

Emociones y su vínculo con la expresión facial en el bienestar de animales domésticos

Daniel Mota Rojas¹, Adriana Domínguez Oliva¹, Alejandro Casas Alvarado¹, Fabiola Torres Bernal¹, Cécile Bienboire Frosini², Ana C. Strappini³, Agustín Orihuela⁴, Ismael Hernández Avalos⁵, Alexandra L. Whittaker⁶

Resumen. *En medicina veterinaria, las expresiones faciales y su relación con las emociones se han empleado como método para evaluar el bienestar animal. Abordar el estudio de las emociones implica comprender las modificaciones fisiológicas, cognitivas y motoras asociadas a emociones positivas y negativas. Analizar las expresiones faciales como medio de comunicación permite identificar la forma en que los animales las emplean para abordar situaciones adversas sociales o ambientales, aportando al entendimiento de emociones tanto positivas como negativas. La presente revisión tiene como objetivo analizar la neurobiología de las emociones en animales domésticos y las expresiones faciales, además de las características de las emociones positivas durante el acicalamiento o anticipación positiva, y a emociones negativas como miedo y ansiedad. De igual forma, se abordará el dolor como un estado negativo y los principales cambios en la expresión facial.*

Palabras clave: *Bienestar animal, Expresiones faciales, Emociones, Placer, Miedo, Ansiedad.*

¹ Departamento de Producción Agrícola y Animal. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México. México.

² EPLEFPA-Avignon, Campus Agroparc, Route de Marseille, Avignon, France.

³ Departament Animal Health & Welfare, Wageningen Livestock Research, Wageningen University & Research, Países Bajos.

⁴ Comportamiento y bienestar animal. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, México.

⁵ Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán, Universidad Nacional Autónoma de México. UNAM.

⁶ School of Animal and Veterinary Sciences, Roseworthy Campus, University of Adelaide, Roseworthy, Australia.

* Correspondencia: Daniel Mota Rojas, correo electrónico: dmota@correo.xoc.uam.mx

Abstract. *In veterinary medicine, facial expressions and their association with emotions have been used as a method to assess animal welfare. Studying emotions requires an integrated understanding of the physiological, cognitive, and motor changes linked to both positive and negative emotional states. Analyzing facial expressions as a means of communication allows for the identification of how animals use them to respond to adverse social or environmental situations, thereby contributing to a deeper understanding of both positive and negative emotions. Therefore, the aim of this review is to analyze the neurobiology of emotions in domestic animals and their associated facial expressions, with particular emphasis on the features of positive emotions observed during grooming or positive anticipation, as well as negative emotions such as fear and anxiety. Pain will also be addressed as a negative affective state, along with the principal facial expression changes that accompany it.*

Keywords: *Animal welfare, Facial expressions, Emotions, Pleasure, Fear, Anxiety.*

INTRODUCCIÓN

En las últimas tres décadas, el reconocimiento de las emociones en animales no humanos ha generado un creciente interés atribuido al reconocimiento de que son seres sintientes (Kremer *et al.* 2020). De manera general, las emociones se estudian a través de tres componentes: 1) El subjetivo, relacionado a la experiencia emocional; 2) El fisiológico; y 3) El motor (Zimmermann *et al.* 2024). Debido a que los animales carecen de la habilidad verbal para expresar su estado mental, el estudio de las emociones en animales se enfoca principalmente en el componente motor, el cual incluye el comportamiento, el lenguaje corporal y la expresión facial (Wathan y McComb, 2014; Neethirajan *et al.* 2021; Domínguez-Oliva *et al.* 2024; Mota-Rojas *et al.* 2024).

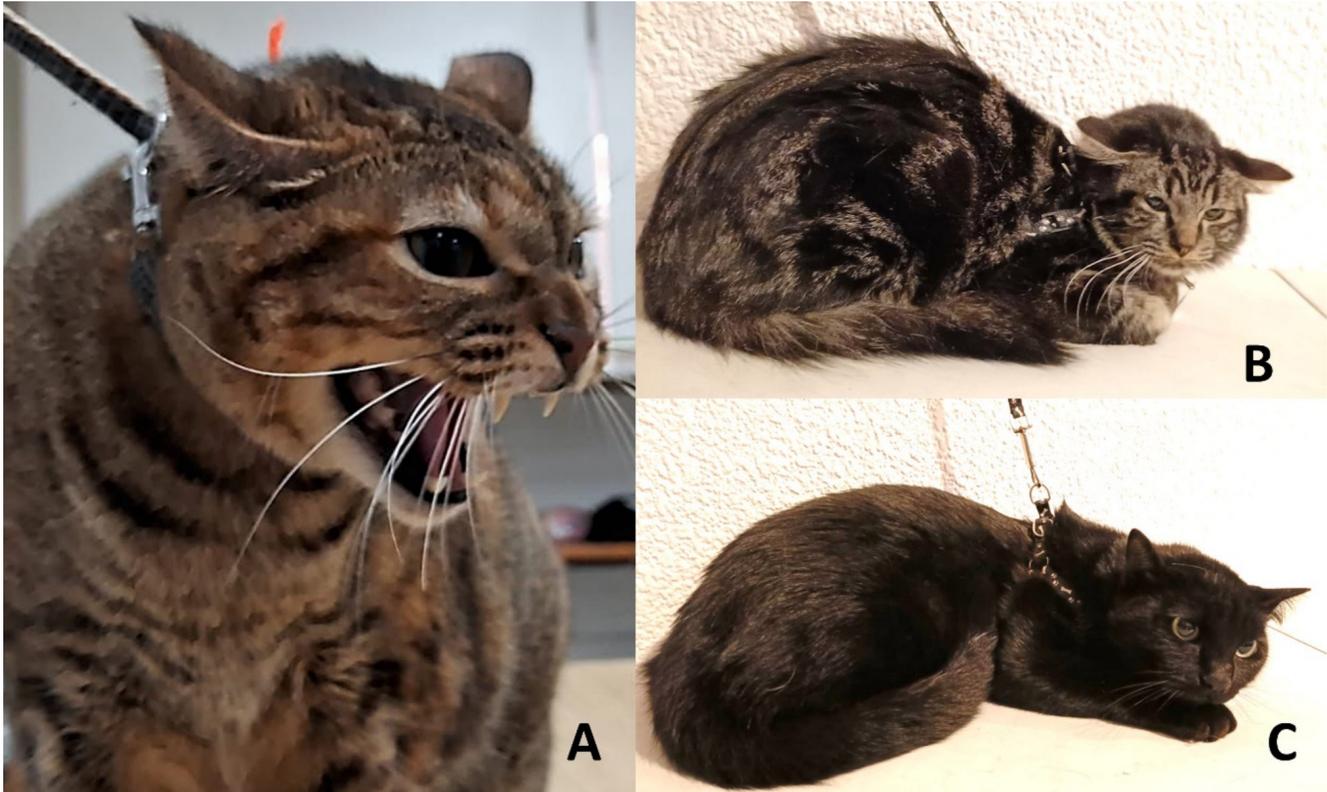
La asociación entre las emociones y la expresión facial proviene de que las emociones se describen como respuestas afectivas relativamente intensas y rápidas a estímulos específicos, ya sean intrínsecos (internos al organismo) o extrínsecos (provenientes del entorno) (Anderson y Adolphs, 2014; Csoltova y Mehinagic, 2020a). Se consideran reacciones complejas que involucran respuestas neurofisiológicas en función al estímulo percibido y el contexto (Lezama-García *et al.* 2019; Domínguez-Oliva *et al.* 2024). Esto coincide con lo propuesto por Paul y Mendl (2018) y Zablocki-Thomas *et al.* (2022), quienes las definen como una respuesta multicomponente a la presencia de un estímulo o evento, ya que involucra aspectos fisiológicos, neurológicos, cognitivos y conductuales.

