animals. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *112*, 62–82. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.01.021>
- Aizawa, K. (2017). Cognition and behavior. *Synthese*, *194*(11), 4269–4288. <https://doi.org/10.1007/s11229-014-0645-5>
- Alcock, J. (2009). *Animal behavior: An evolutionary approach* (9th ed.). Sinauer Associates.
- Altman, M. C. (2013). *Decentering Anthropocentrism: A Functional Approach to Animal Minds*. *18*(1).
- Ankeny, R., & Leonelli, S. (2020). *Model Organisms* (1st ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108593014>
- Ankeny, R. A., & Leonelli, S. (2011). What's so special about model organisms? *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, *42*(2), 313–323. <https://doi.org/10.1016/j.shpsa.2010.11.039>
- Aureli, F., & Schino, G. (2019). Social complexity from within: How individuals experience the structure and organization of their groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *73*(1), 6. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2604-5>
- Aureli, F., Schaffner, C. M., Boesch, C., Bearder, S. K., Call, J., Chapman, C. A., Connor, R., Fiore, A. D., Dunbar, R. I. M., Henzi, S. P., Holekamp, K., Korstjens, A. H., Layton, R., Lee, P., Lehmann, J., Manson, J. H., Ramos-Fernandez, G., Strier, K. B., & Schaik, C. P. van. (2008). Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Current Anthropology*, *49*(4), 627–654. <https://doi.org/10.1086/586708>
- Badrian, A., & Badrian, N. (1984). Social Organization of *Pan paniscus* in the Lomako Forest, Zaire. In R. L. Susman (Ed.), *The Pygmy Chimpanzee: Evolutionary Biology and Behavior* (pp. 325–346). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0082-4_13
- Barham, James. (1999). On the Objectivity of the Scala Naturae. *Evolution and Cognition*, *5*(1), 2–11.
- Barrett, H. C., & Kurzban, R. (2006). Modularity in cognition: Framing the debate. *Psychological Review*, *113*(3), 628–647. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.113.3.628>
- Barrett, H. C. (2015). *The shape of thought: How mental adaptations evolve*. Oxford University Press.
- Barrett, L., Henzi, P., & Rendall, D. (2007). Social brains, simple minds: Does social complexity really require cognitive complexity? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*(1480), 561–575. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1995>
- Barrett, L. (2016). The (r) evolution of primate cognition: Does the social intelligence hypothesis lead us around in anthropocentric circles? In J. Kiverstein (Ed.), *The Routledge handbook of philosophy of the social mind* (pp. 35–50). Routledge.
- Bayne, T., Brainard, D., Byrne, R. W., Chittka, L., Clayton, N., Heyes, C., Mather, J., Ölveczky, B., Shadlen, M., Suddendorf, T., & Webb, B. (2019). What is cognition? *Current Biology*, *29*(13), R608–R615. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.044>
- Beach, F. A. (1950). The Snark was a Boojum. *American Psychologist*, *5*(4), 115–124. <https://doi.org/10.1037/h0056510>
- Bekoff, M., Allen, C., & Burghardt, G. M. (Eds.). (2002). *The cognitive animal: Empirical and theoretical perspectives on animal cognition*. MIT Press.
- Bekoff, M. (2017). Cognitive Ethology. In W. Bechtel & G. Graham (Eds.), *A Companion to Cognitive Science* (1st ed., pp. 371–379). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781405164535.ch28>

- Belzung, C., & Lemoine, M. (2011). Criteria of validity for animal models of psychiatric disorders: Focus on anxiety disorders and depression. *Biology of Mood & Anxiety Disorders*, 1(1), 9. <https://doi.org/10.1186/2045-5380-1-9>
- Benton, M. J., Donoghue, P. C. J., Asher, R. J., Friedman, M., Near, T. J., & Vinther, J. (2015, March 21). *Constraints on the timescale of animal evolutionary history*. *Palaeontologia Electronica*. <https://doi.org/10.26879/424>
- Beran, M. J., Parrish, A. E., Perdue, B. M., & Washburn, D. A. (2014). Comparative cognition: Past, present, and future. *International Journal of Comparative Psychology*, 27(1), 3–30.
- Bereczkei, T. (2018). Machiavellian intelligence hypothesis revisited: What evolved cognitive and social skills may underlie human manipulation. *Evolutionary Behavioral Sciences*, 12(1), 32–51. <https://doi.org/10.1037/ebs0000096>
- Bergeron, V. (2007). Anatomical and Functional Modularity in Cognitive Science: Shifting the Focus. *Philosophical Psychology*, 20(2), 175–195. <https://doi.org/10.1080/09515080701197155>
- Bergman, T. J., & Beehner, J. C. (2015). Measuring social complexity. *Animal Behaviour*, 103, 203–209. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.02.018>
- Blystad, M. H. (2021). An opinion on the interpretation of social release in rats. *Biology Letters*, 17(11), 20210355. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0355>
- Bolker, J. (2009). Exemplary and Surrogate Models: Two Modes of Representation in Biology. *Perspectives in Biology and Medicine*, 52, 485–499. <https://doi.org/10.1353/pbm.0.0125>
- Boucherie, P. H., Loretto, M.-C., Massen, J. J. M., & Bugnyar, T. (2019). What constitutes “social complexity” and “social intelligence” in birds? Lessons from ravens. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(1), 12. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2607-2>
- Boyd, R. (2017). A Different Kind of Animal: How Culture Transformed Our Species. In *A Different Kind of Animal*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400888528>
- Brakke, K. E., & Savage-Rumbaugh, E. S. (1995). The development of language skills in bonobo and chimpanzee—I. Comprehension. *Language & Communication*, 15(2), 121–148. [https://doi.org/10.1016/0271-5309\(95\)00001-7](https://doi.org/10.1016/0271-5309(95)00001-7)
- Bräuer, J., Hanus, D., Pika, S., Gray, R., & Uomini, N. (2020). Old and New Approaches to Animal Cognition: There Is Not “One Cognition.” *Journal of Intelligence*, 8(3), Article 3. <https://doi.org/10.3390/jintelligence8030028>
- Brigandt, I., & Griffiths, P. E. (2007). The importance of homology for biology and philosophy. *Biology & Philosophy*, 22(5), 633–641. <https://doi.org/10.1007/s10539-007-9094-6>
- Brosnan, S. F. (2024). How context influences primates’ decisions about reciprocity. *Ethology*, 130(4), e13433. <https://doi.org/10.1111/eth.13433>
- Bruck, J. N. (2013). Decades-long social memory in bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1768), 20131726. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1726>
- Bugnyar, T., & Heinrich, B. (2006). Pilfering ravens, *Corvus corax*, adjust their behaviour to social context and identity of competitors. *Animal Cognition*, 9(4), 369–376. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0035-6>
- Bugnyar, T. (2013). Social cognition in ravens. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 8, 1–12. <https://doi.org/10.3819/ccbr.2013.80001>
- Bullock, T., H. (1984). Comparative Neuroscience Holds Promise for Quiet Revolutions. *Science*, 225(4661), 473–478. <https://doi.org/10.1126/science.674031>
- Burghardt, G. M. (2009). Darwin’s legacy to comparative psychology and ethology. *American Psychologist*, 64(2), 102–110. <https://doi.org/10.1037/a0013385>
- Byrne, R. W., & Bates, L. A. (2010). Primate Social Cognition: Uniquely Primate, Uniquely Social, or Just Unique? *Neuron*, 65(6), 815–830. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.03.010>
- Camats, J., & Engelmann, M. (2017). Recognizing Others: Rodent’s Social Memories. In M. Wöhr & S. Krach (Eds.), *Social Behavior from Rodents to Humans*. Springer

