

UNIVERSIDAD DE OVIEDO



GRADO EN PSICOLOGÍA  
CURSO 2021-2022

**CULTURAS ANIMALES Y EVOLUCIÓN: AVANCES Y POLÉMICAS DEL  
PANORAMA ACTUAL**  
ANIMAL CULTURE AND EVOLUTION: A REVIEW OF PROGRESS AND  
CONTROVERSIES OF THE ACTUAL OUTLOOK

(Revisión sistemática)  
BELÉN GARCÍA RODRÍGUEZ  
Oviedo, julio 2022

## Resumen

La última década ha sido un periodo efervescente de investigaciones, hallazgos y polémicas en el campo del aprendizaje social de comportamientos en poblaciones de la misma especie. La presente revisión bibliográfica pretende abordar el panorama actual coordinando su vertiente empírica y teórica, y las implicaciones de este panorama para la teoría de la evolución. Para cumplir con este cometido se revisaron un total de 11 artículos empíricos y teóricos, desde 2010 hasta 2020, que fueron clasificados en tablas correspondientes a su contenido (teórico o empírico). Asimismo, se creó una tabla-resumen de los procesos de aprendizaje social, investigados en el reino animal a lo largo de estos años, propuestos como sustento de la variación comportamental de poblaciones de la misma especie, así como de la transmisión cultural.

Se concluye que un único sistema de herencia genético es insuficiente para explicar la diversidad comportamental que se da en la naturaleza; que en el reino animal se dan variados procesos de aprendizaje social, distribuidos en un continuo de complejidad, y que la cultura es un fenómeno dinámico que tiene un papel activo en la evolución.

Palabras clave: Herencia, coevolución, aprendizaje social, cultura animal.

## **Abstract**

Regarding social learning of species population groups' new behaviours, last decade has been a sparkling period of investigations, discoveries and controversies. This bibliographic review aims to discuss the current situation by coordinating both the empirical and the theoretical contributions, as well as by examining its implications in the Theory of Evolution. To do this, 11 empirical and theoretical articles, dated between 2010 and 2020, have been reviewed and organized depending on their aforementioned empirical or theoretical contents. Also a summary of social learning processes investigated all along the animal kingdom during this time was created. These processes were put forward as the foundations for particular behavioural changes in populations, as well as for cultural transmission phenomena.

The final consensus in current research is that (1) a sole hereditary genetic system is not enough to explain nature's diversity; (2) in the animal kingdom there are many different social learning procedures that are distributed in a complex manner, and (3) culture is a dynamic phenomenon with an active role in evolution.

**Keywords:** Inheritance, coevolution, social learning, animal culture.

## Introducción

Los problemas relacionados con la definición de cultura, junto con la escasez de investigación en condiciones naturales suponen la principal fuente de controversia en el campo de estudio de las culturas animales (Lycett, 2010; Nakamura y Nishida, 2013; Robbins, 2016). Esto se debe a que al formular, inevitablemente, una determinada definición de la cultura, los investigadores establecen un enfoque, que afecta al modo de abordar el objeto y los métodos de estudio y, por tanto, influye en los resultados (Dean et al. 2014).

A finales del S XX, Tomasello (1999), bajo un prisma antropomórfico, definía la cultura como un producto histórico construido a lo largo de generaciones y proponía que para que un rasgo comportamental sea cultural, debe acumular modificaciones en el tiempo, que resulten en una ganancia en eficiencia (criterio cualitativo de la cultura). Este criterio, es lo que Tomasello llamará “efecto ratchet”, definido como la acumulación de rasgos comportamentales y de sus modificaciones a lo largo de generaciones, resultando esta acumulación en una ganancia en complejidad y eficiencia. Entendía, además, que la cultura es un fenómeno esencialmente acumulativo, cuya transmisión se reduce a la copia exacta de comportamientos (imitación). De esta manera, “la cultura humana” queda diferenciada de lo que se podría llamar “tradiciones animales” por los procesos de transmisión social implicados (imitación para la cultura, otros procesos para las tradiciones), por su carácter acumulativo, y por la percepción histórica de los individuos (entendida como la conciencia de la acumulación de conocimiento a lo largo de generaciones).

Esta diferencia radical entre cultura humana y tradición animal no se sostuvo por mucho tiempo, y con el avance de la investigación en procesos de transmisión social, se concluye en nuestros días que procesos alternativos a la imitación estricta, tales como la emulación, la mejora local o estimular y la recreación de movimiento de objetos, son suficientes para sostener la cultura (Dean et al. 2014). Asimismo, años antes de estos hallazgos, Tomasello (2009) reconocía la capacidad de emulación en el reino animal, definida como el aprendizaje de las consecuencias ambientales que tienen las acciones de un modelo. De esta manera, las iniciales y claras diferencias entre tradiciones

animales y culturas humanas, así como sus asignaciones a procesos concretos, se vuelven menos nítidas y se dibuja un panorama que considera más bien una continuidad entre ambos extremos, y que contempla distintos procesos de transmisión cultural.

Podría pensarse que las diferencias entre culturas humanas y tradiciones animales se mantienen por una capacidad acumulativa. Sin embargo, algunos autores demuestran que este criterio es insuficiente como para levantar un muro tan grande, recogiendo evidencia de la capacidad acumulativa en algunos mamíferos y aves. Por ejemplo, la acumulación de conocimiento de las rutas migratorias en el borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) y el alce (*Alces alces*) (Jesmer, 2018), o la acumulación de cambios en el diseño de herramientas de cuervos de Nueva Caledonia (Hunt y Russell, 2003).

Las dificultades que encaran los criterios cualitativos de cultura se superan con el criterio cuantitativo de cultura. Basándose en un criterio cuantitativo, McGrew (2004), y Whiten y van Schaik (2007), definen la cultura como la exhibición de múltiples patrones comportamentales aprendidos socialmente. Sobre esta definición Whiten y Van Schaik (2007) desarrollan un modelo jerárquico evolutivo de la cultura. En la base de dicho modelo, en forma de pirámide, se encuentra la transferencia de la información social, definida como la adquisición de información a partir de otros individuos y no de la propia experiencia. De la transferencia de la información social, emanan las tradiciones, definidas como características propias de una población, producto de la transmisión de información de individuo a individuo (Whiten, 2016). Asimismo, se diferencian las tradiciones de la transmisión social por el uso que se hace de la información, señalando que la información que guía el comportamiento una única vez no representa una tradición, sino un proceso de transmisión social. Por ejemplo, supongamos que un simio descubre una fuente finita de alimento y comparte su localización con otros. Pues bien, si es una localización a la que ningún individuo regresa una vez agotado el alimento, esto supondría un ejemplo de transmisión social pero no de tradición. Por encima de las tradiciones está la cultura, diferenciada de estas por la riqueza del repertorio conductual. Una única tradición no representa cultura. Esta riqueza exigida en cuanto a tradiciones no solo se refiere a que se dé más de una, sino a que las tradiciones se den en torno a distintos tipos de comportamiento (uso de

herramientas, vocalizaciones, técnicas de acicalamiento, por ejemplo). Por último, en la cúspide de la pirámide se encuentra la cultura acumulativa, definida como la construcción de información sobre lo conseguido en generaciones pasadas, refinándolo y mejorándolo (Whiten, 2016).

En conclusión, hoy en día se contempla una gradación de fenómenos culturales: transmisión de la información, tradiciones, cultura y cultura acumulativa. Distintos criterios, cualitativos y cuantitativos, han sido propuestos para distintos niveles. La imitación, como un proceso de copia fiel (históricamente considerada como algo propiamente humano), ha sido un criterio utilizado para distintos fenómenos.

Los criterios cualitativos propuestos para la cultura (imitación y efecto ratchet) (Tomasello, 1999), también se han propuesto como criterios de cultura acumulativa (Dean et al. 2014). Whiten (2016), sin embargo, rechaza este criterio, basándose en que la imitación preexiste a la cultura acumulativa (es decir, no se generan conjuntamente), lo que sugiere que no es un factor clave en la génesis de la capacidad acumulativa de las especies. Por su parte, el efecto ratchet como criterio, debido a sus exigencias acumulativas y de ganancia en eficiencia, dificulta la investigación, pues exige la observación de la génesis del rasgo, su transmisión, su perfeccionamiento y su efecto evolutivo en términos de eficiencia, lo cual, en condiciones naturales, y sin evidencia arqueológica, es una exigencia prácticamente imposible de satisfacer (Kamilar, y Atkinson 2014).

Los criterios cualitativos, por este carácter tan exigente y restrictivo, impedirían que muchos repertorios conductuales multi-tradición pudieran ser considerados cultura acumulativa. Así, otros autores han tratado de suavizar estos criterios, buscando alternativas que permitan un estudio comparado.

Kamilar y Atkinson (2014) consideran que un proceso secuencial de cambio cultural es el primer paso para la evolución de la cultura acumulativa y el efecto ratchet asociado. Este proceso secuencial de cambio, supone que la presencia/ausencia de algunos rasgos se relaciona con la presencia/ausencia de otros. Así, Kamilar y Atkinson (2014) consideran que este proceso es el requisito esencial de la capacidad acumulativa.

El proceso secuencial de cambio es independiente de una ganancia o no en complejidad de los rasgos comportamentales. En caso de que se dé esta ganancia en complejidad, se considerará la evolución de la cultura acumulativa. Por ejemplo, la modificación de una técnica de forrajeo contribuirá a la evolución de la cultura acumulativa en caso de que el rasgo resultante haya aumentado su complejidad, como sería el caso de un cambio del uso de una herramienta al uso de un set de herramientas utilizadas de manera secuencial (Lycett, 2010). Por el contrario, modificaciones que se den en una técnica de forrajeo, facilitadas por la presencia de otros rasgos sin aumento de la complejidad (por ejemplo, ligeras modificaciones del movimiento de dedos) serán una señal de capacidad acumulativa aunque no necesariamente de la evolución de cultura acumulativa.

Lycett (2010) aporta una definición que reorienta el interés hacia la comparación entre especies, lo cual considera de especial relevancia para la comprensión los procesos de transmisión, las variación culturales, y su papel en la evolución. En efecto, Lycett define la cultura como un conjunto de tradiciones que conforman mosaicos de patrones comportamentales que evolucionan conjuntamente, de acuerdo a un modelo darwiniano descendiente. Según este modelo, los patrones comportamentales sufrirán cambios generados en la transmisión social de la información de generación a generación. Finalmente, estas variaciones de la información se traducirán en la presencia/ausencia de un carácter comportamental.