Estos estados están estrechamente relacionados con la actividad de circuitos neuronales regulados por el sistema límbico, el cual involucra estructuras corticales y subcorticales, entre las que destacan la amígdala, el hipotálamo, el hipocampo y la corteza prefrontal (McLennan y Mahmoud, 2019;

Domínguez-Oliva *et al.* 2024). Dichas estructuras son responsables de generar respuestas cognitivas, somáticas y fisiológicas asociadas a la conducta emocional (Anderson y Adolphs, 2014). Su caracterización se centra en cinco componentes coordinados: 1) Sentimientos, que cambian de acuerdo con la experiencia de manera “subjetiva”. Este último término hace referencia a que los animales no humanos no son exactamente homólogos con las emociones de los humanos, esto genera el concepto de estudio “emociones primitivas” (Carranza *et al.* 2010; Anderson y Adolphs, 2014); 2) Cognitivo, asociado a los cambios neuronales relacionados a la atención, recepción y toma de decisiones; 3) Acción, son los cambios que se generan en la ejecución de una respuesta específica; 4) Expresión, en donde se evalúan las expresiones faciales, vocalizaciones y postura; y 5) Fisiología, en este componente se presentan cambios en la actividad fisiológica y neuronal (Kremer *et al.* 2020).

Panksepp (1982; 2017) ha descrito siete sistemas emocionales primarios, los cuales son búsqueda, placer, cuidado, juego –emociones positivas– y miedo, rabia/ira y pánico/tristeza como emociones negativas (Panksepp, 1982; Montag y Panksepp, 2017). Debido a la multidimensionalidad de las emociones es posible explicar las respuestas fisiológicas que involucra el Sistema Nervioso Autónomo (SNA) para mantener la homeostasis del organismo (Anderson y Adolphs, 2014). Por ejemplo, durante disputas territoriales, los animales exhiben modificaciones conductuales como vocalizaciones intensas y piloerección a lo largo del dorso, manifestaciones que funcionan como señales de advertencia frente a una posible confrontación física. (Kleszcz *et al.* 2022). Además, se observan cambios en la expresión facial como la elevación del labio superior o el aplanamiento de las orejas que sirven de advertencia ante una confrontación entre congéneres (Mota-Rojas *et al.* 2021). La Figura 1 ejemplifica los cambios a nivel postural y de expresión facial de un gato en respuesta estímulos negativos.

Figura 1. Posturas corporales y expresiones faciales asociadas a respuestas de miedo en el gato doméstico (*Felis catus*)



A. Se observa una expresión facial de tipo defensivo caracterizada por la exposición de las piezas dentarias, acompañada de una inclinación cefálica y aplanamiento auricular bilateral. Esta configuración sugiere una respuesta de amenaza con intención disuasoria, común en contextos de miedo agudo con posibilidad de escalamiento agresivo.

B. Postura corporal de tipo defensiva-retirada, con aplanamiento de orejas, ocultamiento de los miembros y adosamiento caudal al tronco, orientada a la protección de la región ventral. Se evidencia además piloerección generalizada, desde la línea media dorsal hasta la porción distal de la cola, lo cual incrementa visualmente el tamaño corporal, un mecanismo adaptativo típico ante estímulos percibidos como amenazantes.

C. Posición de repliegue corporal con inclinación cefálica y resguardo de áreas vulnerables como el cuello, abdomen y miembros pélvicos. El aplanamiento de las orejas y la midriasis marcada (dilatación pupilar) reflejan un alto grado de activación simpática, indicativa de un estado emocional de miedo intenso, dolor o estrés agudo.

La expresión facial se reconoce como una herramienta comunicativa multimodal, con implicaciones fisiológicas (como reflejo del estado emocional interno) y sociales (como señal hacia otros individuos), observable en diversas especies de animales no humanos. (Csoltova y Mehinagic, 2020b). De acuerdo con la teoría de Darwin (1872), los animales no humanos pueden comunicar sus emociones mediante cambios en la expresión facial (Lezama-García *et al.* 2019; Mota-Rojas *et al.* 2021; Zimmermann *et al.* 2024). Las expresiones faciales son resultado de la contracción –o relajación– de músculos faciales o miméticos (Mota-Rojas *et al.* 2023, 2025). Dichas contracciones musculares crean surcos, líneas y pliegues en la piel que culminan en movimientos de la musculatura alrededor de los ojos, boca, nariz, orejas y vibrisas y, con ello, en cambios en la expresión facial (Kaminski *et al.* 2019; Severson *et al.* 2019; Domínguez-Oliva *et al.* 2023). Especies altamente sociales como los perros (Waller *et al.* 2013), caballos (Wathan *et al.* 2015b), gatos (Caeiro *et al.* 2013), primates no humanos (Caeiro *et al.* 2013; Julle-Danière *et al.* 2015). Macaca mulatta, entre otros, han sido profundamente estudiadas a través del Sistema de Codificación Facial para Animales (AnimalFACS), el cual codifica movimientos musculares específicos o (UAF). En aquellas especies que carecen de AnimalFACS, existen escalas de valoración facial que permiten reconocer estados emocionales específicos como ansiedad (Davies *et al.* 2016), o estados fisiológicos negativos como el dolor (Cohen y Beths, 2020).