- International Publishing.
- Cantor, M., & Whitehead, H. (2015). How does social behavior differ among sperm whale clans? *Marine Mammal Science*, 31(4), 1275–1290. <https://doi.org/10.1111/mms.12218>
- Caporael, L. R. (1997). The Evolution of Truly Social Cognition: The Core Configurations Model. *Personality and Social Psychology Review*, 1(4), 276–298. https://doi.org/10.1207/s15327957pspr0104_1
- Carter, G. G., & Wilkinson, G. S. (2013). Food sharing in vampire bats: Reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1753), 20122573. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2573>
- Cavalleri, A., Bell, A., Wilkins, K., Brereton, J., Preziosi, R., & Quintavalle, P. G. (2022). An Investigation of the Sociality and Behaviour of Captive Polar Bears Housed in Bachelor Groups. *Acta Scientific Veterinary Sciences*, 4(3), 18–25. <https://doi.org/10.31080/asvs.2022.04.0325>
- Chittka, L., & Rossi, N. (2022). Social cognition in insects. *Trends in Cognitive Sciences*, 26(7), 578–592. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2022.04.001>
- Chittka, L., Rossiter, S. J., Skorupski, P., & Fernando, C. (2012). What is comparable in comparative cognition? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2677–2685. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0215>
- Clarke, F. M., & Faulkes, C. G. (2001). Intracolony aggression in the eusocial naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Animal Behaviour*, 61(2), 311–324. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1573>
- Cockburn, D. (2013). Anthropomorphism, Anthropocentrism and the Study of Language in Primates. In *Living Beings*. Routledge.
- Cosmides, L., & Tooby, J. (1992). Cognitive Adaptations for Social Exchange. In J. H. Barkow, L. Cosmides, & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 163–228). Oxford University Press.
- Costall, A. (1998). Lloyd Morgan, and the Rise and Fall of “Animal Psychology.” *Society & Animals*, 6(1), 13–29. <https://doi.org/10.1163/156853098X00023>
- Couvillon, M. J. (2012). The dance legacy of Karl von Frisch. *Insectes Sociaux*, 59(3), 297–306. <https://doi.org/10.1007/s00040-012-0224-z>
- Coventry, K. R., & Clibbens, J. (2002). Does complex behaviour imply complex cognitive abilities? *Behavioral and Brain Sciences*, 25(3), 406–406. <https://doi.org/10.1017/S0140525X02250074>
- Croston, R., Branch, C. L., Kozlovsky, D. Y., Dukas, R., & Pravosudov, V. V. (2015). Heritability and the evolution of cognitive traits. *Behavioral Ecology*, 26(6), 1447–1459. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv088>
- Dannock, Rebecca (2016). Understanding the behavioural trade-offs made by blue wildebeest (*Connochaetes taurinus*): the importance of resources, predation and the landscape. PhD Thesis, School of Biological Sciences, The University of Queensland. <https://doi.org/10.14264/uql.2016.861>
- Darmaillacq, A.-S., Dickel, L., & Mather, J. A. (2014). *Cephalopod cognition*. Cambridge university press.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray.
- Darwin, C. (1872). *The expression of the emotions in man and animals*. John Murray.
- Degeling, C., & Johnson, J. (2013). Evaluating Animal Models: Some Taxonomic Worries. *The Journal of Medicine and Philosophy*, 38. <https://doi.org/10.1093/jmp/jht004>
- de Waal, F. B. M. (1999). *Anthropomorphism and Anthropodenial: Consistency in Our Thinking about Humans and Other Animals*. 27(1), 255–280.
- Dewsbury, D. A. (1992). Comparative psychology and ethology: A reassessment. *American Psychologist*, 47(2), 208–215. <https://doi.org/10.1037/0003-066X.47.2.208>
- Di Paolo, L. D., Di Vincenzo, F., & De Petrillo, F. (Eds.). (2018). *Evolution of Primate Social Cognition* (Vol. 5). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-93776-2>
- Dissegna, A., Borrelli, L., Ponte, G., Chiandetti, C., & Fiorito, G. (2023). *Octopus vulgaris*

- Exhibits Interindividual Differences in Behavioural and Problem-Solving Performance. *Biology*, 12(12), Article 12. <https://doi.org/10.3390/biology12121487>
- Dunbar, R. I. M. (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 6(5), 178–190. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1520-6505\(1998\)6:5<178::AID-EVAN5>3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:5<178::AID-EVAN5>3.0.CO;2-8)
- Ellis, D. H., Bednarz, J. C., Smith, D. G., & Flemming, S. P. (1993). Social Foraging Classes in Raptorial Birds: Highly developed cooperative hunting may be important for many raptors. *BioScience*, 43(1), 14–20. <https://doi.org/10.2307/1312102>
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2009). Comparative Social Cognition. *Annual Review of Psychology*, 60(1), 87–113. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.60.110707.163526>
- Ereshefsky, M. (2007). Psychological categories as homologies: Lessons from ethology. *Biology & Philosophy*, 22(5), 659–674. <https://doi.org/10.1007/s10539-007-9091-9>
- Estes, R. D., & Estes, R. K. (1979). The structure and function of the migratory wildebeest (*Connochaetes taurinus*) population of the Serengeti, Tanzania. En A. R. E. Sinclair & M. Norton-Griffiths (Eds.), *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem* (pp. 145-159). University of Chicago Press.
- Fabiani, A., Galimberti, F., Sanvito, S., & Hoelzel, A. R. (2006). Relatedness and site fidelity at the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, breeding colony in the Falkland Islands. *Animal Behaviour*, 72(3), 617–626. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.11.024>
- Fieder, M. (2025). Why are we Friendly to Strangers and/or Xenophobic? An Evolutionary Analysis. In M. Hammerl, S. Schwarz, & K. P. Willführ (Eds.), *Evolutionary Social Sciences: A Tour* (pp. 249–263). Springer Fachmedien. https://doi.org/10.1007/978-3-658-48028-8_15
- Findlay, R., Gennari, E., Cantor, M., & Tittensor, D. P. (2016). How solitary are white sharks: Social interactions or just spatial proximity? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(10), 1735–1744. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2179-y>
- Fletcher, G. J. O., Simpson, J. A., Campbell, L., & Overall, N. C. (2015). Pair-Bonding, Romantic Love, and Evolution: The Curious Case of *Homo sapiens*. *Perspectives on Psychological Science*, 10(1), 20–36. <https://doi.org/10.1177/1745691614561683>
- Frank, E. T., Wehrhahn, M., & Linsenmair, K. E. (2018). Wound treatment and selective help in a termite-hunting ant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1872), 20172457. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2457>
- Frank, S. A. (2007). All of life is social. *Current Biology*, 17(16), R648–R650. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.005>
- Frith, C. D. (2008). Social cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1499), 2033–2039. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0005>
- Gallego-Abenza, M. (2022). *Social cognition and fission-fusion dynamics in non-breeder Common ravens (Corvus corax)*. Universität Wien.
- García, C.-L., Salcedo-Gómez, M., & Vázquez-del-Mercado, A. (2024). Cognitive Capacities as Functional Natural Kinds. *Integrative Psychological & Behavioral Science*, 58(4), 1997–2022. <https://doi.org/10.1007/s12124-024-09863-7>
- Glazko, G., Veeramachaneni, V., Nei, M., & Makalowski, W. (2005). Eighty percent of proteins are different between humans and chimpanzees. *Gene*, 346, 215–219. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2004.11.003>
- Goodman, S., & Check, E. (2002). Animal experiments: The great primate debate. *Nature*, 417(6890), 684–688.
- Goodrich, J. M., Miquelle, D. G., Smirnov, E. N., Kerley, L. L., Quigley, H. B., & Hornocker, M. G. (2010). Spatial structure of Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*) on Sikhote-Alin Biosphere Zapovednik, Russia. *Journal of Mammalogy*, 91(3), 737–748. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-293.1>
- Could, S. J., & Lewontin, R. C. (1979). *The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme*. 205, 79.
- Greenberg, G., Partridge, T., Weiss, E., & Pisula, W. (2004). Comparative psychology, a new perspective for the 21st century: Up the spiral staircase. *Developmental Psychobiology*, 44(1), 1–15. <https://doi.org/10.1002/dev.10153>
- Greenfield, P. M., & Savage-Rumbaugh, E. S. (1993). Comparing communicative