Irónicamente, esta definición evolutiva de la cultura, comparte algo con el deseo de Tomasello (2009) de reorientar el debate (dejando atrás las discusiones sobre definiciones) hacia un estudio comparado de los procesos de aprendizaje social entre diversas especies, pues propone como motor de cambio a los procesos de transmisión (procesos, en concreto el de imitación, que Tomasello usaba para justificar la brecha entre “culturas humanas” y “tradiciones animales”). De esta manera, podremos comparar diferencias y similitudes cognitivas entre taxones en términos de ausencia o presencia de procesos de transmisión cultural (mejora estimular, emulación, teaching, imitación...).

Por otro lado, al considerar a la cultura un fenómeno natural implicado en la evolución, se posibilita el estudio de las covarianzas e influencias entre factores

ambientales, genéticos y culturales, evitando consideraciones erróneas como que la variación cultural está libre de un componente genético o, por el contrario, que la producción y transmisión culturales se reduce a las genéticas (Laland y Janik, 2006). De hecho, el estudio de los procesos de aprendizaje social implicados en la transmisión cultural, comienza con la documentación de variación comportamental entre diferentes poblaciones de una misma especie, no explicada por factores genéticos ni ambientales.

Uno de los hitos en el estudio de las culturas animales tuvo lugar con la descripción de Whiten et al.(1999) de 39 patrones comportamentales (culturales) relacionados con el uso de herramientas, el acicalamiento y la conducta de cortejo, ausentes en unas comunidades de chimpancés y presentes en otras. Whiten (1999) analiza los datos de siete estudios longitudinales de chimpancés (*Pan troglodytes*) del Este y Oeste de África, mediante el llamado “método de exclusión”. Utilizando este método, se registra la presencia o ausencia de rasgos comportamentales en poblaciones en las que la genética y las condiciones ecológicas permanecen estables, de manera que ambas se excluyen como posibles factores explicativos, dando cabida así a la hipótesis del aprendizaje social y, por tanto, a la propuesta de la existencia de culturas animales.

Con estos resultados, y los de otros investigadores que también utilizaron el método de exclusión (Boesch, 2003; Mc Grew; 1992, 2004; Möbius et al., 2008) la hipótesis del aprendizaje social ganó consistencia. Aun así, no es la única hipótesis explicativa que se ha propuesto, sino que autores escépticos del aprendizaje social en no humanos (Galef, 2009; Laland et al., 2009; Laland y Hoppit, 2003; Laland y Janik, 2006) defienden una hipótesis genética que propone al gen como explicación de la variación comportamental. Esta hipótesis, sin embargo, quedó refutada tras varios análisis cladísticos (Lycett, 2010).

Mediante los análisis cladísticos se estudian las relaciones y evoluciones filogenéticas de distintos rasgos, contrastando su presencia o ausencia en distintas poblaciones. Se utilizaron tres estadísticos (el índice de retención o IR, el test PTP y el bootstrap) con la finalidad de medir la estructura filogenética de los datos comportamentales reportados por Whiten (1999). Esto significa que probaron la adecuación de los datos comportamentales a los genéticos en términos de estructura



filogenética, es decir, cómo de bien los datos comportamentales se ajustan a los genéticos; si las variaciones coinciden o no, si unas se explican por las otras. Según la hipótesis genética, los datos comportamentales tendrán una estructura más similar a los genéticos cuando se analizan datos de comunidades del Este y Oeste de África (que son más diferentes genéticamente) que cuando solo se analizan los datos del Oeste (cuyos miembros son más homogéneos genéticamente). Pues bien, todos los resultados fueron inconsistentes con los predichos por la hipótesis genética (Lycett, 2010).

La polémica en torno a la variación comportamental continuó ya que, por su parte, Galef,( 2009), Laland et al.(2009), Laland y Hoppit (2003) y Laland y Janik (2006), trataron de aportar nuevos argumentos a favor de la hipótesis genética, señalando que hay una diferencia genética entre las tribus del Este y el Oeste de África y sugiriendo que esta podría explicar la variación comportamental.

Lycett et al. (2010), entonces, repitieron los análisis incluyendo datos de comunidades del Centro de África, más homogéneas genéticamente respecto de las del Este (Gagneux et al., 1999, 2001; Gonder et al., 2006), aunque bien diferenciadas de las del Oeste (Gonder et al., 2006). De esta manera, se compararon grupos genéticamente homogéneos, controlando, así, el factor genético. Los mismos estadísticos mencionados se aplicaron a estos datos y, de nuevo, los resultados resultaron inconsistentes con los sugeridos por la hipótesis genética.

Por otro lado, Langergraber et al. (2011) propusieron un mecanismo genético para explicar la variación comportamental, basándose en la relación entre algunas variaciones comportamentales y genéticas, y la estabilidad comportamental entre grupos homogéneos genéticamente.

Aun así, ninguna de estas aportaciones es incompatible con la existencia de procesos de transmisión culturales y culturas animales (Robbins, 2016) ya que: 1) La correlación entre la variación genética y comportamental no significa que la ocurrencia de algunos rasgos se haya impulsado únicamente a través de los genes ni que estos causen el patrón de similitudes y diferencias. 2) También hay variaciones comportamentales entre grupos similares genéticamente. 3) La evolución de los rasgos

comportamentales suele ser radial, desde un punto origen, de manera que, generalmente, la distancia geográfica y la similitud genética correlacionarán negativamente con la similitud comportamental.

Krützen et. al. (2011) estudiaron el comportamiento (categorizado como ecológico, social o cultural) en poblaciones de orangutanes de Sumatra y Borneo (*P. abelli* y *P. pygmaeus*). Encontraron que las diferencias genéticas entre especies sólo explican entre un 4 y un 7 % de la varianza comportamental y que las ambientales explican en torno a un 25% de la varianza total del comportamiento ecológico y social, pero nada del cultural. Propusieron, entonces, un modelo de plasticidad cultural explicativo de estas variaciones comportamentales en el que se considera a la cultura una forma de desarrollo plástico que permite la adaptación local de las poblaciones a través de cambios, mediados por el aprendizaje social, más rápidos que los genéticos. Un ejemplo consistente con este modelo de plasticidad cultural lo representa el llamativo desarrollo del aprendizaje social en cetáceos. Dada la considerable longevidad de estas especies, los individuos han de adaptarse a condiciones muy diversas a lo largo de su vida. Estas adaptaciones requieren de un sistema adaptativo rápido como lo es el cultural, lo cual se refleja en un desarrollo especial de procesos de aprendizaje social en estas especies (Krützen et. al. 2011).

El método de exclusión también se aplicó en poblaciones de gorilas, encontrando 23 rasgos comportamentales culturales que encajaron con la hipótesis de la difusión cultural. Esta hipótesis predice que el comportamiento será más similar entre comunidades más cercanas y que la pérdida de rasgos culturales se deberá a la pérdida de transmisión cultural, dificultada por la distancia (Robbins, 2016).

Whiten (2016), propone tres dimensiones a tener en cuenta sobre las que comparar la cultura filogenéticamente, entre especies: la similitud del contenido comportamental transmitido, los procesos de aprendizaje social implicados y las tradiciones espacio-temporales.

Como hemos visto, la mayoría de las polémicas en el campo de las culturas animales derivan de formas más o menos genetistas de entender el aprendizaje y la

evolución. Aunque hayan componentes genéticos implicados en la cultura -como en todo proceso comportamental-, en el panorama actual hay consenso cuando se afirma que la cultura no puede reducirse a un producto genético. Por otro lado, se acepta que los fenómenos culturales en la naturaleza se presentarán en distintos grados de complejidad. De esta manera, la cultura se entiende como fenómeno evolutivo, gradual respecto de su complejidad y presente en una amplia variedad de especies.

Pues bien, los objetivos de esta revisión son: 1) Analizar la evidencia empírica reciente que muestra la existencia de cultura en especies animales no humanas ; 2) Revisar los procesos de aprendizaje social implicados en la cultura; 3) Recoger las implicaciones de la existencia de cultura en la naturaleza para la concepción evolución.

La hipótesis que orienta este trabajo es que los animales tienen capacidad para generar, propagar, modificar y mantener la cultura, expresada en comportamientos compartidos por una población, y que esta tiene un valor adaptativo, a la vez que supone una fuente potencial de selección evolutiva.

### **Metodología**

Las primeras búsquedas bibliográficas se hicieron investigando cruces de las siguientes palabras clave “animal culture”, “imitation” ,“cumulative culture”, “social learning” y “coevolution”, en las bases de datos Scopus, WoS y Psychinfo.

Paralelamente, se crearon tablas clasificatorias de los artículos (autor /palabras clave/resumen) que permitieran resumir la naturaleza teórica o empírica del artículo, junto con sus principales contenidos.

Durante esta primera revisión de artículos, a mediados de noviembre, se encuentra un trabajo de revisión bibliográfica de Andrew Whiten, “The burgeoning reach of animal culture” (Whiten, 2021). Este trabajo expone en buena medida el contenido que se pretendía desarrollar en un inicio y pasó entonces a convertirse en una importante referencia para organizar el trabajo. Dada la relevancia del artículo por su cercanía temporal, por su compilación de evidencia empírica de aprendizaje social en animales, y por su propuesta teórica sobre procesos de aprendizaje social, se revisaron

todas las referencias del artículo (deteniéndose en los artículos de interés, recogiendo su idea principal y guardando sus palabras clave).

Por otro lado, para tener una visión general de dos aspectos de interés (formas de aprendizaje social y tipos de evolución cultural) se revisaron tres referencias del artículo: “The reach of gene-culture coevolution in animals” (Whitehead et al. 2019), “Social processes influencing learning in animals: A review of the evidence” (Hoppit y Laland, 2008) y “Emulation, imitation, over-imitation and scope of culture for child and chimpanzee” (Whiten et al. 2009). Con estos artículos, se construyó una tabla-resumen de los procesos propios del aprendizaje social.

De esta revisión de palabras clave del artículo de Whiten, se seleccionaron once relevantes de acuerdo a su frecuencia de aparición en los artículos del interés de la investigación, tras su lectura. Con estas once palabras se probaron diversas combinaciones hasta seleccionar el conjunto que ofrecía los resultados más relevantes y a la vez manejables en cuanto a número de artículos.

La sintaxis de búsqueda resultante fue (ANIMAL CULTURE) AND (ANIMAL TRADITIONS) AND (CULTURE TRANSMISSION). La búsqueda se hizo seleccionando “keywords” como campo de búsqueda, y generó un total de doce artículos. La mayoría de resultados pertenecieron a WoS (10, 83%), dos artículos (17%) fueron arrojados por Scopus, mientras que de Psycinfo no se obtuvo ninguno. De estos doce artículos, se excluyó uno irrelevante para los objetivos de este trabajo de C.S. Kim (2017).

No se hicieron restricciones por fecha, obteniendo un abanico de artículos desde el 2010 hasta el 2020. Sin perjuicio de publicaciones anteriores, es en este periodo de tiempo cuando se da una especial proliferación de estudios en el campo de las culturas acumulativas.