La importancia actual de la expresión facial en los animales domésticos está relacionada al vínculo que desarrollan entre congéneres o miembros de diferente especie y a la necesidad de comunicación entre ambos (Lezama-García *et al.* 2019). Un ejemplo de ello es la interacción entre perros y humanos, donde posiblemente la expresión facial es influenciada por el proceso de domesticación (Kaminski *et al.* 2017). A pesar de que la evidencia empírica sobre las expresiones faciales en animales como indicadores emocionales es limitada (Gähwiler *et al.* 2020), se ha planteado que ciertos patrones faciales pueden ser indicadores útiles para identificar el estado afectivo de los animales frente a un evento (Mota-Rojas *et al.* 2021). En el caso de eventos como acicalamiento (con cepillos mecánicos o manuales) o anticipación positiva, la expresión facial de bovinos y equinos se caracteriza por ojos entrecerrados y orejas colgando o apuntando hacia caudal. Por el contrario, el parpadeo frecuente, aplanamiento de las orejas y tensión en los músculos faciales se asocia a miedo y ansiedad (Bremhorst *et al.* 2019a; Hernández-Avalos *et al.* 2021; Farghal *et al.* 2024).

En animales también se han adaptado Sistemas de Codificación Facial (FACS) con el objetivo de analizar los movimientos faciales usando los músculos del rostro como base anatómica (Krause *et al.* 2021). Las especies en las que se han adaptado las FACS son en caballos, gatos, perros, chimpancés, gibones, macacos y orangutanes (Domínguez-Oliva *et al.* 2024). Debido a que cada especie puede mostrar una expresión facial distinta, el presente artículo analizará la neurobiología de las emociones en animales domésticos, y las expresiones faciales características de emociones positivas durante el acicalamiento o anticipación positiva, y a emociones negativas como miedo y ansiedad. De igual forma, se abordará el dolor como un estado negativo y los principales cambios en la expresión facial.

Neurobiología de las emociones

El concepto de emoción sugiere que éstas tienen la función de regular las respuestas conductuales y fisiológicas de un animal ante distintos eventos ambientales o sociales (Mota-Rojas *et al.* 2020; Mota-Rojas *et al.* 2021). Debido a ello, los estados afectivos negativos y positivos dependen de la integración, coordinación y comunicación de cada uno de los componentes cerebrales y nerviosos necesarios para cada reacción secundaria (Waller y Micheletta, 2013; Malezieux *et al.* 2023; Mota-Rojas *et al.* 2023). Por ejemplo, durante el miedo participan regiones como el tálamo, amígdala e hipotálamo en la respuesta simpática (Levine, 2008).

De manera general, las emociones se procesan en el complejo límbico del cerebro, el cual almacena neuronas especializadas que se comunican con una de las principales regiones moduladoras de las emociones, la amígdala (Phelps y LeDoux, 2005). La amígdala desempeña diversas funciones como la regulación de emociones y respuestas motoras, así como la gestión del dolor (Baxter y Croxson, 2012). De forma específica, las áreas lateral y/o basolateral de la amígdala procesan la información sensorial proveniente del tálamo e hipocampo (Fendt y Fanselow, 1999; Keifer *et al.* 2015).

Las respuestas fisiológicas y conductuales en respuesta a una emoción activan una compleja red de centros sensoriales en regiones como el gris periacueductal, *locus coeruleus*, núcleo parabraquial, corteza insular posterior, núcleo *accumbens* y pálido ventral, entre otros (Ho y Berridge, 2014; Liu *et al.* 2017; Jhang *et al.* 2018; Gehrlach *et al.* 2019). Entre ellos destacan circuitos como el formado por la corteza cingulada anterior, el hipocampo y la amígdala basolateral, implicados en el reconocimiento y contextualización de estímulos, especialmente durante estados de miedo en entornos desconocidos (Ortiz *et al.* 2019).

Asimismo, el procesamiento del riesgo ante una amenaza involucra la actividad sincronizada de estructuras como el núcleo del lecho de la estría terminal, hipocampo ventral, corteza prefrontal medial y amígdala basolateral. Cuando el umbral de amenaza se percibe como inminente, se incrementa la excitación neuronal. Esto fue reportado por Kennedy *et al.* (2020), quienes mostraron un incremento en la actividad neuronal eléctrica y la densidad de neurotransmisores (proteína receptora nuclear NR5A1 (SF1)) en la matriz extracelular de las subdivisiones dorsomedial y ventromedial del hipotálamo de ratones expuestos a depredadores, cambio que persiste hasta 15 segundos.

Por otro lado, la neurociencia afectiva ha identificado múltiples estructuras límbicas y extra límbicas en la codificación de emociones positivas. El placer, por ejemplo, activa zonas como la corteza orbitofrontal, el núcleo *accumbens*, la corteza insular, la corteza cingulada anterior, el pálido ventral y la amígdala. Estas áreas se convierten en “puntos calientes” durante la experiencia de sabores agradables, generando expresiones faciales asociadas al disfrute en humanos, ratas y primates (Berridge y Kringelbach, 2015). Sin embargo, aún se desconoce cómo estas estructuras organizan e integran una emoción positiva a partir de estímulos sensoriales (Berridge y Kringelbach, 2008).

De este modo, el cerebro muestra una notable capacidad de sinergia y antagonismo funcional. Algunas regiones pueden simultáneamente motivar o inhibir una emoción. Por ejemplo, en ratones, la corteza prelímbica promueve respuestas de lucha, mientras que la infralímbica las suprime. Esta dinámica depende de la interacción entre conexiones neuronales y la diversidad de neurotransmisores y receptores (Malezieux *et al.* 2023), lo que plantea un desafío para la neurociencia afectiva: incluso ante la pérdida completa de ciertas regiones cerebrales, las emociones complejas como el miedo o el placer pueden seguir emergiendo. En este sentido, Antoniadis *et al.* (2007) investigaron el papel de la amígdala y el hipocampo en monos Rhesus durante la adquisición del miedo aprendido con sobresalto. Después de realizar una lesión bilateral del complejo amigdaloides e hipocampo mediante ácido iboténico, los autores observaron que la lesión bloqueó la respuesta de miedo. En una segunda fase, los mismos autores reportaron que, a pesar de la lesión completa de la amígdala, los animales expresaron sobresalto potenciado por el miedo, lo cual indica retención y expresión de la emoción. Estos hallazgos sugieren que, ante la falta de cualquier región, otras estructuras participan para regular el estado emocional y garantizar la respuesta adecuada ante una situación específica. Otro ejemplo es lo observado con la expresión de dolor agudo, donde se involucra la respuesta del hipocampo, hipotálamo, tálamo y corteza somatosensorial (Ellison, 2017; Bell, 2018).