- competence in child and chimp: The pragmatics of repetition. *Journal of Child Language*, 20(1), 1–26. <https://doi.org/10.1017/S0305000900009090>
- Grene, M. (1995). Animal Mechanism and the Cartesian Vision of Nature. In K. Gavroglu, J. Stachel, & M. W. Wartofsky (Eds.), *Physics, Philosophy, and the Scientific Community: Essays in the philosophy and history of the natural sciences and mathematics In honor of Robert S. Cohen* (pp. 189–204). Springer.
- Grossi, G., Kelly, S., Nash, A., & Parameswaran, G. (2014). Challenging dangerous ideas: A multi-disciplinary critique of evolutionary psychology. *Dialectical Anthropology*, 38(3), 281–285. <https://doi.org/10.1007/s10624-014-9358-x>
- Hadley, R. F. (2003). A defence of functional modularity. *Connection Science*, 15(2–3), 95–116. <https://doi.org/10.1080/09540090310001597566>
- Halina, M. (2023). Methods in comparative cognition. En E. N. Zalta & U. Nodelman (Eds.), *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Recuperado de <https://plato.stanford.edu/archives/fall2023/entries/comparative-cognition/>
- Hall, B. K. (2013). Homology, homoplasy, novelty, and behavior. *Developmental Psychobiology*, 55(1), 4–12. <https://doi.org/10.1002/dev.21039>
- Hauser, M., McAuliffe, K., & Blake, P. R. (2009). Evolving the ingredients for reciprocity and spite. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533), 3255–3266. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0116>
- Healy, S., & Braithwaite, V. (2000). Cognitive ecology: A field of substance? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(1), 22–26. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01737-1](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01737-1)
- Healy, S. D., Bacon, I. E., Haggis, O., Harris, A. P., & Kelley, L. A. (2009). Explanations for variation in cognitive ability: Behavioural ecology meets comparative cognition. *Behavioural Processes*, 80(3), 288–294. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.10.002>
- Heylighen, F. (1999). The Growth of Structural and Functional Complexity during Evolution. In F. Heylighen, J. Bollen, & A. Riegler (Eds.), *The Evolution of Complexity* (pp. 17–44). Kluwer Academic.
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, Relationships and Social Structure. *Man*, 11(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2800384>
- Hodos, W., & Campbell, C. B. G. (1969). Scala naturae: Why there is no theory in comparative psychology. *Psychological Review*, 76(4), 337–350. <https://doi.org/10.1037/h0027523>
- Hogan, J. A. (1994). The concept of cause in the study of behavior. In J. A. Hogan & J. J. Bolhuis (Eds.), *Causal Mechanisms of Behavioural Development* (1st ed., pp. 3–15). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565120.003>
- Hogan, J. A. (2015). A framework for the study of behavior. *Behavioural Processes*, 117, 105–113. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.05.003>
- Hogan, J. A. (2021). Animal Cognition. In J. J. Bolhuis, L. Giraldeau, & J. A. Hogan (Eds.), *The Behavior of Animals, 2nd Edition* (1st ed., pp. 223–250). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781119109556.ch9>
- Hogstad, O. (1989). Social Organization and Dominance Behavior in Some *Parus* Species. *Wilson Bulletin*, 101.
- Hohmann, G. (2001). Association and social interactions between strangers and residents in bonobos (*Pan paniscus*). *Primates*, 42(1), 91–99. <https://doi.org/10.1007/BF02640692>
- Holekamp, K. E., Sakai, S. T., & Lundrigan, B. L. (2007). Social intelligence in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 523–538. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1993>
- Holekamp, K. E. (2007). Questioning the social intelligence hypothesis. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(2), 65–69. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.11.003>
- Holmes, M. M., & Goldman, B. D. (2021). Social Behavior in Naked Mole-Rats: Individual Differences in Phenotype and Proximate Mechanisms of Mammalian Eusociality. In R. Buffenstein, T. J. Park, & M. M. Holmes (Eds.), *The Extraordinary Biology of the Naked Mole-Rat* (pp. 35–58). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-65943-1_2
- Humphrey, N. (1976). The social function of intellect. In P. P. G. Bateson & R. A. Hinde (Eds.), *Growing Points in Ethology* (pp. 303–317). Cambridge University Press.
- Jaimeson, D. (1998). Science, Knowledge, and Animal Minds. *Proceedings of the*

- Aristotelian Society, New Series*, 9, 79–102.
- Jameson, B. A. (2004). Understanding our link to the Great Apes—The 2003 Benjamin Franklin Medal in Life Sciences awarded to Jane Goodall. *Journal of the Franklin Institute*, 341(3), 179–184. <https://doi.org/10.1016/j.jfranklin.2003.12.019>
- Johnson-Ulrich, L. (2017). The Social Intelligence Hypothesis. In T. K. Shackelford & V. A. Weekes-Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science* (pp. 1–7). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-16999-6_3100-1
- Johnson-Ulrich, Z., Vonk, J., Humbyrd, M., Crowley, M., Wojtkowski, E., Yates, F., & Allard, S. (2016). Picture object recognition in an American black bear (*Ursus americanus*). *Animal Cognition*, 19(6), 1237–1242. <https://doi.org/10.1007/s10071-016-1011-4>
- Johnston, T. D. (2021). The pre-Darwinian history of the comparative method, 1555–1855. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 43(4), 118. <https://doi.org/10.1007/s40656-021-00474-8>
- Jolly, A. (1966). Lemur Social Behavior and Primate Intelligence. *Science*, 153(3735), 501–506. <https://doi.org/10.1126/science.153.3735.501>
- Kagan, J. (2009). *The three cultures: Natural sciences, social sciences, and the humanities in the 21st century*. Cambridge University Press.
- Kandel, E. R., Koester, J. D., Mack, S. H., & Siegelbaum, S. A. (Eds.). (2021). *Principles of neural science* (Sixth edition). McGraw-Hill Education LLC.
- Kappeler, P. M., Clutton-Brock, T., Shultz, S., & Lukas, D. (2019). Social complexity: Patterns, processes, and evolution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(1), 5. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2613-4>
- Kappeler, P. M. (2019). A framework for studying social complexity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(1), 13. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2601-8>
- Karan, P. (2023). Understanding the Concept of Human Superiority: An Exploration of the Theory of Mind in Non-Human Species. *Advances in Anthropology*, 13(4), Article 4. <https://doi.org/10.4236/aa.2023.134019>
- Katz, P. S. (2019). The conservative bias of life scientists. *Current Biology*, 29(14), R666–R667. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.066>
- Keijzer, F. A. (2017). Evolutionary convergence and biologically embodied cognition. *Interface Focus*, 7(3), 20160123. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0123>
- Knott, C. D. (1999). Orangutan behavior and ecology. En P. Dolhinow & A. Fuentes (Eds.), *The nonhuman primates* (pp. 50–57). Mayfield Publishing Company.
- Krams, I., & Krama, T. (2002). Interspecific reciprocity explains mobbing behaviour of the breeding chaffinches, *Fringilla coelebs*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1507), 2345–2350. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2155>
- Krause, M. A., & Beran, M. J. (2020). Words matter: Reflections on language projects with chimpanzees and their implications. *American Journal of Primatology*, 82(10), e23187. <https://doi.org/10.1002/ajp.23187>
- Kurzban, R., Burton-Chellew, M., & West, S. (2014). The Evolution of Altruism in Humans. *Annual Review of Psychology*, 66. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010814-015355>
- Kverková, K., Bělíková, T., Olkowicz, S., Pavelková, Z., O’Riain, M. J., Šumbera, R., Burda, H., Bennett, N. C., & Němec, P. (2018). Sociality does not drive the evolution of large brains in eusocial African mole-rats. *Scientific Reports*, 8(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26062-8>
- LaFollette, H., & Shanks, N. (1993). Animal Models in Biomedical Research: Some Epistemological Worries. *Public Affairs Quarterly*, 7(2), 113–130.
- Lamontagne, S. J., Kuhlmeier, V. A., & Olmstead, M. C. (2020). Comparative cognition and cognitive ecology in the classroom. *Canadian Journal of Experimental Psychology / Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, 74(3), 176–182. <https://doi.org/10.1037/cep0000213>
- Leavens, D. A., Bard, K. A., & Hopkins, W. D. (2019). The mismeasure of ape social cognition. *Animal Cognition*, 22(4), 487–504. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1119-1>
- Leblanc, H., & Ramirez, S. (2020). Linking Social Cognition to Learning and Memory. *The*