De esta manera, se trabajó con una muestra equilibrada de once artículos, de los cuales, cinco fueron clasificados como teóricos, y seis como empíricos, según su contenido.

La clasificación de artículos empíricos se hizo de acuerdo a las especies animales estudiadas, el fenómeno objeto de estudio, el método de estudio y las conclusiones aportadas. Por otro lado, la clasificación de artículos teóricos se hizo de acuerdo a los procesos de transmisión cultural propuestos, a las concepciones de la cultura ofrecidas, las críticas realizadas y las conclusiones extraídas.

Asimismo, se construyó una tabla resumen de los procesos de aprendizaje social que recoge la investigación de los últimos años. Cada celda recoge la definición y un ejemplo de cada proceso. La distribución de la tabla corresponde a un continuo descendiente de complejidad.

La construcción de la tabla de procesos de aprendizaje social ha supuesto una dificultad en el trabajo debido a la variabilidad en las definiciones de los procesos, su naturaleza gradual y las controversias sobre cuáles participan en el mantenimiento de la cultura. Por otro lado, la integración de resultados empíricos (a modo de ejemplos) también ha resultado difícil, pues algunos niveles no tienen una metodología concreta para su investigación. Aún, así, guardan importancia conceptual al señalar el carácter gradual de los procesos de aprendizaje social. Por este carácter gradual de los procesos, también se han incluido líneas verticales que permitan al lector una visión más clara del espacio y posición que ocupa cada nivel.

## **Resultados**

Los resultados obtenidos se resumen en dos tablas clasificatorias según la naturaleza, teórica (Anexo 2) o empírica (Anexo 3), de los artículos. Todos los artículos teóricos (n=5) reconocieron la gradación de complejidad de los procesos de transmisión cultural, desde la mejora estimular hasta la imitación. Tres de ellos (60%), criticaron la concepción de la supuesta exclusividad humana de la capacidad de copia imitativa, y cuatro de ellos (80%) proponen factores alternativos implicados en las peculiaridades de la cultura humana. Por otro lado, la tabla de artículos empíricos (n=6) se compone de cuatro (67%) artículos observacionales (Van de Waal et al. 2015; Nakamura, M y Nishida, T, 2013), de dos artículos (33%) experimentales, basados en el método de difusión (Schnoell y Fichtel, 2012) y en el método de exclusión (Robbins, 2016),

mientras que dos de ellos (33%) realizan análisis estadísticos o cladísticos de datos comportamentales recogidos en condiciones naturales (Kamilar y Atkinson, 2014; Lycett, 2010).

Por otro lado, como ya se ha indicado, la tabla de procesos (Anexo 1), resume los resultados de la investigación sobre procesos de aprendizaje social de los últimos años. Esta tabla permitirá al lector una visión y comprensión generales de la distribución y de las características de estos procesos, y servirá de guía para ubicar la complejidad de cada comportamiento.

De ahora en adelante, y por claridad, se utilizará el término “sujeto” para aludir al observador activo (el que copia, imita o es influenciado por el comportamiento del otro) y el término “modelo” para aludir al que es observado e influye en el comportamiento del sujeto, directa o indirectamente.

Van de Waal et al. (2015) proponen una definición operativa del aprendizaje social, definiéndolo como aquel que es influenciado por la observación o la interacción con modelos o con sus productos, y que permite a los individuos lidiar con los desafíos ecológicos a través de una transmisión rápida de la información, facilitando la adaptación a nuevos nichos, y acelerando la diversificación morfológica y la especiación (Cacchione y Amici, 2020).

Por otro lado, la investigación sobre procesos de aprendizaje social actual enfatiza que este se manifiesta en distintos grados o formas de complejidad, señalando su carácter gradual. Esta gradación se distribuye en un continuo que abarca desde la atracción hacia un determinado estímulo, guiada por la experiencia observada en un modelo (mejora estimular) (Cacchione y Amici, 2020; Whiten, 2021), hasta la copia de acciones, los resultados (emulación) o los movimientos de objetos que realiza un modelo.

La puesta en marcha de una estrategia u otra dependerá de la información a copiar, del sujeto y del modelo, y no únicamente de que el sujeto tenga la capacidad de desplegar este o aquel proceso. De esta manera, se entiende que los procesos de transmisión de la información social no sólo varían en cuanto a su complejidad, sino

que también lo hacen de acuerdo a la función (cultural) que cumplen. Por ejemplo, la imitación sirve a la estabilidad del conocimiento, entendida como la conservación, a lo largo de generaciones, de los métodos para conseguir objetivos, así como de la información transmitida. La imitación también cumple un importante papel en la génesis de la identidad social, viéndose implicada por ejemplo en la transmisión de vocalizaciones de cetáceos o en el mantenimiento de convenciones sociales poblacionales. Por otro lado, la emulación sirve a la innovación y la transformación de conocimiento. Dado que la emulación es un proceso de copia de resultados finales o de finalidades de las acciones del modelo, no se copia el método, de manera que los individuos desarrollan comportamientos alternativos a los del modelo, transformando parte de la información transmitida, y generando otra nueva.

Las revisiones más recientes, coinciden en la distinción de 10 principales categorías de aprendizaje social (Whiten y Van de Waal, 2017): autores como Cacchione y Amici (2020) y Whiten (2021), han sistematizado los resultados arrojados por la investigación, coincidiendo en gran parte de los procesos, aunque segmentando su continuo de maneras diferentes. De ahora en adelante se escribirán en cursiva las categorías de aprendizaje social y los procesos coevolutivos gen-cultura, con el fin de destacarlos visualmente en el texto y de distinguirlos de expresiones comunes similares, con las que podrían confundirse.

Mientras que Cacchione y Amici (2020) distinguen entre formas de aprendizaje social básicas (*mejora estimular y local, condicionamiento observacional, facilitación de respuesta*), y complejas (*imitación y emulación*), Whiten (2021) distingue entre procesos de copia (*imitación, recreación del movimiento de objetos: imitativa o emulativa; emulación: de resultado o finalidades*), *aprendizaje de disponibilidad, (de propiedades de objetos, de relaciones entre objetos o de sus funciones), condicionamiento observacional y procesos de mejora (local o estimular)*.

Los procesos de copia son aquellos que permiten al sujeto reproducir la acción de un modelo (*copia imitativa*) o alcanzar el resultado final de una serie de acciones (*copia emulativa*), impliquen o no herramientas (sentido amplio de la imitación):

- De acuerdo a su sentido amplio, podemos definir *la imitación* como la copia de la forma global de una acción. Desde esta perspectiva, se entiende que el aprendizaje del uso de objetos no es un proceso esencialmente diferente a la imitación corporal. En su sentido restringido, *la imitación* se define como la copia del patrón motor del modelo, considerando que el aprendizaje del uso de herramientas descansa en procesos emulativos (esto es, que la copia se centra en el resultado final de la acción, y no en el patrón motor). Un ejemplo *de imitación* se recoge en chimpancés del Este de África (Whiten et al. 2009), que recrean todas las acciones corporales de un modelo que parte nueces con herramientas, aunque ellos no tengan herramientas ni nuez (de manera que no es posible la copia del resultado). Esta observación respalda el sentido amplio de la imitación, que también es el aceptado por Whiten, et. al. (2009). *La imitación* es necesaria en la copia de acciones cuyas finalidades son opacas (es decir cuando no se infiere el resultado que las acciones persiguen). *La imitación* también cumple con funciones sociales complejas como la identidad personal y de grupo. Por ejemplo, está implicada en la difusión de convenciones sociales aleatorias como comportamientos comunicativos propios de un grupo como los gestos, aplausos (Genty et al., 2009), o variaciones comportamentales intrapoblacionales de un comportamiento común a nivel de especie como el grooming (Robbins, 2016).
- *La emulación* se define como la copia del resultado de las acciones de un modelo (Whiten, 2021). Wood (1999) la distingue de la *imitación* por primera vez, tras observar a individuos que logran los objetivos del modelo a través de medios alternativos idiosincráticos, no observados. Un ejemplo de *emulación* se recoge en chimpancés (Tennie et al., 2010) que observan a un modelo verter una botella de agua en un tanque para subir el nivel del agua y alcanzar un cacahuete que flota en ella. Los observadores, en la prueba (en la que no disponen de botella) cogen agua de su bebedero con la boca y la escupen en el recipiente. Tras varios ensayos completan el llenado y obtienen el cacahuete. Este proceso requiere que las acciones y las relaciones implicadas en ellas sean transparentes al observador; es decir, siguiendo el ejemplo, el chimpancé tiene que ver que el nivel del agua se relaciona con el alcance de la nuez. *La emulación* permite aumentar y transformar el conocimiento, estableciendo nuevas inferencias y



generando soluciones a tareas. Se distingue una *emulación de resultado* y una *emulación de finalidades*, dependiendo de si la copia se centra en el resultado final o en la finalidad inferida. Hablaremos de *emulación de finalidades* cuando un sujeto observa a un modelo y trata de alcanzar el objetivo inferido mediante medios propios, aunque el modelo haya fracasado en su consecución. Por otro lado, hablaremos de *emulación de resultados* cuando el modelo persiga un resultado final concreto observado en el modelo. Toth et al.(1993) reportan un claro ejemplo de este tipo de emulación. Un modelo humano golpea piedras de manera que obtiene fragmentos afilados con los que corta un cordel que libera comida. Un bonobo (*Pan paniscus*) que lo observa, comienza a golpear una piedra contra otra, persiguiendo el mismo objetivo que el modelo. Al no conseguir una herramienta eficiente para cortar la cuerda, va cambiando de técnicas hasta poseer una piedra que le sirve para la cortar el cordel y obtener alimento.