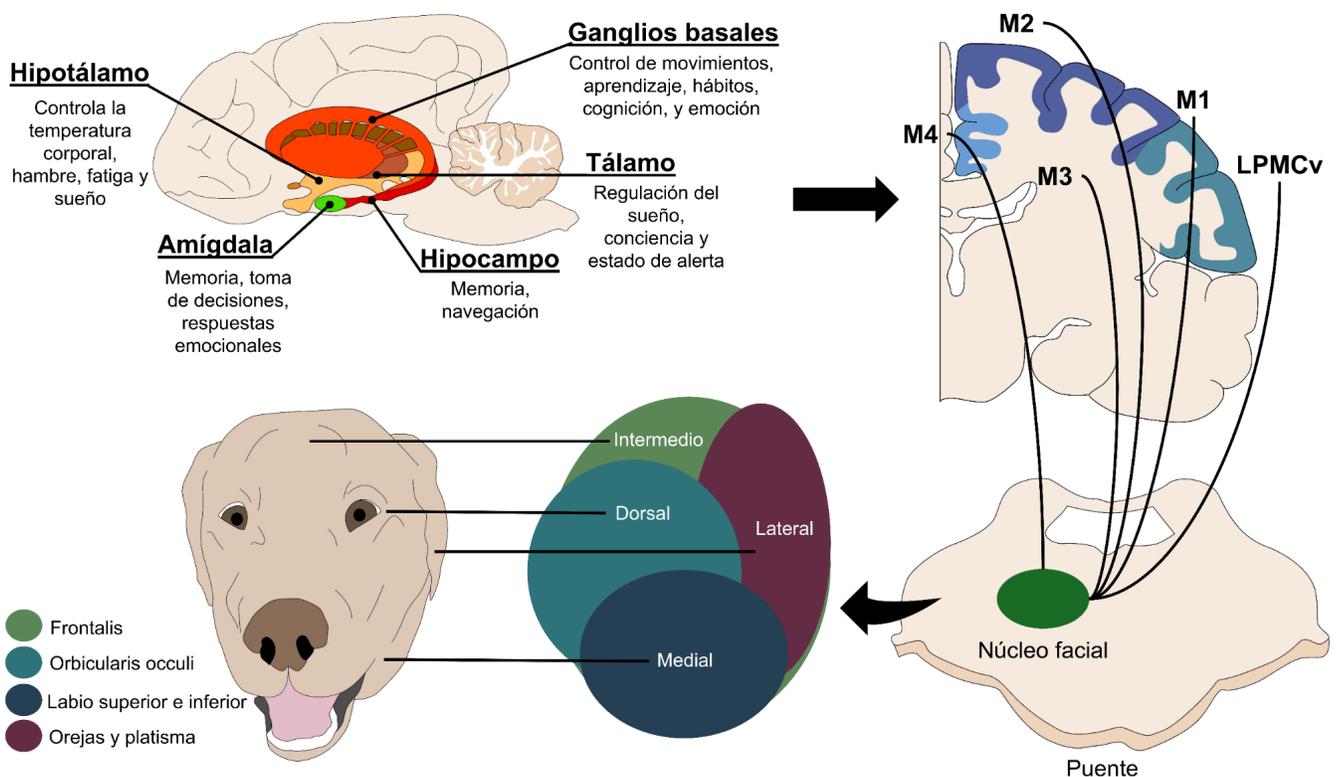
Las emociones básicas están programadas para expresarse a través de ajustes conductuales como las expresiones faciales, ya que cumplen un papel social fundamental al permitir la interpretación de estados emocionales (Mota-Rojas *et al.* 2023). Por esta razón, se asocian a los centros emocionales con rutas nerviosas dirigidas hacia los músculos del rostro para generar contracciones musculares y, en consecuencia, cambios en la expresión facial (Dolensek *et al.* 2020; Correia-Caeiro *et al.* 2021; Zych y Gogolla, 2021).

Estas rutas implican al nervio facial (VII), cuya inervación se origina en el núcleo motor facial del tronco encefálico. En primates no humanos, se ha identificado una organización topográfica en la corteza motora, donde áreas como la corteza motora suplementaria (M2) y cingulada rostral (M3) controlan la musculatura facial superior. En contraste, la corteza motora primaria (M1), la premotora lateral ventral (LPMCV) y la motora cingulada caudal (M4) regulan la porción inferior (Morecraft *et al.* 2004). Además, en especies como el mono rhesus, se ha observado que estas áreas corticales modulan regiones faciales específicas: M2 regula los músculos auriculares, M3 los oculares y M1, M4 y LPMCV los periorales (Morecraft *et al.* 2001) (Figura 2). La dimensión funcional del núcleo facial varía entre especies, dependiendo de la relevancia conductual de ciertos músculos. Por ejemplo, en ratones, el 43% de las neuronas del núcleo facial se proyectan a la región naso-labial, en correlación con el volumen muscular de dicha zona, lo que sugiere una relación proporcional entre la cantidad de fibras musculares y las conexiones neuronales que las controlan (Tsai *et al.* 1993).

El núcleo motor facial también recibe proyecciones de centros emocionales superiores como la amígdala, núcleo *accumbens*, pálido ventral y corteza orbitofrontal e insular. Estas áreas participan de forma diferencial según la valencia emocional, como se ha observado en neonatos y animales al

experimentar placer o disgusto ante estímulos gustativos (Berridge y Kringelbach, 2015). Expresiones similares se han documentado en caballos y perros durante situaciones de frustración alimentaria, lo que sugiere un mecanismo emocional conservado (Caeiro *et al.* 2017; Ricci-Bonot y Mills, 2023).

Figura 2. Neurobiología de las expresiones faciales en perros domésticos



Se esquematiza la organización topográfica de las conexiones directas entre la corteza motora y el núcleo facial. Cada tallo coordina el movimiento de distintos sectores en el rostro. Por ejemplo, la corteza motora suplementaria (M2) y cingulada rostral (M3) comandan la inervación de la musculatura facial superior. Por el contrario, la musculatura facial inferior está dominada por la corteza motora primaria (M1), la corteza premotora lateral ventral (LPMCv) y la corteza motora cingulada caudal (M4).

Estudios con imágenes neuronales y estimulación eléctrica intracerebral muestran que la amígdala y otras estructuras del prosencéfalo activan directamente la musculatura facial en respuesta a emociones como el miedo, evidenciando una jerarquía funcional superior en la generación de estas respuestas (Gomes *et al.* 2023; Morecraft *et al.* 2004). Finalmente, estructuras como el tálamo y la sustancia gris periacueductal (PAG) participan integrando señales sensoriales, motoras y emocionales, reforzando la noción de que las expresiones faciales son el resultado de una red cerebral compleja y jerárquicamente organizada (Bress y Cascio, 2024).