- Journal of Neuroscience*, 40(46), 8782–8798.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1280-20.2020>
- Leonelli, S., & Ankeny, R. A. (2013). What makes a model organism? *Endeavour*, 37(4), 209–212. <https://doi.org/10.1016/j.endeavour.2013.06.001>
- Levallois, C. (2018). The Development of Sociobiology in Relation to Animal Behavior Studies, 1946–1975. *Journal of the History of Biology*, 51(3), 419–444.
<https://doi.org/10.1007/s10739-017-9491-x>
- Levy, A., & Currie, A. (2015). Model Organisms are Not (Theoretical) Models. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 66(2), 327–348.
<https://doi.org/10.1093/bjps/axt055>
- Lewis, E., & Barber, C. (2023). Cooperative nest defense by European Starlings (*Sturnus vulgaris*) during a predatory threat. *Journal of Field Ornithology*, 94(3), art13.
<https://doi.org/10.5751/JFO-00326-940313>
- Lickliter, R. (2004). The aims and accomplishments of comparative psychology. *Developmental Psychobiology*, 44(1), 26–30. <https://doi.org/10.1002/dev.10157>
- Lihoreau, M., Latty, T., & Chittka, L. (2012). An Exploration of the Social Brain Hypothesis in Insects. *Frontiers in Physiology*, 3. <https://doi.org/10.3389/fphys.2012.00442>
- Lim, W. M. (2024). A typology of validity: Content, face, convergent, discriminant, nomological and predictive validity. *Journal of Trade Science*, 12(3), 155–179.
<https://doi.org/10.1108/JTS-03-2024-0016>
- Lloyd, E. A. (2013). Stephen J. Gould and Adaptation: San Marco 33 Years Later. In G. A. Danieli, A. Minelli, & T. Pievani (Eds.), *Stephen J. Gould: The Scientific Legacy* (pp. 21–35). Springer Milan. https://doi.org/10.1007/978-88-470-5424-0_2
- López-Riquelme, G. O., Gómez-Gómez, Y. M., & Solís-Chagoyán, H. (2022). Cognición social: Del antropocentrismo a la cognición social comparada. *Revista ConCiencia EPG*, 7(1), 176–210. <https://doi.org/10.32654/ConCienciaEPG/Eds.especial-8>
- López Riquelme, G.O. (2021). La causación de la sobrevivencia y la reproducción: el estudio integral de los mecanismos y la función del comportamiento. En: Rodolfo Bernal-Gamboa y Javier Nieto (Eds.) *Estudios Contemporáneos en Cognición Comparada 3*. (pp. 9-116). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Louis, M., Simon-Bouhet, B., Viricel, A., Lucas, T., Gally, F., Cherel, Y., & Guinet, C. (2018). Evaluating the influence of ecology, sex and kinship on the social structure of resident coastal bottlenose dolphins. *Marine Biology*, 165(5), 80.
<https://doi.org/10.1007/s00227-018-3341-z>
- MacLean, E. L., Matthews, L. J., Hare, B. A., Nunn, C. L., Anderson, R. C., Aureli, F., Brannon, E. M., Call, J., Drea, C. M., Emery, N. J., Haun, D. B. M., Herrmann, E., Jacobs, L. F., Platt, M. L., Rosati, A. G., Sandel, A. A., Schroepfer, K. K., Seed, A. M., Tan, J., ... Wobber, V. (2012). How does cognition evolve? Phylogenetic comparative psychology. *Animal Cognition*, 15(2), 223–238. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0448-8>
- Macrì, S., & Richter, S. H. (2015). The Snark was a Boojum—Reloaded. *Frontiers in Zoology*, 12(1), S20. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-12-S1-S20>
- Magphail, E. M., & Bolhuis, J. J. (2001). The evolution of intelligence: Adaptive specializations versus general process. *Biological Reviews*, 76(3), 341–364.
<https://doi.org/10.1017/S146479310100570X>
- Mahner, M., & Bunge, M. (2001). Function and Functionalism: A Synthetic Perspective. *Philosophy of Science*, 68(1), 75–94. <https://doi.org/10.1086/392867>
- Marino, L. (2002). Convergence of Complex Cognitive Abilities in Cetaceans and Primates. *Brain, Behavior and Evolution*, 59(1–2), 21–32. <https://doi.org/10.1159/000063731>
- Mateo, J. M. (2003). Kin recognition in ground squirrels and other rodents. *Journal of Mammalogy*, 84(4), 1163–1181. <https://doi.org/10.1644/BL-011>
- Mendonça, R., Kanamori, T., Kuze, N., Hayashi, M., Bernard, H., Matsuzawa, T., & da Silva Mendonça, R. (2016). Development and behavior of wild infant-juvenile East Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus morio*) in Danum Valley. *Primates*, 58.
<https://doi.org/10.1007/s10329-016-0567-6>
- Mettke-Hofmann, C. (2014). Cognitive ecology: Ecological factors, life-styles, and cognition: Cognitive ecology. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 5(3), 345–360.
<https://doi.org/10.1002/wcs.1289>

- Mikhalevich, I., Powell, R., & Logan, C. (2017). Is behavioural flexibility evidence of cognitive complexity? How evolution can inform comparative cognition. *Interface Focus*, 7(3), 20160121. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0121>
- Miller, G. A. (2003). The cognitive revolution: A historical perspective. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(3), 141–144. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(03\)00029-9](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(03)00029-9)
- Monsó, S., & Andrews, K. (2022). *Why don't rats get the same ethical protections as primates?* Aeon.
- Mora, C., Tittensor, D. P., Adl, S., Simpson, A. G. B., & Worm, B. (2011). How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *PLoS Biology*, 9(8), e1001127. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127>
- Morgan, M. S., & Morrison, M. (1999). *Models as Mediators*. <https://www.cambridge.org/core/books/models-as-mediators/FBB3EA4AEC4F824AD6F1E6C650CAE3AE>
- Munz, T. (2005). The Bee Battles: Karl von Frisch, Adrian Wenner and the Honey Bee Dance Language Controversy. *Journal of the History of Biology*, 38(3), 535–570. <https://doi.org/10.1007/s10739-005-0552-1>
- Neha, Sodhi, R. K., Jaggi, A. S., & Singh, N. (2014). Animal models of dementia and cognitive dysfunction. *Life Sciences*, 109(2), 73–86. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2014.05.017>
- Nettle, D., Gibson, M. A., Lawson, D. W., & Sear, R. (2013). Human behavioral ecology: Current research and future prospects. *Behavioral Ecology*, 24(5), 1031–1040. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars222>
- Nishikawa, K. C. (2002). Evolutionary Convergence in Nervous Systems: Insights from Comparative Phylogenetic Studies. *Brain, Behavior and Evolution*, 59(5–6), 240–249. <https://doi.org/10.1159/000063561>
- Núñez, R., Allen, M., Gao, R., Miller Rigoli, C., Relaford-Doyle, J., & Semenuks, A. (2019). What happened to cognitive science? *Nature Human Behaviour*, 3(8), 782–791. <https://doi.org/10.1038/s41562-019-0626-2>
- Parkkinen, V.-P. (2017). Are Model Organisms Theoretical Models? *Disputatio*, 9(47), 471–498. <https://doi.org/10.1515/disp-2017-0015>
- Penn, D., Holyoak, K., & Povinelli, D. (2008). Darwin's mistake: Explaining the discontinuity between human and nonhuman minds. *The Behavioral and Brain Sciences*, 31, 109–130; discussion 130. <https://doi.org/10.1017/S0140525X08003543>
- Pfeiffer, T., Rutte, C., Killingback, T., Taborsky, M., & Bonhoeffer, S. (2005). Evolution of cooperation by generalized reciprocity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1568), 1115–1120. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2988>
- Phillips, K. A., Bales, K. L., Capitanio, J. P., Conley, A., Czoty, P. W., 't Hart, B. A., Hopkins, W. D., Hu, S.-L., Miller, L. A., Nader, M. A., Nathanielsz, P. W., Rogers, J., Shively, C. A., & Voytko, M. L. (2014). Why primate models matter. *American Journal of Primatology*, 76(9), 801–827. <https://doi.org/10.1002/ajp.22281>
- Phillips, R., & Martinez, R. (2013). *Solitary Eagle Project Report*. Campbell.
- Pietraszewski, D., & Wertz, A. E. (2022). Why Evolutionary Psychology Should Abandon Modularity. *Perspectives on Psychological Science*, 17(2), 465–490. <https://doi.org/10.1177/1745691621997113>
- Pilot, M., Dahlheim, M. E., & Hoelzel, A. R. (2010). Social cohesion among kin, gene flow without dispersal and the evolution of population genetic structure in the killer whale (*Orcinus orca*). *Journal of Evolutionary Biology*, 23(1), 20–31. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01887.x>
- Planer, R. J. (2015). On the Free-Rider Identification Problem. *Biological Theory*, 10(2), 134–144. <https://doi.org/10.1007/s13752-015-0206-2>
- Platt, M. L., & Ghazanfar, A. A. (2010). *Primate neuroethology*. Oxford university press.
- Polger, T. W. (2012). Functionalism as a philosophical theory of the cognitive sciences. *WIREs Cognitive Science*, 3(3), 337–348. <https://doi.org/10.1002/wcs.1170>
- Pope, S. J. (2017). Does Evolution Have a Purpose? The Theological Significance of William Stoeger's Account of "Nested Directionality." *Theological Studies*, 78(2), 462–482. <https://doi.org/10.1177/0040563917698956>
- Powell, R., Mikhalevich, I., Logan, C., & Clayton, N. S. (2017). Convergent minds: The evolution of cognitive complexity in nature. *Interface Focus*, 7(3), 20170029.