- Si *la imitación* se limita únicamente a la copia de movimientos corporales (sentido restringido de la imitación), copiar cómo un modelo utiliza una herramienta (a modo de extensión corporal), se encontraría a medio camino entre ser un proceso emulativo e imitativo. Custance et. al. (1999), llamaron a este proceso *recreación del movimiento de objetos (RMO)*, subrayando su similitud con la imitación aunque sin asimilarla a ella. *La RMO* ocupa una posición central respecto de la copia del movimiento corporal y la copia de los efectos causados por este. De esta manera, se distinguiría una *RMO imitativa* (la copia se centra en la recreación de la causa del movimiento del objeto, es decir el movimiento corporal) y una *RMO emulativa* (la copia se basa en recrear las consecuencias del movimiento del objeto, los movimientos corporales del sujeto no tienen por qué corresponder con los del modelo). *La RMO imitativa* se dará en situaciones opacas en las que el sujeto no observa las consecuencias de sus propios movimientos; por ejemplo en el cepillado de sus dientes. Por su parte, *la RMO emulativa*, se dará cuando las acciones corporales se relacionen de manera más distal con las consecuencias del entorno; por ejemplo en la copia del movimiento de un objeto que sucede a través del movimiento de una herramienta. Este nivel “intermedio” de los procesos de copia, y su doble cara

imitativa/emulativa, indican el continuo entre los procesos de copia. Se trata de un enfoque graduado, en contraste con la rígida dicotomía imitación/emulación, aceptada históricamente con demasiada facilidad (Whiten et, al., 2004). El proceso de *RMO* es relevante si se considera el sentido restringido de la imitación (que no contempla la imitación del uso de herramientas), pero si aceptamos su sentido amplio, que incluye el uso de herramientas, la *RMO* no aporta mayor comprensión de los procesos, y esto se refleja en los obligados apellidos de “emulativo” o “imitativo”. Aun así, cabe destacar su importancia conceptual, teniendo en cuenta el sentido gradual que da a la clasificación de procesos de aprendizaje social. Es decir, si durante un tiempo se estableció un corte entre seres emuladores-tradicionales-animales y seres imitadores-culturales-humanos, la propuesta de un proceso intermedio de *RMO* entre emulación e imitación, confiere gradación entre procesos (emulativos e imitativos), fenómenos (culturales y tradicionales) y seres (humanos y animales).

Otro proceso de aprendizaje social es *el aprendizaje de disponibilidad*, que se refiere al aprendizaje de las características operacionales de objetos o del entorno que ayudan al observador a abordar una tarea sin el uso de la imitación. El aprendizaje de estas características es un aprendizaje mediado por un modelo, es decir, la información se adquiere observando la experiencia e interacciones del modelo. No implica un proceso de copia, sino que la información será explotada bajo las propias estrategias del sujeto de acuerdo a sus objetivos, y en situaciones diferentes a la observada. El aprendizaje de disponibilidad puede ser *de las propiedades* de los objetos (por ejemplo la dureza de los martillos de piedra), *de las relaciones* entre objetos (por ejemplo relaciones de contención; los granos están enredados en los cascos de las nueces) o *de las funciones* de objetos (por ejemplo para qué sirve este o aquel tipo de herramienta; este palo sirve como rastrillo) (Klein y Zentall, 2003).

Por otro lado, el *condicionamiento observacional* es el aprendizaje del valor positivo o negativo de un evento u objeto, a través de la observación de la experiencia de los modelos. Este proceso de aprendizaje social está implicado en la adquisición de respuestas a estímulos por la observación de cómo interactúa el modelo con ellos. En

macacos reshu (*Macaca mulatta*), por ejemplo, media la adquisición de respuestas de miedo a objetos concretos. Se expuso a cuatro grupos de sujetos a cuatro grabaciones en las que un modelo podía exhibir respuestas de miedo a cocodrilos o serpientes de juguete o ninguna respuesta a estímulos irrelevantes (flores o conejos de juguete). Tras 12 sesiones de presentaciones, los sujetos adquirieron respuestas de miedo a los estímulos relevantes (serpiente y cocodrilo) pero no a los irrelevantes (Mineka y Cook, 1988).

Por último, el nivel más básico y extendido en el reino animal es el de *mejora*, que consiste en la guía de la atención hacia una parte del entorno. Podría pensarse que este fenómeno sólo requiere de aprendizaje asociativo entre estímulos, pero teniendo en cuenta que se basa en experiencias “del otro”, no propias, reducirlo a una asociación entre estímulos es posiblemente una simplificación. Se distinguen dos tipos:

- *Mejora estimular*, definida como la tendencia a responder de manera más intensa a un estímulo tras la observación de la interacción de un modelo con ese estímulo (Spence, 1937). Ocurre cuando el observador contempla un modelo que está centrado en un objeto concreto de manera que él adopta ese mismo foco atencional. La *mejora estimular* está implicada, entre otras cosas, en el aprendizaje de qué alimentos comer, y se ha encontrado incluso en insectos. Por ejemplo, en condiciones experimentales hay evidencia de que abejorros expuestos a modelos que pasan más tiempo en flores naranjas o verdes, después permanecen más tiempo en el color, naranja o verde, en el que estuvo el modelo (Worden, y Papaj, 2005).
- *Mejora local*: caracterizada por la guía de la atención del observador hacia una parte concreta del entorno con el que el modelo interactúa (Whiten et al., 2004). Ocurre cuando la localización del sujeto respecto del objeto es relevante para el inicio de una acción y el individuo centra su atención en claves espaciales. Es un proceso implicado en el conocimiento sobre dónde encontrar comida, o en el seguimiento de rutas migratorias tradicionales. Por ejemplo, moscas del melón (*Bactrocera cucurbitae*) que acuden más veces a las fuentes de recursos en las

que observan conspecíficos que a las que están desocupadas (Piñero y Prokopy, 2004).

Además de los procesos descritos, existen otros que facilitan este aprendizaje social como el *teaching* o algunos *sesgos*.

Cacchione y Amici (2020) definen el *teaching* como un comportamiento en el que un modelo (“maestro”) media la adquisición de un comportamiento en un sujeto (“aprendiz”), intencionalmente o no. Esta mediación implica costes inmediatos (en términos de tiempo, materiales o energía) y beneficios diferidos para el maestro, es decir, no inmediatos (por ejemplo, el beneficio de enseñar una técnica de caza a los jóvenes puede verse recompensado en el tiempo cuando el maestro ya no pueda cazar y su alimentación dependa de sus alumnos). Asimismo, *el teaching* se basa en la tolerancia y los vínculos sociales. Cuando un individuo experimentado invierte recursos en instruir a otro sin beneficios inmediatos, el instructor debe tolerar cierta negatividad en la balanza de costes/beneficios en el momento presente. Esta tolerancia se basará, en gran parte, en la expectativa de retribución de los costes en forma de beneficios. Los vínculos sociales son una manera de asegurar esta devolución. Si dos individuos no mantienen un vínculo social es raro que uno instruya al otro, que se toleren, o que el maestro espere que el aprendiz devuelva “el favor”. El *teaching* mantiene la estabilidad del conocimiento, con el posible coste de bloquear la innovación y la exploración de soluciones alternativas potencialmente más eficaces. Se distinguen procesos de *teaching* simples y complejos. Los simples a menudo suceden de manera espontánea, por ejemplo la adaptación del tono de voz al hablar con crías en el caso humano, mientras que los procesos complejos requieren una inferencia sobre el nivel de conocimiento del aprendiz, sobre la que se adapta la enseñanza.

Dado que *el teaching* se encuentra en especies tan distintas cognitivamente (desde insectos hasta mamíferos), se infiere que su evolución ha sido independiente a la de la cognición. De esta manera, se rechaza un proceso de coevolución teaching-complejidad cognitiva, y se acepta *el teaching* como un proceso gradual respecto de la complejidad cognitiva, que adoptará distinta forma según las capacidades de cada especie (Cacchione y Amici, 2020). Aparece, comúnmente, en especies longevas y

predadoras (Hoppit et al., 2008; Thornton y Raihani, 2008;), en las que los jóvenes tienen que enfrentar grandes cambios en poco tiempo, como la transición de mamar a cazar. También es común su implicación en la transmisión de conocimientos cuya adquisición a través de la experiencia directa supone riesgos para el aprendiz, como la caza, y en sociedades cooperativas en las que los costes se reparten entre varios individuos. Hoppit, et al. (2008) y Thornton y Raihani (2008) encuentran evidencia de *teaching* en pájaros y mamíferos, incluso Boesch (1991) describe dos casos de *teaching* intencional en chimpancés. Otras especies en las que se reportó *teaching* son suricatas (*Suricata suricatta*), hormigas de roca (*Temnothorax albipenni*), especies de turdoideas (*Turdoides bicolor*) y abejas (*Apis mellifera*) (Cacchione y Amici, 2020).

Los *sesgos* acompañan y refinan los procesos de aprendizaje; se han encontrado en pájaros, primates e insectos (Whiten, 2021). Kendal, et al., (2018) enumeran 25 variantes de *sesgos* agrupados en 4 categorías:

- *Sesgos de estado*; son procesos en los que la copia es facilitada por un estado concreto del sujeto; por ejemplo copiar en situaciones en las que se le ha privado de energía a través de restricciones alimentarias. En ratas (*Rattus norvegicus*) se ha demostrado una estrategia de “reserva proporcional”: en situaciones experimentales en las que los sujetos control están en una situación de privación alimentaria, la copia de la elección alimenticia del modelo era proporcional a su nivel de privación (Galef et al., 2008).
- *Sesgos dependientes de la frecuencia de observación*; por ejemplo la copia a la acción realizada por la mayoría de individuos, o la copia de la acción más frecuente.
- *Sesgos basados en el modelo*. Aquí el proceso de copia queda sesgado hacia modelos con características concretas, por ejemplo, en experimentos basados en el “método de las dos acciones” se encuentra una preferencia de copia de observadores machos a modelos machos no dominantes, a la vez que estos observadores no tienen preferencia por un estatus social del modelo cuando es hembra

- *Sesgos basados en el contenido*; por ejemplo, preferencias por la copia de un rasgo asociado a una recompensa mayor que la del rasgo propio del observador. En el espinoso (*Pungitius pungitius*) se ha descrito una estrategia de “observación proporcional”. En un inicio, los sujetos experimentales se alimentan en dos localizaciones con densidades distintas de alimento. Después se manipula la densidad de alimento de manera que la experiencia pasada ya no predice la cantidad obtenible. En una fase de prueba, cuando se les permite elegir localización, los sujetos tienden a copiar las decisiones del modelo, en proporción al beneficio observado (Kendal, et al., 2009).

El *sesgo de conformidad* se ha propuesto como indicativo de aprendizaje social (Whiten, 2005). En este caso, el sujeto cuenta con una estrategia propia y satisfactoria, sin embargo, adopta la norma grupal. Se ha observado en pájaros, primates e insectos (Whiten, 2021). Un ejemplo de este sesgo se da en el comportamiento sexual y reproductivo de moscas de la fruta, en el que se observa una preferencia a depositar el huevo en el sitio elegido por conespecíficos experimentados, aunque ellas mismas hayan tenido experiencia previa en otro sitio igual de satisfactorio (Cacchione y Amici, 2020).

Se señala que esta *conformidad a la mayoría* es indicativa de aprendizaje social cuando corresponde con la mayoría de individuos (observado en chimpancés, propensos a copiar una acción hecha por tres individuos), aunque no cuando corresponde con la mayoría de observaciones de un comportamiento (evidencia en orangutanes, más propensos a copiar una acción hecha tres veces por un individuo) (Haun et al., 2012). Un ejemplo de conformidad a la mayoría como indicativo de aprendizaje social se da en el carbonero común (*Parus major*). Se entrenan dos individuos de distintos grupos para abrir una prueba y obtener comida, y entonces la solución de la tarea se transmite entre individuos junto con acciones aleatorias o “inútiles” (que no colaboran con el resultado final), manteniéndose durante meses y generando tradiciones (Aplin et al. 2015).