Expresiones faciales en estados emocionales positivos

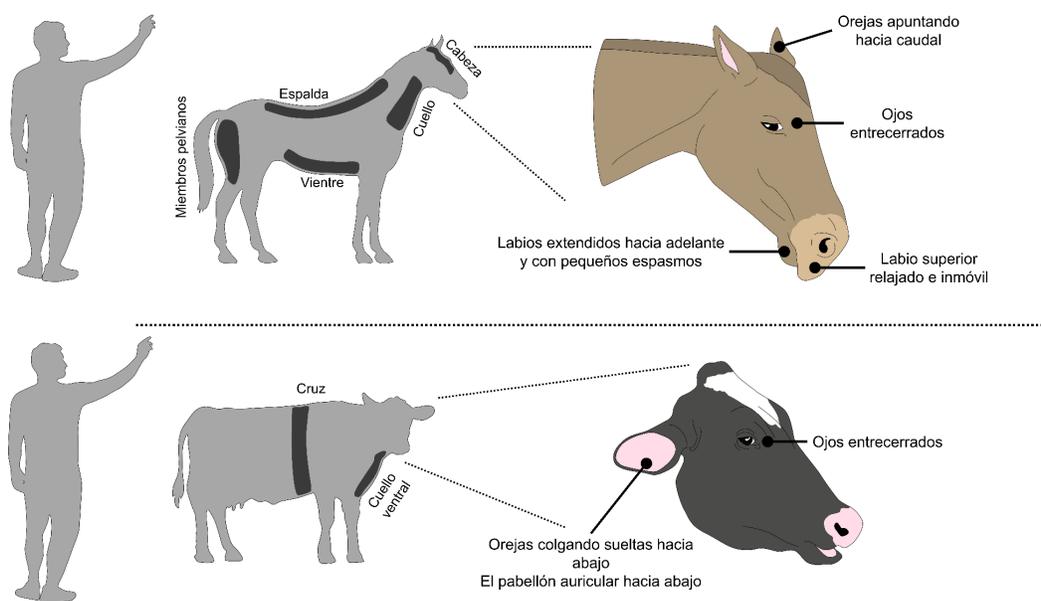
El estudio de las emociones en animales ha llevado a asociar determinadas expresiones faciales a eventos positivos como estimulación táctil, interacción humano-animal positiva y juego. En el caso de animales domésticos, las expresiones faciales en un contexto positivo se han identificado en la gran mayoría de especies debido a su cercanía con los humanos y a la importancia que tienen para la comunicación animal (Mota-Rojas *et al.* 2020; Mota-Rojas, 2023). No obstante, a diferencia de emociones negativas como miedo o ansiedad, los estados emocionales positivos han recibido menos atención debido a que suelen presentarse de manera más sutil y pueden ser difíciles de diferenciar de otras emociones (Csoltova y Mehinagic, 2020b).

De manera particular, en el caso de caballos, el estudio de las expresiones faciales se ha enfocado a reconocer cómo es que los animales perciben un evento o estímulo, sea positivo o negativo. Un ejemplo de ello es la estimulación táctil, ya sea mediante caricias con la mano o a través de cepillos mecánicos. La estimulación táctil en animales se ha reconocido como un medio para alentar estados mentales positivos ya que simula la necesidad biológica por el acicalamiento y aloacicalamiento (Hodgson *et al.* 2024; Mota-Rojas *et al.* 2024). Además, estudios refieren que puede evocar placer en los animales (Schirmer y McGlone, 2022). Esto fue estudiado por Hintze *et al.* (2016) al exponer a caballos machos y hembras de tres razas (Francés-montañés, sangre caliente y trotter) a estímulos positivos: 1) caricias con la mano en la zona del hombro y cuello; y 2) recompensa en forma de comida (mezcla de manzanas con zanahorias). Los cambios en la expresión facial se enfocaron en el número y notabilidad de pliegues perioculares debido a la contracción del músculo occipitofrontal (movimiento conocido como elevador de las cejas), la forma del párpado, visualización del blanco de los ojos y el ángulo entre la línea que pasa por el globo ocular y el pliegue más alto. Al analizar las fotos y compararlas con la expresión facial de caballos expuestos a estímulos negativos (p. ej., competencia por comida), los autores reportaron una interacción entre el ángulo ocular estrecho y las caricias. Estos resultados indican la relajación del músculo occipitofrontal frente a las caricias, por lo cual, este signo puede asociarse a un estado afectivo positivo.

De igual manera, Lansade *et al.* (2022) estudió el efecto que el uso de cepillos mecánicos tiene en la expresión facial y comportamiento de ponis galeses hembras. Los resultados mostraron que el 90% de los equinos emplearon los cepillos automáticos en zonas de difícil acceso para ellos (p. ej., la cabeza).

Además, el uso de los cepillos se reflejó en una expresión facial caracterizada por un cuello levemente elevado, ojos abiertos o parcialmente cerrados, extensión del labio superior y orejas giradas hacia caudal, casi alineadas con la nariz. Un dato adicional fue que, al realizar esta expresión facial, el 25.7% de los animales realizaron aloacicalamiento a un congénere. Resultados similares fueron obtenidos por el mismo grupo de investigación, quienes emplearon la estimulación táctil a través de cepillado gentil a yeguas galesas (Lansade *et al.* 2018). Al comparar las expresiones faciales del grupo que recibió el cepillado con aquellos en el grupo control, los del cepillado se caracterizaron por orejas apuntando hacia caudal, ojos parcialmente cerrados, labios extendidos hacia el frente y con espasmos o el labio superior inmóvil y cuello levemente elevado (Lansade *et al.* 2018) (Figura 3).

Figura 3. Expresión facial de bovinos y equinos frente a un estímulo positivo



El acicalamiento a animales domésticos, a través de las caricias a determinadas regiones corporales, se considera un evento placentero para los animales en los que se observan cambios en la expresión facial. En el caso de los equinos, una expresión asociada al estímulo positivo se caracteriza por ojos entrecerrados, orejas apuntando hacia caudal, labios extendidos hacia adelante y un labio superior relajado e inmóvil. En vacas, un pabellón auricular colgante y ojos entrecerrados son signos indicativos de estado mental positivo.

Los movimientos musculares previamente mencionados (o UAF), son actualmente estudiados de manera objetiva a través del sistema de codificación facial para equinos (EquiFACS) (Rashid *et al.* 2020). Aunque EquiFACS no describe expresiones faciales, ayuda a reconocer los músculos que participan en cada UAF. Por ejemplo, el movimiento de orejas se asocia al músculo *frontoscutularis* e *interscutularis*, el control ocular al *orbicularis oculi* y *corrugator supercilii*, la relajación de los músculos faciales al *zygomaticus* y los cambios en la región perioral al *orbicularis oris* y *levator labii superioris* (Wathan *et al.* 2015a).