- <https://doi.org/10.1098/rsfs.2017.0029>
- Prat, Y. (2019). Animals Have No Language, and Humans Are Animals Too. *Perspectives on Psychological Science*, 14(5), 885–893. <https://doi.org/10.1177/1745691619858402>
- Queller, D. C., & Strassmann, J. E. (2003). Eusociality. *Current Biology*, 13(22), R861–R863. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2003.10.043>
- Ramsden, E., & Adams, J. (2009). *Escaping the Laboratory: The Rodent Experiments of John B. Calhoun & Their Cultural Influence*.
- Rasnitsyn, A. P. (1996). Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature. *Bijdragen Tot de Dierkunde*, 66(1), 3–41. <https://doi.org/10.1163/26660644-06601001>
- Read, D. (2020). From Pan to Homo sapiens: Evolution from individual based to group based forms of social cognition. *Mind & Society*, 19(1), 121–161. <https://doi.org/10.1007/s11299-020-00230-8>
- Real, L. A. (1993). Toward a cognitive ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(11), 413–417. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90044-P](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90044-P)
- Reeve, H. K. (1989). The Evolution of Conspecific Acceptance Thresholds. *The American Naturalist*, 133(3), 407–435. <https://doi.org/10.1086/284926>
- Renner, M., & Kelly, A. (2006). Behavioral Decisions for Managing Social Distance and Aggression in Captive Polar Bears (*Ursus maritimus*). *Journal of Applied Animal Welfare Science : JAAWS*, 9, 233–239. https://doi.org/10.1207/s15327604jaws0903_5
- Robbins, P. (2017). Modularity of mind. En E. N. Zalta (Ed.), *Stanford Encyclopedia of Philosophy*. Recuperado de <https://plato.stanford.edu/archives/win2017/entries/modularity-mind/>
- Rodeheffer, C. D., Daugherty, J. R., & Brase, G. L. (2011). Resistance to evolutionary psychology as a continuation of conflicts over scientific integration. *Futures*, 43(8), 777–786. <https://doi.org/10.1016/j.futures.2011.05.021>
- Rogers, C. A., Brunnick, B. J., Herzing, D. L., & Baldwin, J. D. (2004). The social structure of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the Bahamas. *Marine Mammal Science*, 20(4), 688–708. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2004.tb01188.x>
- Rosslenbroich, B. (2006). The Notion of Progress in Evolutionary Biology – The Unresolved Problem and an Empirical Suggestion. *Biology & Philosophy*, 21(1), 41–70. <https://doi.org/10.1007/s10539-005-0957-4>
- Roth, G., & Dicke, U. (2005). Evolution of the brain and intelligence. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(5), 250–257. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.03.005>
- Rumbaugh, D. M., Von Glasersfeld, E., Warner, H., Pisani, P., & Gill, T. V. (1974). Lana (chimpanzee) learning language: A progress report. *Brain and Language*, 1(2), 205–212. [https://doi.org/10.1016/0093-934X\(74\)90035-2](https://doi.org/10.1016/0093-934X(74)90035-2)
- Sambrook, T., & Whiten, A. (1997). On the Nature of Complexity in Cognitive and Behavioural Science. *Theory & Psychology*, 7(2), 191–213. <https://doi.org/10.1177/0959354397072004>
- Sampaio, E., Schnell, A. K., & Amodio, P. (2025). Cognition in multi-species sociality. *Current Biology*, 35(4), R132–R136. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.01.012>
- Sampaio, E., Seco, M. C., Rosa, R., & Gingins, S. (2021). Octopuses punch fishes during collaborative interspecific hunting events. *Ecology*, 102(3), e03266. <https://doi.org/10.1002/ecy.3266>
- Schaller, M., Park, J. H., & Kenrick, D. T. (2012). Human evolution and social cognition. In L. Barrett & R. Dunbar (Eds.), *Oxford Handbook of Evolutionary Psychology* (1st ed., pp. 491–504). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780198568308.013.0033>
- Scotto, C. (2024). The Anthropocentric Bias in Animal Cognition. *ArtefaCToS. Revista de Estudios Sobre La Ciencia y La Tecnología*, 13(1), 85–116. <https://doi.org/10.14201/art2024.31800>
- Serrano, J. I., del Castillo, M. D., & Carretero, M. (2014). Cognitive? Science? *Foundations of Science*, 19(2), 115–131. <https://doi.org/10.1007/s10699-013-9323-1>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2012). The Evolutionary Origins of Friendship. *Annual Review of Psychology*, 63(1), 153–177. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-120710-100337>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2015). Social cognition. *Animal Behaviour*, 103, 191–202.

- <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.030>
- Shanahan, T. (2011). Phylogenetic Inertia and Darwin's Higher Law. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 42, 60–68.
<https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2010.11.013>
- Shanks, N., Greek, R., & Greek, J. (2009). Are animal models predictive for humans? *Philosophy, Ethics, and Humanities in Medicine*, 4(1), 2.
<https://doi.org/10.1186/1747-5341-4-2>
- Shear, W., & Werth, A. (2014). The Evolutionary Truth About Living Fossils. *American Scientist*, 102(6), 434. <https://doi.org/10.1511/2014.111.434>
- Shettleworth, S. J. (1993). Where is the comparison in comparative cognition? *Psychological Science*, 4(3).
- Shettleworth, S. J. (2009). The evolution of comparative cognition: Is the snark still a boojum? *Behavioural Processes*, 80(3), 210–217.
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.09.001>
- Shettleworth, S. J. (2012). Darwin, Tinbergen, and the Evolution of Comparative Cognition. In T. K. Shackelford & J. Vonk (Eds.), *The Oxford Handbook of Comparative Evolutionary Psychology* (p. 0). Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199738182.013.0028>
- Siebert, R. J., & Ward, T. (2002). Evolutionary Psychology: Origins and Criticisms. *Australian Psychologist*, 37(1), 20–29. <https://doi.org/10.1080/00050060210001706636>
- Steinmetz, P. N., & Tillery, S. I. H. (1994). Animal Models: Some Empirical Worries. *Public Affairs Quarterly*, 8(3), 287–298.
- Sterelny, K. (2017). Humans as model organisms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1869), 20172115. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2115>
- Strausfeld, N. J. (2010). Brain Homology: Dohrn of a New Era? *Brain, Behavior and Evolution*, 76(3–4), 165–167. <https://doi.org/10.1159/000322150>
- Striedter, G. F. (2019). Variation across Species and Levels: Implications for Model Species Research. *Brain, Behavior and Evolution*, 93(2–3), 57–69.
<https://doi.org/10.1159/000499664>
- Swanson, E. M., Holekamp, K. E., Lundrigan, B. L., Arsznov, B. M., & Sakai, S. T. (2012). Multiple Determinants of Whole and Regional Brain Volume among Terrestrial Carnivores. *PLoS ONE*, 7(6), e38447. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038447>
- Tayebati, S. K. (2006). Animal models of cognitive dysfunction. *Mechanisms of Ageing and Development*, 127(2), 100–108. <https://doi.org/10.1016/j.mad.2005.09.026>
- Tecwyn, E. C. (2021). Doing reliable research in comparative psychology: Challenges and proposals for improvement. *Journal of Comparative Psychology*, 135(3), 291–301.
<https://doi.org/10.1037/com0000291>
- Thompson, E. (2008). Mind in life: Biology, phenomenology, and the sciences of mind. *Choice Reviews Online*, 45(05), 45-2543-45-2543.
<https://doi.org/10.5860/CHOICE.45-2543>
- Thornton, A., & Raihani, N. J. (2010). Identifying teaching in wild animals. *Learning & Behavior*, 38(3), 297–309. <https://doi.org/10.3758/LB.38.3.297>
- Tibbetts, E. A., & Dale, J. (2007). Individual recognition: It is good to be different. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(10), 529–537. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.001>
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für tierpsychologie*, 20(4), 410–433.
- Tomasello, M. (2007). If They're So Good at Grammar, Then Why Don't They Talk? Hints From Apes' and Humans' Use of Gestures. *Language Learning and Development*, 3(2), 133–156. <https://doi.org/10.1080/15475440701225451>
- Tomasello, M. (2014). The ultra-social animal. *European Journal of Social Psychology*, 44(3), 187–194. <https://doi.org/10.1002/ejsp.2015>
- Tooby, J., & Cosmides, L. (2015). Conceptual Foundations of Evolutionary Psychology. In D. M. Buss (Ed.), *The Handbook of Evolutionary Psychology* (pp. 5–67). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9780470939376.ch1>
- Tsai, Y. J., & Mann, J. (2013). Dispersal, philopatry, and the role of fission-fusion dynamics in bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 29(2), 261–279.
<https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2011.00559.x>