*La conformidad a la mayoría*, y el conservadurismo conductual que implica, puede entenderse como una estrategia de respuesta cuando las consecuencias no son predecibles (Cadwell y Millen, 2010), o como la incapacidad de copia de un

comportamiento alternativo tras haber aprendido una solución conductual a una tarea (Dean et al. 2014). Esta conformidad a la mayoría, cuando es alta, en sociedades humanas, inhibirá la difusión de innovaciones comportamentales (Kandler y Laland, 2009).

Flynn y Whiten (2012), y Gruber et al., (2009) aportan evidencia de una mayor conservación del conocimiento aprendido socialmente en grandes simios que en humanos. La exploración de técnicas alternativas a las del modelo es más común en humanos.

Esto contradice la creencia de que una alta fidelidad en la copia (apoyada por la conformidad a la mayoría), sea el pilar fundamental de la cultura. Encaja también con la consideración de que el aprendizaje social, y por tanto la cultura, están influenciados por distintos factores cognitivos, motivacionales y situacionales que hacen, según el caso, más o menos propicios los comportamientos conservadores o, por el contrario, los innovadores.

Dean et. al. (2012) comprobaron que la destreza en la resolución de una tarea de cultura acumulativa (que contaba con tres niveles de complejidad correspondientes a tres recompensas distintas), covarió con la implicación de *teaching*, *imitación* u otros comportamientos prosociales durante la adquisición. Es decir, mientras que el primer nivel de la tarea fue resuelto por la mayoría de individuos en los tres grupos (grupos de chimpancés, monos capuchinos y niños humanos), los niveles superiores fueron superados solo por una minoría de chimpancés (uno alcanza el tercer nivel y cuatro el segundo) y monos capuchinos (ninguno alcanza el tercer nivel y sólo dos el segundo). En el caso de niños humanos, se encontró que la resolución de la tarea covarió fuertemente con la presencia de procesos sociocognitivos (*imitación*, *teaching* u otros). Los niños que resolvieron el tercer nivel de la tarea siempre lo lograron con, al menos, dos formas de ayuda social. Así, los autores concluyeron que los factores sociocognitivos (*teaching*, *tolerancia*, *imitación*, y otros procesos relacionados con la interacción social) son clave en la transmisión de la cultura acumulativa y que, de existir en el reino animal (no humano), lo hará de manera restringida. Aun así, Jesmer (2018) recoge evidencia de que la capacidad de acumular cultura no se restringe a homínidos,

sino que se ha demostrado en especies tan diversas como palomas, babuinos, o en el borrego cimarrón.

No obstante, que el origen de la cultura humana se ancle en el reino animal, no quiere decir que las culturas desarrolladas por los animales sean del todo comparables a las de los humanos. Dean et al., (2014) proponen una serie de factores, que aunque presentes en el reino animal, por su grado de desarrollo en el mundo humano se muestran implicados en nuestra manera peculiar de hacer y acumular cultura:

- **Cognitivos:** se han propuesto distintos factores relacionados con la cognición (capacidad de innovación, de conservación, flexibilidad, capacidad imitativa, *teaching...*), sin embargo al encontrar evidencia de ellos en el reino animal se han excluido como factores explicativos. Sí se destacan las habilidades comunicativas propias del ser humano, que permiten una intencionalidad compartida, favorecida además por una gran motivación a compartir con los otros los estados psicológicos.
- **Estrategias sociales de aprendizaje:** se han propuesto y demostrado en humanos (pero también en no humanos) tanto la *conformidad* a la mayoría de individuos (demostrada en chimpancés, aunque no en orangutanes) como la *copia selectiva* de acciones.
- **Estructura social:** se reconocen factores de la estructura social que dificultan el desarrollo y mantenimiento cultural. Uno de los principales factores implicados son las jerarquías muy marcadas. En una tribu de monos capuchino negros, se observó que el macho dominante persigue y expulsa fuera del árbol de la miel a todo individuo que se acerque, provocando que solo 4/11 jóvenes interactúen con la miel. Así, la dominancia social reducirá la transmisión y la transformación del tratamiento de la miel. Además, teniendo en cuenta que los individuos de bajo estatus social (que también suelen ser los más jóvenes) son más propensos a las innovaciones comportamentales que los de estatus alto, probablemente por las presiones a las que están sometidos, se concluye que la génesis de nuevos comportamientos en culturas fuertemente jerarquizadas será



reducida (Reader, y Laland, 2001). Otro factor estructural social destacado es la tolerancia social (Nakamura y Nishida, 2013), como predictor de la complejidad tecnológica en una sociedad (Dean et al. 2014). Dean et al. (2014) concluyen que una estructura social igualitaria, favorecerá una mayor tolerancia, que facilitará una mayor proximidad entre miembros, lo que lleva a una mayor posibilidad de interacción social y, por tanto, a mayor posibilidad de aprendizaje social. Por último, altas densidades poblacionales (que enriquecen el modelado de las conductas) y las migraciones frecuentes, resultan en una mayor complejidad y variabilidad tecnológica de las sociedades.

Señalando la continuidad, de nuevo, entre las distintas formas de hacer cultura humana y no humana, podemos observar la influencia de los factores demográficos y de la estructura social en chimpancés y lémures. El factor demográfico es consistente con el desequilibrio gen-comportamiento reportado por Whiten (1999) en chimpancés, explicable por la migración de las hembras: al llegar a un nuevo grupo, las hembras pueden difundir su conocimiento y técnicas a la nueva tribu, aunque también, según los casos, pueden adoptar los de la nueva tribu (Lycett, 2010). La influencia de la estructura social en la cultura también es consistente con los hallazgos en un estudio en el que se compararon dos poblaciones de lémures con distinta estructura social (jerarquizada o equitativa). En dicho estudio la población más jerarquizada no desarrolló apenas casos de comportamiento cultural mientras que en el grupo más tolerante se reportaron múltiples casos (Kendal, et al. 2010).

Por su parte, Whiten (2016) propone otros factores implicados en las peculiaridades de la cultura humana como la infancia de larga duración, más vulnerable y dependiente (Cacchione et al., 2020 y Whiten 2016), la encefalización masiva, la crianza biparental, y la neotenia (Whiten, 2016).

Las diferencias entre las culturas humanas y no humanas son importantes, a causa de factores complejos y diversos, entre los que destaca el uso del lenguaje y la acumulación y perfeccionamiento sistemático de artefactos. Estos factores no serán propios de los humanos en un sentido absoluto, sino que en nuestra especie han

alcanzado otro grado de desarrollo. Por tanto, en sentido darwiniano, las diferencias, por hondas que sean, se entenderán como diferencias de grado pero no “de esencia”.

### **Discusión**

Los objetivos de esta revisión sistemática han sido analizar la evidencia respecto a las culturas animales, la diversidad de procesos de aprendizaje social subyacentes y las implicaciones de la cultura animal en la evolución. Una vez revisados y sintetizados los contenidos básicos de los artículos, examinaremos en este apartado, a la luz de dichos resultados, los objetivos aludidos.

Las implicaciones de la existencia de culturas animales han sido discutidas ampliamente por McGrew (1992; 2004) y Whiten (2005), aunque Lycett et al. (2010) denuncian el olvido común de una de ellas. En concreto, se refieren al olvido de la cultura como un sistema de herencia y de sus interacciones con el sistema de herencia genético (Richerson y Boyd, 2008).

El sistema de herencia genético, interacciona con el cultural, dando lugar a procesos de coevolución gen-cultura. Esta coevolución descarta que una variación comportamental correlativa a una genética implique causalidad en una dirección concreta (como se pretendía argumentar con la hipótesis genética). Así, las covariaciones comportamiento-gen se entienden como procesos coevolutivos generados en la interacción de dos sistemas distintos de herencia. Whiten y van Schaik (2007), describen una coevolución compleja para dar cuenta de la evolución de capacidades cognitivas: no sólo los individuos necesitan ser inteligentes para crear cultura sino que, la pertenencia a un grupo cultural y la necesidad implícita de participar de su cultura, generará presiones que favorecerán la inteligencia social (Cacchione y Amici, 2020). Por tanto, gracias a la coevolución biológica-cultural, la cultura se va complejizando, exigiendo el desarrollo de habilidades cada vez más complejas a los individuos partícipes.

En definitiva, si queremos analizar la evolución de una especie cultural no bastará tener en cuenta la evolución de sus genes sino que hemos de tener en cuenta ambos sistemas hereditarios, su interacción y sus productos.

Whitehead et al. (2019) concluyen seis tipos de procesos coevolutivos gen-cultura:

1. *Las diferencias culturales generarán presiones selectivas diferenciales de genes funcionales.* Por ejemplo, los genes funcionales asociados a la digestión, difieren entre los ecotipos culturales de ballenas asesinas (que son los subgrupos de ballenas adaptados a hábitats distintos). Estas diferencias genéticas están mediadas por las preferencias de las presas (salmones o focas). Estas preferencias se traducen en adaptaciones anatómicas y fisiológicas relativas a su caza, como, por ejemplo, el ciclo de la metionina de su sistema digestivo (Foote, et, al., 2016).

2. *La selección favorecerá las adaptaciones orgánicas que sustentan la cultura,* si esta tiene un valor de supervivencia significativo. En primates, un estudio en 55 géneros y 184 especies ha demostrado que las propensiones culturales se correlacionan con una mayor encefalización, y periodos más largos de infancia y vida reproductiva (Whitehead et, al., 2019).

3. *La cultura puede afectar la coevolución entre especies.* Por ejemplo, experimentos controlados en carboneros comunes (*Parus major*) muestran que el aprendizaje social de reacciones de asco hacia un presa aposemática (aquellas presas de apariencia llamativa cuya ingesta resulta tóxica) se difunde de tal manera que conlleva un cambio de preferencia respecto de la presa a un nivel grupal.

4. *La cultura puede moldear la diversidad genética neutral en un espacio concreto.* Por ejemplo, las técnicas de búsqueda de alimento de un subconjunto de familias de delfines (*Tursiops aduncus*) se transmiten de madre a hija. El uso de estas técnicas propias de aguas profundas han dado lugar a haplotipos mitocondriales diferentes a los desarrollados en familias que se encuentran a escasos kilómetros y que cazan en aguas poco profundas.