Dalla Costa *et al.* (2017) también emplearon caricias con la mano en la cruz de caballos machos y hembras de distintas razas para identificar los cambios en la expresión facial, usando la escala de dolor equina (HGS, por sus siglas en inglés). Aunque la HGS fue diseñada específicamente para identificar dolor durante procedimientos quirúrgicos (p. ej., castración) o procesos patológicos (p. ej., cólico equino y claudicación) (Dalla Costa *et al.* 2014), se ha empleado para reportar la influencia que el estado emocional tiene en la presentación de ciertas UAF. Por ejemplo, el proveer caricias y recompensas nutricionales a caballos generaron puntuaciones menores a dos. Asimismo, se registró que UAF como orejas rígidas hacia atrás y músculos masticatorios prominentes y tensos no son característicos de un estado mental positivo. En otro estudio realizado durante sesiones de refuerzo positivo, los siguientes cambios faciales de yeguas de raza mixta se observaron con mayor frecuencia: incremento del blanco de los ojos (1.9 ± 0.6), tirador de la comisura labial (0.33 ± 0.2), elevación del mentón (4.8 ± 1.8), fruncimiento y elevación del labio superior (4.2 ± 1.5 y 3.0 ± 1.6), caída de la mandíbula (0.7 ± 0.9), orejas hacia adelante (3.2 ± 1.5), inclinación de la cabeza hacia la derecha (0.3 ± 0.1), y movimientos de nariz atrás/adelante (2.8 ± 0.7 y 1.3 ± 0.3) (Carmo *et al.* 2023).

De esta manera, en equinos se menciona que la expresión facial, al contrario de los indicadores conductuales, es un método más sensible para diferenciar emociones (Lansade *et al.* 2018). Por ello, estudios recientes se han enfocado en desarrollar herramientas para la detección automática de expresiones faciales y, en consecuencia, del estado emocional. Dichas herramientas han alcanzado hasta un 76% de exactitud en diferenciar emociones positivas (anticipación) de negativas (decepción y frustración) (Feighelstein *et al.* 2025).

En el caso de los rumiantes, de manera rutinaria, la ausencia de enfermedad, el buen crecimiento y la productividad se consideran indicadores de bienestar (Barrell, 2019). No obstante, poder vincular la expresión facial de un animal con un estado emocional es trascendental para una aplicación práctica puesto que la mayoría de los animales de granja son capaces de modificar su expresión facial ante diferentes eventos (Neethirajan *et al.* 2021). Un indicador facial de gran relevancia en rumiantes es la posición de las orejas (Lambert y Carder, 2019). Los rumiantes, tienen músculos altamente desarrollados en las orejas (cigomático auricular y parótido auricular), lo cual les confiere el movimiento de manera independiente. En las vacas lecheras, ovejas y cabras, las orejas colgantes o hacia atrás suelen asociarse con estados emocionales positivos inducidos por caricias o acicalamiento (Battini *et al.* 2019), en conjunto

con mantener los ojos entrecerrados (Neethirajan *et al.* 2021). Así mismo, la apertura del ojo suele disminuir hasta un 67.8% cuando la excitación es baja ante caricias (Battini *et al.* 2019).

En distintos estudios se ha documentado que el porcentaje de blanco del ojo es menor ante emociones positivas de baja excitación, como el realizado por Proctor y Carder (2015). En este estudio se emplearon 13 vacas lecheras a las cuales se les emuló el acicalamiento acariciándolas en la cruz, frente, cuello y mejillas mientras se realizaba un muestreo focal de 3 tiempos. Los resultados mostraron una disminución del 6% en el porcentaje del blanco del ojo visible durante las caricias, en comparativa al antes y después de éstas.

Así mismo, el estudio de Battini *et al.* (2019) investigó si el porcentaje de blanco del ojo y la postura de las orejas se podían relacionar con emociones positivas en vacas de cinco producciones lecheras al norte de Italia en diferentes contextos (alimentación, descanso, pastoreo y prueba de distancia del comedero). Los resultados obtenidos mostraron una relación directa con un mayor porcentaje de ojos semicerrados, mismo que fue asociado con una baja excitación y una experiencia positiva con el pastoreo (67.8%), seguido del descanso (45.3%) y la alimentación (41.9%). De igual forma, la posición de las orejas durante estos eventos se mantuvo hacia delante. Estos resultados muestran que las vacas usan de manera simultánea distintos cambios en la expresión facial para comunicar emociones, siendo así indicadores prometedores para la evaluación emocional de los rumiantes.

En animales de compañía, aunque diversos autores destacan el rol que la expresión facial tiene para comunicar su estado mental a los propietarios, su estudio se limita en gran medida a eventos negativos (p. ej., miedo, frustración, ansiedad, agresión) (Siniscalchi *et al.* 2018; Csoltova y Mehinagic, 2020b; Mota-Rojas *et al.* 2021). No obstante, entre los estudios que emplean estímulos positivos en perros (presencia del tutor), Nagasawa *et al.* (2013) resalta un efecto de lateralización en el cual los perros reaccionan con movimientos de la ceja izquierda al reencontrarse con el tutor. Esto puede asociarse al control del hemisferio izquierdo sobre emociones positivas como felicidad o sorpresa (Root *et al.* 2006). Asimismo, en la misma especie, Correia-Caeiro *et al.* (2021) reportó cambios en la expresión facial de 92 perros a quienes se les mostraron videos de congéneres expresando emociones positivas y negativas (miedo, felicidad, anticipación positiva y frustración). En estos animales, el observar los videos de congéneres incrementó la frecuencia con la que las orejas se acercan a la cabeza, lo cual se asocia a una respuesta positiva al ver a otros perros (Caeiro *et al.* 2017; Bremhorst *et al.* 2019b). Adicionalmente, el levantamiento de las mejillas y la contracción de los músculos alrededor de los ojos se considera una “expresión alegre” tanto en perros como en humanos (Correia-Caeiro *et al.* 2021).