- Van Horik, J., & Emery, N. J. (2011). Evolution of cognition. *WIREs Cognitive Science*, 2(6), 621–633. <https://doi.org/10.1002/wcs.144>
- Van Lawick-Goodall, J. (1968). The Behaviour of Free-living Chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs*, 1, 161-1N12. [https://doi.org/10.1016/S0066-1856\(68\)80003-2](https://doi.org/10.1016/S0066-1856(68)80003-2)
- Varela, S. A. M., Teles, M. C., & Oliveira, R. F. (2020). The correlated evolution of social competence and social cognition. *Functional Ecology*, 34(2), 332–343. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13416>
- Varella, M. A. C. (2018). The Biology and Evolution of the Three Psychological Tendencies to Anthropomorphize Biology and Evolution. *Frontiers in Psychology*, 9, 1839. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01839>
- Vidya, T. N. C., & Sukumar, R. (2005). Social and reproductive behaviour in elephants. *Current Science*, 89.
- Vonk, J., & Beran, M. J. (2012). Bears “Count” Too: Quantity Estimation and Comparison in Black Bears (*Ursus Americanus*). *Animal Behaviour*, 84(1), 231–238. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.05.001>
- Vonk, J., Jett, S. E., & Mosteller, K. W. (2012). Concept formation in American black bears, *Ursus americanus*. *Animal Behaviour*, 84(4), 953–964. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.07.020>
- Waldman, B., & Adler, K. (1979). Toad tadpoles associate preferentially with siblings. *Nature*, 282(5739), 611–613. <https://doi.org/10.1038/282611a0>
- Wall, R. J., & Shani, M. (2008). Are animal models as good as we think? *Theriogenology*, 69(1), 2–9. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2007.09.030>
- Wallace, A. R. (1858). On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London*, 3(9), 53–62.
- Ward, A., & Webster, M. (2016). *Sociality: The Behaviour of Group-Living Animals*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-28585-6>
- Warneken, F., & Tomasello, M. (2009). The roots of human altruism. *British Journal of Psychology*, 100(3), 455–471. <https://doi.org/10.1348/000712608X379061>
- Watson, A., Moss, R., Parr, R., Mountford, M. D., & Rothery, P. (1994). Kin Landownership, Differential Aggression between Kin and Non-Kin, and Population Fluctuations in Red Grouse. *Journal of Animal Ecology*, 63(1), 39–50. <https://doi.org/10.2307/5581>
- Webster, M. M. (2023). Social learning in non-grouping animals. *Biological Reviews*, 98(4), 1329–1344. <https://doi.org/10.1111/brv.12954>
- Whiten, A., & van Schaik, C. P. (2007). The evolution of animal ‘cultures’ and social intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 603–620. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1998>
- Wildman, D. E., Uddin, M., Liu, G., Grossman, L. I., & Goodman, M. (2003). Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: Enlarging genus *Homo*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(12), 7181–7188. <https://doi.org/10.1073/pnas.1232172100>
- Wilson, D. S., & Wilson, E. O. (2007). Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, 82(4), 327–348. <https://doi.org/10.1086/522809>
- Wilson, E. O., & Hölldobler, B. (2005). Eusociality: Origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(38), 13367–13371. <https://doi.org/10.1073/pnas.0505858102>
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press.
- Winnicker, C., & Pritchett-Corning, K. R. (2021). Behavioral Biology of Hamsters. In *Behavioral Biology of Laboratory Animals*. CRC Press.
- Wöhr, M., & Krach, S. (Eds.). (2017). *Social Behavior from Rodents to Humans* (Vol. 30). Springer International Publishing. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-319-47429-8>
- Wynne, C. D. L., & Udell, M. A. R. (2023). *Animal cognition: Evolution, behavior and cognition* (Third edition). Bloomsbury Academic.
- Wynne, C. D. L. (2006). What are Animals? Why Anthropomorphism is Still Not a Scientific Approach to Behavior. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 2. <https://doi.org/10.3819/ccbr.2008.20008>

- Yaeger, L. S. (2009). How evolution guides complexity. *HFSP Journal*, 3(5), 328–339. <https://doi.org/10.2976/1.3233712>
- Ydenberg, R. C., & Krebs, J. R. (1987). The Tradeoff Between Territorial Defense and Foraging in the Great Tit (*Parus major*). *American Zoologist*, 27(2), 337–346. <https://doi.org/10.1093/icb/27.2.337>
- Yoerg, S. I., & Kamil, A. (1991). Integrating Cognitive Ethology with Cognitive Psychology. *Papers in Behavior and Biological Sciences*, 273–289.
- Zentall, T. R. (2018). The Value of Research in Comparative Cognition. *International Journal of Comparative Psychology*, 31. <https://doi.org/10.46867/ijcp.2018.31.01.05>
- Zuk, M., & Travisano, M. (2018). Models on the Runway: How Do We Make Replicas of the World? *The American Naturalist*, 192(1), 1–9. <https://doi.org/10.1086/697508>



Rey de ratas: rey de los modelos animales en la psicología comparada
(Ilustración de Yvette M. Gómez-Gómez)



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS COGNITIVAS

Cuernavaca, Morelos a 28 de noviembre de 2025

Psic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Posgrado y Vinculación
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis: **Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Revisión crítica y propuesta para un modelo fundamentado en la perspectiva ecológica** que presenta la egresada:

Yvette Magaly Gómez Gómez

para obtener el grado de Doctora en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Baso mi decisión en lo siguiente:

La tesis presenta una perspectiva teórica integrada y sintética de los fenómenos cognitivos, principalmente los de origen social, ubicándolos en el contexto ecológico y evolutivo, fusionando, por un lado, los procesos cognitivos, y por el otro, la evolución del comportamiento social como un proceso de “solución” de problemas ecológicos que enfrentamos animales humanos y no humanos. En primer lugar, la tesis hace una crítica al antropocentrismo y antropomorfismo de la visión clásica de los procesos cognitivos que ha predominado. En esta crítica se revisan los conceptos y perspectivas clásicas de las ciencias cognitivas en torno a lo que conocemos como cognición social, criticando las principales debilidades de la visión lineal de la evolución cognitiva y de la evolución de los procesos de cognición social. Posteriormente, se hace una crítica del empleo de modelos animales como sustitutos o representantes de todos los procesos cognitivos de la vida social, en particular, el empleo de la rata como modelo social del humano, mostrando sus debilidades, pero al mismo tiempo, sus fortalezas. A continuación, se revisan y evalúan las propuestas realizadas sobre cómo abordar los fenómenos cognitivos y conductuales empleando como modelo al taxón de los roedores en el que se establecen las relaciones entre presiones de selección y las “soluciones” cognitivas relacionadas con las diferentes formas de vida social representadas por diferentes grupos de roedores con diferentes tipos de vida social. Finalmente, esta perspectiva se sintetiza en una visión global sobre cómo debemos entender la evolución social y sus respectivos procesos cognitivos desde un contexto ecológico y evolutivo. La tesis es una



Av. Universidad 1001 Col. Chamilpa, Cuernavaca Morelos, México, 62209, Edificio 41,
Tel. 777 329 70 00, Ext. 3753 enlace.cincco@uaem.mx

UAEM
RECTORÍA
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS COGNITIVAS



CINCCO

excelente síntesis teórica que constituye un paso hacia la integración de las perspectivas ecológicas y evolutivas del comportamiento social y de los fenómenos cognitivos, perspectivas que se han mantenido tradicionalmente, pero equivocadamente, aisladas.