5. *La cultura puede reducir la diversidad genética* en poblaciones socialmente estructuradas mediante el autostop cultural o la migración. A través

del autostop cultural, la cultura genera una variación heredable en el éxito reproductivo o en la supervivencia entre diferentes grupos, de manera que la diversidad de genes se transmite paralelamente a los rasgos culturales. Por otro lado, a través de la migración mediada culturalmente, la cultura establece barreras dentro de una población, inhibiendo la dispersión y el apareamiento. Por ejemplo, en cachalotes y cetáceos con una estructura social matrilineal (en la que las crías permanecen con las madres un tiempo significativo, heredando su cultura), se ha observado una escasa variación mitocondrial (Kopps, et al. 2014). De esta manera las culturas más fuertes tendrán una limitada variación genética.

6. *La variación cultural puede guiar las primeras fases de la especiación.* El canto de aves aporta una evidencia de este fenómeno; cuanto más específicas sean las canciones de las poblaciones más se dificultará el apareamiento entre poblaciones contiguas y más se favorece el apareamiento dentro de la misma población. Un estudio de más de 4000 grabaciones de canciones de 581 especies de grandes clados (*Thraupidae* y *Furnariidae*), revelaron asociaciones entre una rápida evolución vocal y la especiación. Asimismo, se encontró una mayor velocidad en la evolución cuando la dependencia del aprendizaje de canciones para la reproducción era mayor (Mason et al., 2017) .

La evolución de la conducta cultural se ha considerado consistente con el modelo darwiniano de descendencia con modificaciones, en donde las modificaciones, en este caso, dependen no sólo de la variación genética sino también de la transmisión social (Lycett, 2010). Sin embargo, la cultura no se limitaría a una influencia descendente (vertical) como ocurre con el material genético.

Whiten (2021), reconoce al menos *tres niveles en los que la cultura influye en la evolución*: 1) Vertical: transmisión de padres a la descendencia (implicada en la transmisión de preferencias y manipulación alimenticia, (Van de Waal, 2015). 2) Horizontal: transmisión entre individuos relacionados y no relacionados, de la misma generación (Kamilar y Atkinson 2014). 3) Oblicua: transmisión entre individuos relacionados o no, de la misma generación o no).

Asimismo, la evolución de los comportamientos culturales no viene determinada únicamente por un aumento del éxito reproductivo como podría pensarse para los rasgos genéticos. Se ha observado que algunos cambios en los cantos de los gorriones, a lo largo de 30 años, no corresponden con un aumento del éxito reproductivo. Esta independencia es propia de los comportamientos comunicativos y también se encuentra en ballenas.

Por otro lado, considerar la cultura como un fenómeno evolutivo obliga a reconsiderar las raíces de nuestra propia cultura. Diversos hallazgos sugieren el origen de la cultura homínida en un antecesor común a chimpancés y humanos (Whiten 2016, Lycett 2010, Kamilar y Atkinson 2014).

Futuras investigaciones deberían estudiar la influencia de los factores sociocognitivos en la conservación y complejidad de los rasgos culturales desde un enfoque evolutivo y comparado. También es de interés conocer qué variables subyacen a la evolución de esos factores sociocognitivos, que nos conceden a los humanos un modo tan peculiar de hacer cultura.

Dado que se demuestra la implicación de otros factores además de los genéticos en la adaptación de los animales a su nicho ecológico, es de interés prestar atención a la diversidad cultural y no solo a la genética. Cuando la diversidad cultural se pierde, no solo se reduce en la población, sino que reducirá la diversidad de futuros patrones evolutivos (Kamilar y Atkinson, 2014). Conocer los patrones culturales de una población facilitará la comprensión de los factores clave en la preservación de la diversidad (especialmente en las poblaciones que sufren fragmentación o colapso demográfico) y permitirá una visión más completa y ajustada de la evolución de las especies.

### **Conclusiones:**

La diversidad comportamental entre poblaciones de la misma especie, junto con la homogeneidad conductual intrapoblacional, supone un fenómeno cultural mediado por procesos de aprendizaje social. El aprendizaje social se extiende por gran parte del

reino animal, desde insectos hasta mamíferos, y por tanto, también, lo hacen la capacidad y los medios de generar, mantener y transformar la cultura.

Los procesos de aprendizaje social, encargados del mantenimiento y transformación de la cultura son variados pues sirven a diversos propósitos y se implantan en organismos de muy diversa complejidad. La cultura, desde una perspectiva evolutiva, debe ser dinámica y a la vez estable en algún grado, pues su principal función es mediar cambios rápidos que permitan una mejor adaptación y luego, en su caso, sostenerlos.

En este trabajo se han descrito 10 procesos de aprendizaje social, distribuidos en un continuo de complejidad. Este continuo abarca desde la guía de la atención de un aprendiz hacia un estímulo hasta la copia, por parte de un sujeto, de la forma de la acción de su modelo.

Algunos investigadores han invertido un considerable esfuerzo en esclarecer los procesos superiores de imitación y emulación, pretendiendo inicialmente distinguir especies culturales (imitadoras, en principio, los humanos) de no culturales (emuladoras, el resto de animales no humanos). Sin embargo, a la luz de los resultados recientes, como los aquí revisados, la distinción entre ambos procesos se diluye en un continuo.

La cultura es un fenómeno natural ampliamente extendido en el mundo animal que se sustenta sobre procesos de transmisión variados que sirven a distintas funciones: conservación, transformación o generación de comportamiento adaptativo. Necesariamente, estos procesos varían no sólo entre ellos sino en su distribución entre las especies, al igual que ocurre con el tipo de contenido transmitido.

Como fenómeno social, la cultura se sostiene en procesos sociales, crea significados, afecta y es afectada tanto por las sociedades como por la conducta adaptativa -el aprendizaje- de los sujetos que la generan. Como fenómeno natural, la cultura toma parte en la adaptación del individuo en el mundo, afecta y es afectada por los genes e influye en la evolución de las especies.

ANEXO 1: TABLA DE PROCESOS

<p><b>COPIA</b></p> <p>Copia de una acción o del resultado de la misma en la que se impliquen o no herramientas.</p>	<p><b>Imitación (copia imitativa)</b></p> <p>Copia de la forma global de la acción de un modelo novedosa para un sujeto nueva</p> <p>Chimpancés del este de África recrean todas las acciones corporales de un sujeto que modela nut-cracking, sin herramientas, ni nuez, lo cual excluye que se trate de un proceso emulativo(Whiten et al. 2009)</p> <p>Sentido restringido: Sin herramientas, limitada a la imitación corporal.</p>		
	<p>Sentido amplio: incluye la copia de movimientos corporales propios del uso herramientas</p>	<p><b>Recreación del movimiento de objetos (RMO):</b> copia de la causa de movimiento de un objeto</p>	<p><b>RMO imitativo:</b> copia centrada en el movimiento corporal. P. ej. copia del cepillado de dientes (Whiten et al., 2004)</p>
	<p><b>Emulación (copia emulativa)</b></p> <p>Copia del resultado de las acciones de otros.</p> <p>Chimpancés que observan al modelo llenar de agua el contenedor para alcanzar el cacahuete, en la prueba ellos llenan su boca con agua del bebedero y la escupen para conseguir el mismo resultado. (Tennie et al., 2010)</p>		<p><b>RMO emulativo:</b> copia centrada en el resultado final. P. ej. copia del movimiento de la herramienta con la mano contraria al modelo</p>
		<p><b>Emulación final:</b> copia del final de una secuencia de acciones.</p>	<p><b>Emulación de resultado:</b> copia centrada en la recreación del resultado final.</p> <p><b>Emulación de finalidades:</b> se atribuye una finalidad a lo que hace el modelo a partir de la que un individuo desarrollará una estrategia.</p>
<p><b>APRENDIZAJE DE DISPONIBILIDAD</b></p> <p>Aprendizaje de las características operacionales</p>	<p><b>De propiedades de los objetos:</b> el brillo, el olor, la fragilidad...</p> <p><b>De relaciones entre objetos:</b> las relaciones de contención “dentro del bote hay comida”</p>		

ANEXO 1: TABLA DE PROCESOS

de objetos o el entorno, <u>sin</u> usar la imitación.	
	<b>De funciones de objetos:</b> conocer para qué sirve una herramienta concreta
<b>CONDICIONAMIENTO OBSERVACIONAL / FACILITACIÓN DE RESPUESTA</b>	Aprendizaje del valor positivo o negativo de un evento. Los individuos son más propensos a mostrar un comportamiento mostrado previamente por otro. P ej.: Individuos de <i>Macaca mulatta</i> muestran respuestas de miedo a serpientes tras ver ese comportamiento en conspecíficos, e individuos <i>Gallus gallus domesticus</i> se acicalan cuando otros compañeros lo hacen (Cacchione y Amici, 2020)
<b>MEJORA</b>  Guía de la atención del aprendiz a una parte del entorno, por la observación a un modelo.	<b>Estimular:</b> El sujeto observa un modelo que está centrado en un objeto concreto de manera que él adopta ese mismo foco atencional. P ej: Abejorros ( <i>Bombus terrestris</i> ) que observan abejas modelo en flores naranjas o verdes, después desarrollan una preferencia por las flores del color en las que estuvo el modelo (Leadbeater y Chittka, 2007)  <b>Local:</b> El observador registra claves como la proximidad al objeto o las acciones que se centran en una parte concreta del ambiente. P. ej: Moscas del melón ( <i>Bactrocera cucurbitae</i> ) que acuden más veces a las fuentes de recursos en las que observan conspecíficos que a las que están desocupadas, controlando experimentalmente estímulos visuales, olfativos y acústicos (excepto la presencia o no de modelo) (Piñero y Prokopy, 2004).



ANEXO 2: Tabla teórica

Autor(es)	Procesos de aprendizaje social	Cultura	Crítica a	Conclusiones
Cacchione y Amici, T. (2020)	Hay formas básicas ( <i>mejora local y estimular, condicionamiento observacional y facilitación de respuesta</i> ) y complejas ( <i>la imitación y la emulación</i> ). Hay evidencia de un <i>sesgo de conformidad</i> en chimpancés.	-Hay coevolución cultura-gen: la cultura como sistema de herencia -Hay coevolución cultura-habilidades cognitivas: la cultura genera presiones hacia la inteligencia. -No se relaciona el teaching con la emergencia de la cultura	1. Que <i>la imitación</i> sea propia del ser humano 2. Que <i>la emulación</i> no sostenga la cultura 3. Que <i>la imitación y la emulación</i> diverjan en complejidad cognitiva 4. Que el aprendizaje cultural sólo dependa de la fidelidad de la transmisión y la conservación/conformidad.. 5. Que el tipo de proceso puesto en marcha dependa únicamente de la capacidad cognitiva del animal.	-Los animales tenemos un portfolio de procesos de aprendizaje social. -Los medios disponibles y objetivos del animal afectarán la puesta en marcha de un proceso de aprendizaje social u otro. -Las peculiaridades de la infancia humana, la fidelidad de copia y la capacidad de acumular cultura dan lugar a las peculiaridades de la cultura humana.
Whiten, A (2016)	El aprendizaje procedimental requerirá:	-Propone un modelo evolutivo jerárquico de la cultura.	Procesos: 1. Que <i>la imitación</i> sea propia del ser humano.	Los chimpancés tienen una capacidad de copia emulativa e imitativa suficiente para mantener tradiciones.