Por otro lado, aunque no se considera una expresión facial sino un descriptor de acción facial en perros —el cual no especifica una base muscular, pero reconoce el movimiento en específico—, se ha estudiado el lamido de labios y nariz durante la exposición a estímulos negativos y positivos (expresiones faciales alegres de congéneres y humanos). En un estudio de Albuquerque *et al.* (2018) se reportó una baja frecuencia de lamido de labios frente a estímulos positivos (0.093 ± 0.034), en contraste de lo ob-

servado durante eventos negativos (0.196 ± 0.034). De igual manera, el descriptor facial “levantador de las orejas” se observó comúnmente durante anticipación positiva (Bremhorst *et al.* 2019b). De manera similar a los perros, el descriptor facial “levantador de orejas” se ha asociado a una expresión de relajación e interés en gatos domésticos expuestos a estímulos positivos (Bennett *et al.* 2017). En dicho estudio, la interacción humana a través de caricias fue empleada como estímulo positivo.

En gatos domésticos, al igual que en perros, la mayoría de los estudios se enfocan a evaluar la expresión facial durante eventos negativos (p ej., dolor). No obstante, Scott y Florkiewicz (2023) han reportado alrededor de 276 distintos signos faciales durante interacciones sociales con otros gatos y con humanos. En particular, ocho movimientos faciales se asocian a eventos afiliativos y no afiliativos. En el caso de eventos afiliativos, la expresión facial se caracteriza por la aducción de las orejas y su movimiento hacia adelante (*frontoscutularis* e *interscutularis*), bigotes hacia adelante (*levator nasii*) y ojos cerrados (*orbicularis oculi* y *levator palpebrae*).

Finalmente, estudios han mostrado que los animales no sólo son capaces de mostrar expresiones faciales asociadas a emociones positivas, sino que también son capaces de identificarlas en congéneres y otras especies. Esto se ha observado en caballos hembra y macho de las razas Merseyside, Sussex, y Surrey a quienes se les presentaron fotografías de expresiones faciales positivas, relajadas y agonísticas (Wathan *et al.* 2016). El 100% de los caballos se acercó y mostró mayor atención hacia las fotografías con una expresión facial positiva y el 80% hacia las de relajación. Asimismo, el reconocimiento de un estado mental positivo a través de la expresión facial se ha observado entre humanos y animales, como lo reportado en caballos por Trösch *et al.* (2019). En dicho estudio, yeguas galesas respondieron a videos de personas expresando enojo y felicidad. Los resultados mostraron que el 10% de las veces que las yeguas miraron los videos, mostraron una postura corporal relajada (músculos del cuello relajados, cabeza baja y el ángulo de la cruz mayor a 165°). Esto demuestra que las expresiones faciales pueden ser percibidas y utilizadas como indicadores de estados emocionales incluso por diferentes animales. Por ello, el comprender cómo se identifican y cómo se propagan dentro de un grupo social puede tener un gran impacto para mejorar el bienestar de diversas especies (Bellegarde *et al.* 2017).

Expresiones faciales en estados emocionales negativos

Los estados emocionales negativos, a diferencia de los estados emocionales positivos como el placer o el juego se encuentran influenciados por una actividad neurobiológica diferente. De acuerdo con la teoría propuesta por Darwin (1872), el manifestar una emoción cumple con tres funciones fundamentales: adaptar a un animal a un estímulo ambiental, comunicar la emoción y posiblemente contribuir al surgimiento de otra emoción. Con base a esta teoría, los estados negativos preparan al organismo para una situación ambiental adversa como puede ser la lucha por territorio, por alimento o frente a estados que pueden generar miedo (Spunt *et al.* 2017; Coria-Avila *et al.* 2022).

La expresión facial asociada al miedo tal vez es una de las condiciones que se ha estudiado de manera amplia en animales debido al impacto que éste tiene en el nivel de bienestar y en el rendimiento productivo de los mismos (Grandin, 2018; Mota-Rojas *et al.* 2024). La respuesta al miedo ha sido evaluada en vacas lecheras bajo pruebas de distancia de evitación en el comedero (Battini *et al.* 2019). En dicho estudio se observó que la prueba de evitación ocasionó que los animales exhibieran el blanco del ojo en un 44.8% y en un 95.5% de los casos posicionaran las orejas dirigidas hacia el evaluador.

La apertura ocular se asocia a la respuesta del sistema nervioso simpático (SNSi) a un estímulo amenazante como un depredador o un extraño en territorio propio (Lezama-García *et al.* 2019; Mota-Rojas *et al.* 2023). El incremento de la actividad del SNSi, y la consecuente secreción de catecolaminas, estimulan las fibras adrenérgicas presentes en los nervios ciliares cortos que inervan el músculo dilatador del iris (Rollins *et al.* 2014; Kim *et al.* 2015). El efecto de esta respuesta es el incremento del diámetro de la pupila como se muestra en la Figura 4 en gatos, donde se ejemplifica como un animal durante una potencial amenaza (visita médica) puede ocasionar el incremento del tamaño de la pupila. Esto permite mayor entrada de luz ambiental, facilitando la vigilancia ante alguna amenaza (Mathôt, 2018; Nicholson y O'Carroll, 2021).

Figura 4. Expresión facial de felino doméstico asociada al miedo



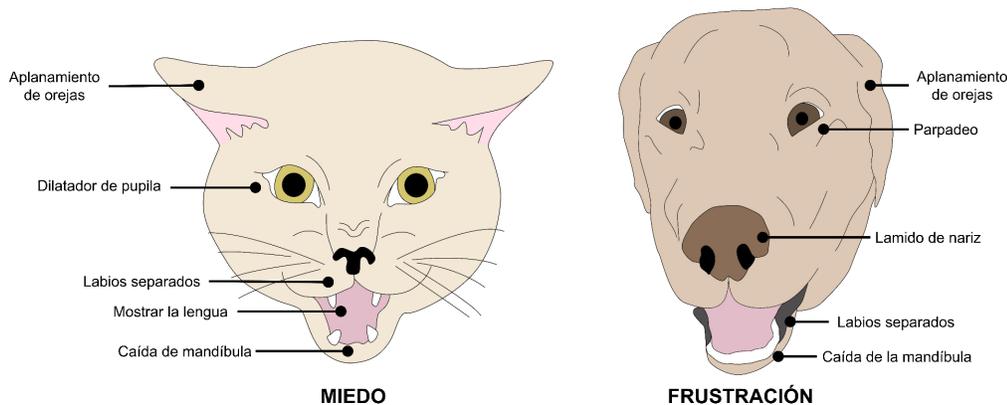
La fotografía muestra a un felino macho de 4 años que muestra una expresión facial asociada a miedo debido a una consulta médica. Es posible resaltar la apertura de los párpados, dilatación pupilar y el aplanamiento de las orejas.