Sin más por el momento, quedo de usted

Atentamente

(e.firma UAEM)

Dr. Germán Octavio López Riquelme
PITC Titular A
CINCCO, UAEM



Av. Universidad 1001 Col. Chamilpa, Cuernavaca Morelos, México, 62209, Edificio 41,
Tel. 777 329 70 00, Ext. 3753 enlace.cincco@uaem.mx

UAEM
RECTORÍA
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

Sello electrónico

GERMAN OCTAVIO LOPEZ RIQUELME | Fecha:2025-12-01 00:27:30 | FIRMANTE

QCLATTZzbqRpn8T1AoMOYN6JSn0XX5fMdfF1EKPgsodDM9Vmeo9/bhqDIFHUdxQfwtNluDk5KxDOypdORElon12LsPrgOfNmIMiWxuuSzGCak1ZTzJWQgh2JjmflzmSFTd
SKIPeLwpx3wbdYmB26vGrS5Ue60aGlfFUBmFFt0jGVMGPsKTSfzJdCxLi4KlZDMRi3v3YETgJWhvxpDd5GIW00CgJ1EuGEQgNct6B4L0FAhsyqXKg40GPPi8s1hRS2JfFTdM
R8Tsqp8IKZZHIBHO3ATH51gadDgllKyYVEvXWwNcG3nyA4Yn17hanbXw0poEaU5z+sUYduhBFzQ==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[gqwrpnLiU](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/258ZmiZCaaEmOKzK2G8q9FefK1DDKTva>



UAEM
RECTORÍA
2023-2029



Universidad Veracruzana

INSTITUTO DE NEUROETOLOGÍA

Xalapa, Ver., a 3 de diciembre 2025

Psic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Posgrado y Vinculación
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
P r e s e n t e.

DR. Luis Castelazo s/n

KM 3.5
Carretera federal
Xal. Ver. Col.
Industrial Animas
C.P 91190
Xalapa, Ver.
México

A. postal

566 Tel. 01 228

841-89-19

Fax. 841-89-20

Cuauhtemoc
No. 41 Catemaco,
Ver. México
C.P.95870

Tel. 01 294 943-

10-70

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis: **Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Revisión crítica y propuesta para un modelo fundamentado en la perspectiva ecológica**, que presenta la egresada:

Yvette Magaly Gómez Gómez

Para obtener el grado de Doctora en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Baso mi decisión en lo siguiente: Esta aprobación está basada en el reconocimiento a la alumna que durante el primer año ajustó su proyecto, y fue a partir del segundo año que ella mostró los avances obtenidos durante cada semestre, demostrando la calidad de sus resultados en sus exámenes tutoriales. Por otro lado, la M. en C. Yvette Gómez Gómez, ha concluido su documento de tesis, con algunas observaciones que tendría que realizar al mismo, en el cual adjunta como resultado de su proyecto la coautoría de un artículo científico publicado, y presenta el borrador de otro como coautor, y uno más de primer autor.

Sin embargo, desconozco los lineamientos del posgrado del Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas, y no se si aprueben que pueda presentar su examen de grado, aún sin tener la publicación o por lo menos la carta de aceptación de la revista a la cual envíe su artículo, como primer autor.

Sin más por el momento, le envío un cordial saludo y quedo de usted.

A T E N T A M E N T E

Dra. María de Jesús Rovirosa Hernández



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

Sello electrónico

MARÍA DE JESÚS ROVIROSA HERNÁNDEZ | Fecha:2025-12-12 13:38:54 | FIRMANTE

TPKDRHUvrgJkrSCfdwdDoF34FxiDyu2oQ6HaUL4SRhgv+10vdfb663LAEixHEr+abPdy+9ALbcJlbZsNfuQpQ+ZQJCWfh/hzYL3HrzbyZklyNmkmPNJi2T+HWi+7CYBybEJv+Rk70VHv4qHkk2vh96qSY5y0Evs65G45sWBgL2Rwqx0QkKQ04mYwzmHWZyMz5/NTTLljoj6cKK8iOsPQ8BLSV7JG6WHKQik9Iq/Htri90DXDdzuLBWlWJ2OzLYq/y3WoiQGviiiPVBOPNL+Sdd1ZsORp2ylEkizRNCTIaY6VR206Oq/QWfx5mG5uag27oFXpP7oTiXVys7aZLg==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[JSE7o045V](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/DVHMnaMRrQypqcFe5Bhv9UfFinhhUeQs>



UAEM
RECTORÍA
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

Cuernavaca, Morelos, 08 de diciembre de 2025

Psic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Posgrado y Vinculación
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis: **Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Revisión crítica y propuesta para un modelo fundamentado en la perspectiva ecológica** que presenta la _egresada:

Yvette Magaly Gómez Gómez

para obtener el grado de Doctora en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Baso mi decisión en lo siguiente: Esta tesis con planteamientos amplios y ambiciosos, logra sus objetivos en cada capítulo. Es una tesis con excelente redacción, y muy completo uso de la literatura. El planteamiento, es novedoso en usar una aproximación ecológica-evolutiva aplicable al estudio de la cognición y sociabilidad. La alumna logra una buena integración de la tesis global con cada capítulo.

Sin más por el momento, quedo de usted,

Atentamente

(e.firma UAEM)

Dra. María Marcela Osorio Beristain



Av. Universidad 1001 Col. Chamilpa, Cuernavaca Morelos, México, 62209, CIByC,
Tel. (777) 329 7000, Ext. 7019

UAEM
RECTORÍA
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

Sello electrónico

MARIA MARCELA OSORIO BERISTAIN | Fecha:2025-12-09 12:53:56 | FIRMANTE

Q8ARcOghTDJLBP0FN9k7NDaSte3Mgd5qX85/d1Q3QOkom5/FpqbTn5P/wTiajoAIR+QZAqM1VC1piKX6dlnCtcH+e+bzwLUWaqfydwTny4EFWKzgWkcsYgT89S6tGkfiZri/4+wCqZnZl+Vgw+cMnCGw4BIPd84fTUf93zlM6fRb9fgcn4AndX7g7qO0pLAGkK37F17/Lw3Frk66PJxGVVD+DanJ5p4DDL45TpKv4B8CIVJ7bG/nJkbsgrq6S3Wki4KmlLo95iDerYhr6qMNLpUx5riOQg3bYkzh7KeMTgWAwwO4UyyaiAoH1jX9nO3JHlwsCTMkh3Ge2uVvxkyg==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[MtR0mNh2e](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/fYYDRw1xzJzshepfpYSVsn9o5h3E7jyJ>



UAEM
RECTORÍA
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



CENTRO DE
INVESTIGACIONES
BIOLÓGICAS
UAEM

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
LABORATORIO DE ACUICULTURA E HIDROBIOLOGÍA

Cuernavaca, Mor., a 3 de diciembre de 2025.

Psic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Posgrado y Vinculación
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis: **Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Revisión crítica y propuesta para un modelo fundamentado en la perspectiva ecológica** que presenta la_egresada:

Yvette Magaly Gómez Gómez

para obtener el grado de Doctora en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Baso mi decisión en lo siguiente:

El texto de la tesis ofrece una reflexión sólida y bien articulada sobre las limitaciones del antropocentrismo en el estudio de la cognición social y propone, con rigor argumentativo, la perspectiva ecológica como alternativa conceptual y metodológica. Su principal aportación radica en desplazar el análisis desde una comparación centrada en el ser humano hacia una comprensión funcional de las habilidades cognitivas de cada especie. El trabajo reconoce la necesidad de diversificar los modelos animales y de integrar herramientas analíticas que permitan explorar la coevolución entre conducta, cognición y neurobiología. La tesis constituye un avance conceptual pertinente, que propone soluciones sociocognitivas en animales.