ANEXO 2: Tabla teórica

	<p>-<i>Imitación</i>: copia de los movimientos de forrajeo sin herramientas ni nueces en chimpancés.</p> <p>-<i>Emulación</i>: aumentar el nivel del agua por otros medios alternativos al modelo para conseguir un cacahuete.</p>	<p>-La cultura como repertorio tradicional rico.</p> <p>-Hay evidencia de cultura acumulativa (CA) en chimpancés: uso de herramientas secuencialmente.</p> <p>-Se definen 3 dimensiones de la cultura: patrones espacio temporales, contenido comportamental, procesos de aprendizaje social.</p>	<p>2. Que la <i>emulación</i> sea insuficiente para transmitir la CA..</p> <p>3 Que los animales no tengan capacidad para una copia fiel ni mantener patrones complejos.</p> <p>4 Que la <i>imitación</i> sea clave en la transmisión de CA.</p>	<p>La <i>imitación</i> no fue pieza clave en la génesis de la CA.</p> <p>Los procesos de aprendizaje social se usan estratégicamente.</p> <p>Las peculiaridades de la infancia humana, una encefalización masiva, una crianza biparental, y neotenia son factores clave en las peculiaridades de la cultura humana.</p>
<p>Dean, L.et al. (2014).</p>	<p>La CA se transmite a través de procesos de alta fidelidad (<i>imitación, emulación, RMO</i>)</p> <p>La <i>emulación final</i> y la <i>RMO</i> consiguen una alta fidelidad en tareas no opacas.</p>	<p>-Criterios CA: presencia de aprendizaje social, aumento de la eficacia, y complejidad del comportamiento.</p> <p>-Las situaciones de riesgo, una alta conformidad inhibirán la génesis de nuevos rasgos culturales acumulativos.</p>	<p>1. Que los mecanismos de transmisión de gran fidelidad sean propios del ser humano.</p> <p>2. Que la metodología observacional no pruebe que los comportamientos compartidos hayan sido transmitidos socialmente,</p>	<p>-La conservación aumenta cuando las recompensas son menos predecibles.</p> <p>- Los principales factores implicados en la adquisición de CA son sociocognitivos.</p> <p>-La tolerancia aumenta la complejidad tecnológica de una sociedad.</p>

ANEXO 2: Tabla teórica

---

<p>Procesos simples como la <i>mejora local/estimular</i> son suficientes para mantener la cultura</p> <p>Hay <i>conformidad a la mayoría</i> en chimpancés, no en orangutanes.</p> <p>Hay variantes de copying selectivo en ratas (reserva proporcional) y peces (observación proporcional).</p>	<p>-El tamaño, la estructura de la red y la movilidad de poblaciones influye en el número de rasgos culturales que una población maneja..</p>	<p>-Las culturas animales si son acumulativas es de manera restringida y moderada.</p> <p>- Se propone una coevolución teaching-CA.</p>
<p>Krützen, M., et al. (2011)</p> <p>Reconocen una gradación de procesos desde <i>la mejora estimular</i> hasta <i>la imitación</i></p>	<p>-Proponen un modelo de la plasticidad cultural: la plasticidad cultural como mediadora en el ajuste comportamental a condiciones locales concretas.</p>	<p>Al modelo propuesto:</p> <p>-No es sensible a las variantes culturales con una fuerte impronta ambiental</p> <p>-La organización social del grupo es un predictor de las diferencias culturales.</p>

---

ANEXO 2: Tabla teórica

---

Lycett, S. J. (2010)	<p>-Propone a la <i>mejora estimular, la emulación, el teaching, la imitación y el lenguaje</i> como procesos implicados en la transmisión de variantes culturales.</p>	<p>Cultura como múltiples tradiciones que conforman mosaicos de patrones comportamentales que evolucionan conjuntamente a través de un proceso descendente con modificación.</p>	<p>-La cultura como fenómeno humano.          -Que la variación comportamental se explique por factores genéticos.          -Que las tradiciones no humanas no se transmitan por <i>teaching</i> ni <i>imitación</i> y que por esto sean sustancialmente diferentes a las humanas.          -A Tomasello: la dicotomía del efecto ratchet y la negación de <i>imitación</i> en no humanos.</p>	<p>La exposición mantenida al comportamiento es esencial para la transmisión exitosa de la técnica.          Las definiciones son determinantes para el estudio de un fenómeno, se hace necesario que sean operativas.          La cultura se transmite de acuerdo a un proceso descendente con modificación</p>
----------------------	---	--	--	--

---

ANEXO 3: Tabla empírica

Autor	Especie	Objeto del estudio	Método	Conclusiones
Kamilar, J. M. y Atkinson, Q. D. (2014)	Orangutanes, chimpancés y humanos	Las estructuras culturales anidadas.	Análisis estadístico: matriz de temperaturas para cuantificar el grado de anidamiento de las culturas.	<ul style="list-style-type: none"> <li>-La diversidad cultural en chimpancés y humanos muestra una estructura anidada, mientras que la de orangutanes no.</li> <li>- Factores implicados en las estructuras sociales anidadas fueron la heterogeneidad de hábitats ocupados, la estabilidad de la raza y la alta sociabilidad.</li> </ul>
Van de Waal et al. (2015)	Monos vervet en libertad	La tendencia a usar la técnica extendida en el grupo. Cómo influye la observación en la elección de dos técnicas alternativas.	Método de las dos acciones: 3 grupos con un modelo cada uno, y 2 técnicas de forrajeo posibles. Cada modelo desarrolla una técnica y después vuelven al grupo.	<ul style="list-style-type: none"> <li>-La técnica usada, correlaciona con el porcentaje de observación de la técnica modelada.</li> <li>-Se demuestra capacidad de imitación en monos vervet.</li> <li>-Hay una preferencia de copia a hembras</li> <li>-Hay <i>sesgo de conformidad</i> en monos vervet.</li> <li>-Hay transmisión vertical en preferencias y técnicas de manipulación de la comida.</li> </ul>

ANEXO 3: Tabla empírica

<p>Nakamura, M. y Nishida, T.(2013)</p>	<p>Chimpan- cés en libertad de Mahale</p>	<p>Ontogenia del grooming.</p>	<p>Se observan durante 13 años los comportamientos de grooming y su desarrollo.</p>	<p>-Hay diferencias en la ontogenia del grooming y en el uso de herramientas          -Factores que facilitan la transmisión cultural son: la observación cercana y tolerancia de los modelos, y relaciones afiliativas entre modelo-aprendiz.          - A lo largo del desarrollo el grooming se vuelve más común entre compañeros, que con las madres (con las que inicia su desarrollo).</p>
<p>Lycett (2010)</p>	<p>Chimpan- cés</p>	<p>39 rasgos comportamentales culturales reportados por Whiten (1999). Los análisis se repiten con la inclusión de datos de Centro África (19 patrones reportados)</p>	<p>Análisis cladísticos.          Se llevan a cabo tres análisis estadísticos que prueban la hipótesis genética          RI          TPT          Bootstrap</p>	<p>-Se refuta la hipótesis genética en todos los análisis y se acepta la hipótesis del aprendizaje social (Whiten, 1999)          -Se propone un sistema de herencia cultural para los chimpancés y coevolución aprendizaje social-gen.          -Hembras migratorias como vectores principales de transmisión cultural y genética entre poblaciones</p>

ANEXO 3: Tabla empírica

Robbins et al.(2016)	5 subespecies de gorilas en libertad agrupables en 2 especies (gorilas del este y de montaña).	La variación comportamental relacionada con el forrajeo, medioambiente, interacciones sociales, gestos y comunicación social.	Método de exclusión 5 subespecies de gorilas en libertad, agrupables en 2 especies (gorilas del este y gorilas de montaña)	-Se apoya la hipótesis de difusión comportamental: hay correlación entre la distancia geográfica y variación comportamental. -El aprendizaje social ocurrirá a través de procesos como <i>la mejora estimular</i> , o <i>la emulación</i> . -La mayoría de los comportamientos culturales en gorilas estaban relacionados con la interacción social, gestos y comunicación. -Los procesos de aprendizaje social son una estrategia adaptativa a unas restricciones sociales y ecológicas concretas.
Schnoell, A. V., y Fichtel, C. et al. (2012)	Lémures en libertad	-Capacidad de aprendizaje de una nueva técnica de forrajeo. <i>-Sesgo de conformidad.</i>	Método de difusión Se introduce una caja en los territorios naturales de los grupos que puede abrirse deslizando o empujando. En dos grupos se fuerza el aprendizaje de una técnica mientras que en otros dos no.	-El uso de la información social facilita la adquisición de la técnica - Existe conformidad a la técnica mayoritariamente extendida en el grupo. -Hay una mayor motivación por las hembras que acaban de dar a luz a aprender -La estructura social del grupo influye en las oportunidades de aprendizaje social.

ANEXO 3: Tabla empírica

---

-El aprendizaje social influye en las preferencias  
-Los individuos que descubrieron las técnicas fueron jóvenes

---



## Referencias

- Aplin, L. M., Farine, D. R., Morand-Ferron, J., Cockburn, A., Thornton, A., y Sheldon, B. C. (2015). Experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *Nature*, 518(7540), 538-541.
- Boesch, C. (1991). Teaching among wild chimpanzees. *Animal behaviour*, 41 (3), 530-32.
- Boesch, C. (2003). Is culture a golden barrier between human and chimpanzee? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 12(2), 82-91.
- Byrne, R. W. (2002). Imitation of novel complex actions: What does the evidence from animals mean? *Advances in the Study of Behavior*, 31, 77-105.
- Cacchione, T., y Amici, F. (2020). Insights from comparative research on social and cultural learning. *Progress in Brain Research*, 254, 247-270.
- Caldwell, C. A., y Millen, A. E. (2009). Social learning mechanisms and cumulative cultural evolution: Is imitation necessary? *Psychological Science*, 20(12), 1478-1483.
- Cook, M., y Mineka, S. (1989). Observational conditioning of fear to fear-relevant versus fear-irrelevant stimuli in rhesus monkeys. *Journal of abnormal psychology*, 98(4), 448.
- Custance, D., Whiten, A., y Fredman, T. (1999). Social learning of an artificial fruit task in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 113(1), 13.
- Dean, L. G., Vale, G. L., Laland, K. N., Flynn, E., y Kendal, R. L. (2014). Human cumulative culture: A comparative perspective. *Biological reviews*, 89(2), 284-301.
- Flynn, E., y Whiten, A. (2012). Experimental “microcultures” in young children: Identifying biographic, cognitive, and social predictors of information transmission. *Child Development*, 83(3), 911-925.
- Foot, A. D., Vijay, N., Ávila-Arcos, M. C., Baird, R. W., Durban, J. W., Fumagalli, M., Gibbs, R. A., Hanson, M. B., Korneliussen, T. S., y Martin, M. D. (2016). Genome-culture

coevolution promotes rapid divergence of killer whale ecotypes. *Nature communications*, 7(1), 1-12.