Sin más por el momento, quedo de usted

A t e n t a m e n t e

(e.firma UAEM)

Dra. Elisah Arce Uribe



Río Pánuco 41, Col. Vista Hermosa, Cuernavaca, Morelos, México. CP: 62290
Tel. (777) 3 16 23 54, elsah.arce@uaem.mx

UAEM
RECTORÍA
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

Sello electrónico

ELSAH ARCE URIBE | Fecha:2025-12-03 10:48:11 | FIRMANTE

e9kqPm2x5CPx78mF3JlB/SNYwfx3Vgs1D3y7mt9181gHh2ojsSIAetKCH9N6vQNUntTnEzjOF8HFtzJSXaCzkcUq+zgZ4g/rBQhORFR3IM7eVq34QWLRveCtq0scUQ/wVqa5pc
qrmnagnOPUjjesaK46WcvTceyvSh0zZVf7ervGTx5n35RKUz7jq55llgppuTvrfaNuBUBr9jP8ITSdDjok23TALrA3+qtEzjwuTMLkMM+Sa18EbmqaZNosU27oioiddCqhWFRdX18+x
CdMqi+qEpMr3DtVJUuKXm8MQoC3LzlxDjxau0jr6Lj8paLsYDKWA7ztYfy78uaA==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[MO5Wjh6Jk](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/F0K3nvJlmXqDYIO547XOW8UfkCNS44y>



UAEM
RECTORÍA
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS COGNITIVAS

Laboratorio de Neurobiología Cognitiva

Cuernavaca, Morelos, 8 de diciembre de 2025

Psic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Posgrado y Vinculación
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente, comunico a usted que he leído la tesis intitulada: "Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Revisión crítica y propuesta para un modelo fundamentado en la perspectiva ecológica", que presenta el egresado:

Yvette Magaly Gómez Gómez

para obtener el grado de Maestro en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Baso mi decisión en lo siguiente:

El manuscrito de tesis elaborado por la Mtra. Yvette Gómez, analiza con profundidad diversos artículos de distintas disciplinas del conocimiento que abordan problemas inherentes al uso de distintos modelos para abordar el problema complejo de la cognición social. El análisis de los manuscritos me parece adecuado respecto de su problema de investigación y su conclusión se sustenta con los argumentos que ella incluye en su manuscrito. Considero que la tesis tiene la calidad esperada de una alumna de doctorado y por lo tanto apruebo que la Mtra Gómez reciba el grado de Doctora en Ciencias Cognitivas.

Sin más por el momento, quedo de usted

Atentamente

(FIRMA ELECTRÓNICA UAEM)

DR. HÉCTOR SOLIS CHAGOYÁN

Profesor Investigador de Tiempo Completo



Av. Universidad 1001 Col. Chamilpa, Cuernavaca Morelos, México, 62209, Edificio 41,
Tel. 777 329 70 00, Ext. 2240, 3753, 3762 / hector.solis@uaem.mx

UAEM
RECTORÍA
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

Sello electrónico

HÉCTOR SOLÍS CHAGOYAN | Fecha:2025-12-08 14:30:36 | FIRMANTE

XAVrifY05r3hhP/iiUy7N1f/QWLY+911R8JbKu/3KS5+jf42bbj5AyC4D93r64xYa2A03BpalXXcj0SayRpYFyBFG308mUIKpBau6mhs1d2DrimSfmZruyl8vTbVhU+XSCx3SdoukfEJ
EKpZyU4Cw0rimFhyLQboRYm5nm6HBSXLWYyWjRkH8C2lu8LT5cgtMuPSscVAxtu9ZQvNjBmz9sNXUgreFuQ2FUtIFuApVLepOHfjlrub2bVFVA7kwMZnaMxlgpLE9TD1Svtm
qTlTqzve++J0j1Divju5n/HT12ncwkNSKiQgLiRaT3gaPQ8SOrrUKBFiz78V6KponA==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[gtNoJDHK8](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/EV0n0PShJDuoqtdG9IfTl8vuU5FRMOn>



UAEM
RECTORÍA
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS COGNITIVAS



Cuernavaca, Morelos, 1 de diciembre de 2025

Psic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Posgrado y Vinculación
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis: **Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Revisión crítica y propuesta para un modelo fundamentado en la perspectiva ecológica** que presenta la egresada:

Yvette Magaly Gómez Gómez

para obtener el grado de Doctora en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Bajo mi decisión en lo siguiente:

Es una tesis bastante bien estructurada y fundamentada. Además, tiene como producción tres artículos científicos, uno de ellos ya publicado.

Sin más por el momento, quedo de usted

Atentamente

(e.firma UAEM)

DRA. DIANA VERÓNICA CASTILLO PADILLA



UAEM
RECTORÍA
2023 - 2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

Sello electrónico

DIANA VERONICA CASTILLO PADILLA | Fecha:2025-12-01 00:12:26 | FIRMANTE

rvQcle0G/hCx15J50VfHH9O19AipSmYM12XqrYWDJqeUleUEupa1SGkzgtv4xUJT8dDHDV8sIOdjGWvqYUa79eqaKHQ/eZVRl8yea0hL6oYvuT+Qqn38gz/WwFcsf1stoCgxcTtH4Q+P/PzB4eZl0V4m1JWmmZX5pXBNBokyz6elJNEbJM3NsKE62GITnGWN5CZeWl1qdkBCjSF8nNYUqpOHSbtpcJJF2MmiKK1raFu0r/QTmKeXmub701UDuMK7v7XO0zXKJS E7WfXCco3X64wT2hZRou3ZiBll1jeWOyKTSZDI0lpZ4kAvx+AzMHZTrBKsNKvx2ydLCCrgWA==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[rzxa4q7cS](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/2RaRGy2ud5Evus9GSgrwG07HyxcxlUQ>



UAEM
RECTORÍA
2023-2029



10 de diciembre de 2025

Psic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Posgrado y Vinculación
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis: **Coevolución entre sociabilidad y cognición social: Revisión crítica y propuesta para un modelo fundamentado en la perspectiva ecológica** que presenta la egresada:

Yvette Magaly Gómez Gómez

para obtener el grado de Doctora en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Bajo mi decisión en lo siguiente:

La egresada presenta un documento que cumple con el decoro de un manuscrito doctoral. La redacción es clara y amena sin perder el tono académico. La tesis aborda de manera crítica el estudio de la cognición social, particularmente se enfatiza el uso de un marco teórico basado en la ecología y la evolución. En el documento se discute el sesgo que el antropocentrismo ha tenido en el estudio de los procesos cognitivos en otras especies, así como en el uso y selección de ciertos animales como modelos de estudio. Dentro del escrito se desarrolla una propuesta integradora que redefine la cognición social como un conjunto de adaptaciones funcionales específicas, organizadas en módulos cognitivos que responden a problemas adaptativos concretos. Adicionalmente, se incluye un análisis comparativo de cinco especies de roedores con estilos de vida social contrastantes para validar el marco teórico desde la perspectiva ecológica. Tomando en cuenta dichos análisis, se propone que la perspectiva ecológica permite una comprensión más amplia de la diversidad sociocognitiva en el reino animal.

En conclusión, la presente tesis tiene una gran relevancia y valía a nivel teórico para las ciencias cognitivas y del comportamiento, particularmente contribuye a un cambio de paradigma en las ciencias cognitivas al proponer una perspectiva más inclusiva, naturalista y representativa de la diversidad biológica.

Av. Universidad 3004, Col. Copilco – Universidad, C.P. 04510, Del. Coyoacán, México, D.F.



Sin más por el momento, quedo de usted



Atentamente

Dr. Luis Rodolfo Bernal Gamboa

Av. Universidad 3004, Col. Copilco – Universidad, C.P. 04510, Del. Coyoacán, México, D.F.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

Sello electrónico

LUIS RODOLFO BERNAL GAMBOA | Fecha:2025-12-10 19:55:42 | FIRMANTE

JCLgijKyjs5bMnOQcHSpF13fByIRIHfFk627mfG5nzx773NtuMCFdCfX9RtBtGWjFzonggD4iIT6/wXLAIrKkXcjsuPuFYpVCKRXX/uVEC+ze0sAlbxuzSf+3ND9208mN33CyVb2L/WkwiWeapV19Ai5/e8WcQHjvqWf95tVbWHeFOIBOYNJJgt7QJlau0IMXJzHulWGH6kgmUe7AcMhPmSXdQU93p2Q8sN608z0nEnS+6IA6UF2sPT2flhYKPAx2S53pAsaq7zQxlfCgM//J17Gniwn/ua9evR2uHul4M3t9wjEe90JZZXacWTdI9Jy3Wx/W+8RICITgQUtFw==



Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:

[h7ck04DoN](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/0VrXF1o5kHqoS3PhxSZRTI36wruMuOmi>



UAEM
RECTORÍA
2023-2029