- Gagneux, P., Wills, C., Gerloff, U., Tautz, D., Morin, P. A., Boesch, C., Fruth, B., Hohmann, G., Ryder, O. A., y Woodruff, D. S. (1999). Mitochondrial sequences show diverse evolutionary histories of African hominoids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(9), 5077-5082.
- Galef Jr, B. G., Dudley, K. E., y Whiskin, E. E. (2008). Social learning of food preferences in 'dissatisfied' and 'uncertain' Norway rats. *Animal Behaviour*, 75(2), 631-637.
- Galef, B. G. (2009). Culture in animals? En K. N. Laland y B. G. Galef (Eds.), *The question of animal culture* (pp. 222–246). Harvard University Press.
- Genty, E., Breuer, T., Hobaiter, C., y Byrne, R. W. (2009). Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*): Repertoire, intentionality and possible origins. *Animal cognition*, 12(3), 527-546.
- Gonder, M. K., Disotell, T. R., y Oates, J. F. (2006). New genetic evidence on the evolution of chimpanzee populations and implications for taxonomy. *International Journal of Primatology*, 27(4), 1103-1127.
- Gruber, T., Zuberbühler, K., Clément, F., y van Schaik, C. (2015). Apes have culture but may not know that they do. *Frontiers in Psychology*, 6, 91.
- Haun, D. B. M., Rekers, Y., & Tomasello, M. (2012). Majority-Biased Transmission in Chimpanzees and Human Children, but Not Orangutans. *Current Biology*, 22(8), 727-731. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.006>
- Hoppitt, W. J., Brown, G. R., Kendal, R., Rendell, L., Thornton, A., Webster, M. M., y Laland, K. N. (2008). Lessons from animal teaching. *Trends in ecology y evolution*, 23(9), 486-493.
- Jesmer, B. R., Merkle, J. A., Goheen, J. R., Aikens, E. O., Beck, J. L., Courtemanch, A. B., Hurley, M. A., McWhirter, D. E., Miyasaki, H. M., y Monteith, K. L. (2018). Is

ungulate migration culturally transmitted? Evidence of social learning from translocated animals. *Science*, 361(6406), 1023-1025.

Kamilar, J. M., y Atkinson, Q. D. (2014). Cultural assemblages show nested structure in humans and chimpanzees but not orangutans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(1), 111-115.

Kendal, J. R., Rendell, L., Pike, T. W., y Laland, K. N. (2009). Nine-spined sticklebacks deploy a hill-climbing social learning strategy. *Behavioral Ecology*, 20(2), 238-244.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/arp016>

Kendal, R. L., Boogert, N. J., Rendell, L., Laland, K. N., Webster, M., y Jones, P. L. (2018). Social learning strategies: Bridge-building between fields. *Trends in cognitive sciences*, 22(7), 651-665.

Kendal, R. L., Custance, D. M., Kendal, J. R., Vale, G., Stoinski, T. S., Rakotomalala, N. L., y Rasamimanana, H. (2010). Evidence for social learning in wild lemurs (*Lemur catta*). *Learning y Behavior*, 38(3), 220-234.

Klein, E. D., y Zentall, T. R. (2003). Imitation and affordance learning by pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Psychology*, 117(4), 414.

Krützen, M., Willems, E. P., y van Schaik, C. P. (2011). Culture and geographic variation in orangutan behavior. *Current Biology*, 21(21), 1808-1812.

Laland, K. N. (2008). Animal cultures. *Current Biology*, 18(9), R366-R370.

Laland, K. N., Kendal, J. R., y Kendal, R. L. (2009). Animal culture: Problems and solutions. En K. N. Laland y B. G. Galef (Eds.), *The question of animal culture*, (pp. 174-197). Harvard University Press.

Laland, K. N., y Hoppitt, W. (2003). Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 12(3), 150-159.

- Laland, K. N., y Janik, V. M. (2006). The animal cultures debate. *Trends in ecology y evolution*, 21(10), 542-547.
- Langergraber, K. E., Boesch, C., Inoue, E., Inoue-Murayama, M., Mitani, J. C., Nishida, T., Pusey, A., Reynolds, V., Schubert, G., y Wrangham, R. W. (2011). Genetic and 'cultural' similarity in wild chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1704), 408-416.
- Lind, J., Ghirlanda, S., y Enquist, M. (2019). Social learning through associative processes: A computational theory. *Royal Society open science*, 6(3), 181777.
- Lycett, S. J. (2010). The importance of history in definitions of culture: Implications from phylogenetic approaches to the study of social learning in chimpanzees. *Learning y Behavior*, 38(3), 252-264.
- Lycett, S. J., Collard, M., y McGrew, W. C. (2010). Are behavioral differences among wild chimpanzee communities genetic or cultural? An assessment using tool-use data and phylogenetic methods. *American Journal of Physical Anthropology*, 142(3), 461-467.
- Mason, N. A., Burns, K. J., Tobias, J. A., Claramunt, S., Seddon, N., y Derryberry, E. P. (2017). Song evolution, speciation, and vocal learning in passerine birds. *Evolution*, 71(3), 786-796.
- McGrew, W. C (2004). *The cultured chimpanzee: Reflections on cultural primatology*. Cambridge University Press.
- McGrew, W. C. (1992). *Chimpanzee material culture: Implications for human evolution*. Cambridge University Press.
- Möbius, Y., Boesch, C., Koops, K., Matsuzawa, T., y Humle, T. (2008). Cultural differences in army ant predation by West African chimpanzees? A comparative study of microecological variables. *Animal Behaviour*, 76(1), 37-45.

- Nakamura, M., y Nishida, T. (2013). Ontogeny of a social custom in wild chimpanzees: Age changes in grooming hand-clasp at Mahale. *American journal of primatology*, 75(2), 186-196.
- Piñero, J. C., & Prokopy, R. J. (2004). Local enhancement of alighting in the melon fly, *Bactrocera cucurbitae*: Effect of olfactory, visual, and acoustical stimuli. *Journal of insect behavior*, 17(4), 493-510.
- Reader, S. M., y Laland, K. N. (2001). Primate innovation: Sex, age and social rank differences. *International journal of primatology*, 22(5), 787-805.
- Richerson, P. J., y Boyd, R. (2008). *Not by genes alone: How culture transformed human evolution*. University of Chicago press.
- Robbins, M. M., Ando, C., Fawcett, K. A., Grueter, C. C., Hedwig, D., Iwata, Y., Lodwick, J. L., Masi, S., Salmi, R., Stoinski, T. S., Todd, A., Vercellio, V., y Yamagiwa, J. (2016). Behavioral Variation in Gorillas: Evidence of Potential Cultural Traits. *PLOS ONE*, 11(9), e0160483. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160483>
- Schnoell, A. V., y Fichtel, C., A. V., yy Fichtel, C. (2012). Wild redfronted lemurs (*Eulemur rufifrons*) use social information to learn new foraging techniques. *Animal cognition*, 15(4), 505-516.
- Spence, K. W. (1937). The differential response in animals to stimuli varying within a single dimension. *Psychological Review*, 44(5), 430.
- Tennie, C., Call, J., y Tomasello, M. (2009). Ratcheting up the ratchet: On the evolution of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1528), 2405-2415.
- Thornton, A., y Raihani, N. J. (2008). The evolution of teaching. *Animal behaviour*, 75(6), 1823-1836.

- Tomasello, M. (1994). The question of chimpanzee culture. En R. W. Wrangham, W. C. McGrew, F. B. M. de Waal, y P. G. Heltne (Eds.), *Chimpanzee cultures* (pp. 301–317). Harvard University Press.
- Tomasello, M. (1999). The human adaptation for culture. *Annual review of anthropology*, 28, 509-29.
- Tomasello, M. (2009). *The cultural origins of human cognition*. Harvard university press.
- Toth, N., Schick, K. D., Savage-Rumbaugh, E. S., Sevcik, R. A., y Rumbaugh, D. M. (1993). Pan the tool-maker: Investigations into the stone tool-making and tool-using capabilities of a bonobo (*Pan paniscus*). *Journal of Archaeological Science*, 20(1), 81-91.
- Van de Waal, E., Claidière, N., y Whiten, A. (2015). Wild vervet monkeys copy alternative methods for opening an artificial fruit. *Animal Cognition*, 18(3), 617-627.
- Whitehead, H., Laland, K. N., Rendell, L., Thorogood, R., y Whiten, A. (2019). The reach of gene–culture coevolution in animals. *Nature Communications*, 10(1), 1-10.
- Whiten, A. (2005). The second inheritance system of chimpanzees and humans. *Nature*, 437(7055), 52-55.
- Whiten, A. (2016). The evolution of hominin culture and its ancient pre-hominin foundations. En *The nature of culture* (pp. 27-39). Springer.
- Whiten, A. (2017). Social learning and culture in child and chimpanzee. *Annual Review of Psychology*, 68(1), 129-154.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E., Wrangham, R. W., y Boesch, C. (1999). Cultures in chimpanzees. *Nature*, 399(6737), 682-685.
- Whiten, A., Horner, V., Litchfield, C. A., y Marshall-Pescini, S. (2004). How do apes ape? *Animal Learning y Behavior*, 32(1), 36-52.

- Whiten, A., Horner, V., y de Waal, F. (2005). Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees. *Nature*, 437(7059), 737-740.
- Whiten, A., McGuigan, N., Marshall-Pescini, S., y Hopper, L. M. (2009). Emulation, imitation, over-imitation and the scope of culture for child and chimpanzee. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1528), 2417-2428.
- Whiten, A., Spiteri, A., Horner, V., Bonnie, K. E., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., y De Waal, F. B. (2007). Transmission of multiple traditions within and between chimpanzee groups. *Current Biology*, 17(12), 1038-1043.
- Whiten, A., y 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.
- Whiten, A., y 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.
- Wood, D. (1999). Social interaction as tutoring. En *Critical assessments*, 4,( p.282-303).  
Routledge.
- Worden, B. D., y Papaj, D. R. (2005). Flower choice copying in bumblebees. *Biology Letters*, 1(4), 504-507.