Además de la apertura ocular, en vacas, la posición de las orejas se considera otro indicativo del estado afectivo de los animales. En este sentido, Marchado *et al.* (2023) evaluaron la asociación entre las posiciones de orejas –y cola– en vacas lecheras de acuerdo frente a un estímulo negativo: el abrir repentinamente una sombrilla frente al animal. Al evaluar el antes y después del estímulo, se encontró que las orejas se mantuvieron en una posición horizontal con una frecuencia de 0.75. Resultados similares fueron reportados por Lambert y Carder (2019), quienes usaron el paradigma de contraste positivo y negativo en 22 vacas lecheras Holstein para determinar si la posición de las orejas puede ser usada como un indicador del estado emocional. Sus observaciones indicaron que las orejas aplanadas hacia atrás se asociaron a estímulos negativos como frustración debido al ofrecimiento de alimento desagradable para el animal. En resumen, durante estados emocionales negativos, se busca la priorización de los sentidos de visión y audición para percibir las amenazas. Por ello, se observan cambios en ambas regiones.

En cerdos, Camerlink *et al.* (2018) diferenciaron las expresiones faciales de cerdos durante un evento agonístico (agresión). Entre los principales cambios se registró que el tamaño de los ojos en animales incitadores de la agresión fue mayor (1.05 ± 0.003) que aquellos que recibieron la agresión (0.99 ± 0.03). Además, se observó un incremento de la proporción del hocico durante la agresión (pre agresión= 1.8 *vs.* agresión= 2.1). Esto posiblemente confirma que las expresiones faciales comunican el estado emocional de los animales, que, incluso pueden vincularse con la intención de dicho estado para emitir una respuesta adecuada. En equinos, Lundbland *et al.* (2021) evaluaron la frecuencia de movimientos faciales y la respuesta fisiológica de 28 caballos transportados en remolque durante 6 horas bajo dos condiciones: en aislamiento y en compañía. Durante el aislamiento, los autores observaron un incremento del 30% en la frecuencia de presentación del blanco de los ojos, dilatación de fosas nasales, elevación del párpado superior, posición de las orejas y parpadeo. Esto fue precedido en ambas condiciones por el incremento de la frecuencia cardíaca en 53 latidos por minuto. Dichos resultados muestran que la expresión facial es un reflejo del estado mental del animal frente a situaciones potencialmente estresantes como el transporte (Reid *et al.* 2017; Zablocki-Thomas *et al.* 2022).

En perros, la apertura ocular fue evaluada por Burza *et al.* (2022), quienes investigaron la capacidad humana para el reconocimiento de emociones básicas como el miedo en perros. Los participantes asignaron una emoción al animal a partir de la observación de fotografías de expresiones faciales de tres razas de perros (pastor belga, crestado rodesiano y dóberman). Los resultados mostraron que una mayor exposición del blanco de los ojos se asoció a miedo (Figura 5). Por otra parte, Gähwiler *et al.* (2020) asoció el aplanamiento de orejas hacia atrás a la respuesta de miedo en perros expuestos a videos de fuegos artificiales (tamaño de efecto Cohen= 0.69). Además, otros descriptores de acción facial como el jadeo y parpadeo aumentaron un 60%.

Figura 5. Expresiones faciales durante la percepción de emociones negativas en animales de compañía.



La imagen del lado izquierdo muestra los indicadores faciales de miedo en un felino doméstico. Por otra parte, la imagen de la derecha resalta los indicadores de una cara de frustración en caninos domésticos.

En la misma especie, Bremhorst *et al.* (2019b) analizaron la expresión facial de 28 perros expuestos a frustración mediante la expectativa de recompensas alimenticias y juguetes. Durante la condición negativa, aumentó la frecuencia de indicadores como parpadeo, aplanamiento de las orejas (orientadas hacia atrás), separación de los belfos, caída de la mandíbula y lamido de la nariz. Los autores argumentaron que el aplanamiento auricular ha sido previamente vinculado con algunas emociones de valencia negativa, incluyendo la ansiedad, por lo que podría representar un indicador prometedor para la evaluación de esta emoción. No obstante, también destacaron que la evidencia empírica que relaciona de manera directa esta expresión con estados emocionales específicos aún es limitada.

Similarmente, Ellis (2018) describe que algunos gatos, cuando enfrentan ansiedad aguda o estímulos generadores de miedo, tienden a aplanar las orejas hacia abajo. Sin embargo, también se menciona que pueden mostrar signos de hipervigilancia, como las orejas erguidas o en movimiento siguiendo la fuente de sonido, por lo cual es crucial conocer a la especie para identificar correctamente los cambios en la expresión facial.

Dolor

El dolor es una condición adversa que, de acuerdo con la Asociación Internacional del estudio del dolor (IASP), implica componentes emocionales y sensoriales desagradables asociados a un daño tisular real o potencial (Raja *et al.* 2020). Es un evento que puede generar estados negativos como miedo, ansiedad o frustración (Monteiro *et al.* 2022).

El dolor se asocia a respuestas emocionales debido a que, posterior a que los estímulos nocivos son reconocidos por la corteza cerebral (Lamont *et al.* 2000; Ellison, 2017; Bell, 2018), el tálamo, uno de los centros integradores del dolor, mantiene conexiones con la amígdala (Purves *et al.* 2001; Afifi y Bergman, 2006). Debido a estas interconexiones presentes en la amígdala, se produce la coordinación de respuestas motoras cuando se percibe dolor agudo, incluidos los cambios en la expresión facial (Fendt y Fanselow, 1999). Esto produce la contracción de músculos como el *frontalis* medial y el *corrugador superciliar*, facilitando expresiones asociadas al dolor, como la elevación del labio inferior, la extensión de las comisuras labiales o el fruncimiento de los labios (Berridge y Kringelbach, 2015; Gomes *et al.* 2023).

Las características faciales asociadas al dolor se han descrito en distintas especies, por ejemplo, en bovinos, equinos, ovinos, porcinos, felinos, roedores y conejos (Gleerup *et al.* 2015; Mogil *et al.* 2020; Mota-Rojas *et al.* 2020; Benato y Rooney, 2022). En caballos adultos expuestos a estímulos nocivos como un torniquete en el antebrazo y la aplicación tópica de capsaicina, Gleerup *et al.* (2015) describieron la expresión facial de dolor. Los autores observaron en ambos casos que la frecuencia de movimientos como posición asimétrica de las orejas, dilatación de las fosas nasales, tensión de los labios y tensión de los músculos orbitales aumentaron de forma significativa en un 50% en comparación con su ensayo control.

Aunque los cambios dependen en gran medida de la especie, existen similitudes en los indicadores faciales de dolor. Por ejemplo, al comparar gatos, ratones y ratas, es posible observar que su expresión se caracteriza por el aplanamiento de las orejas, la tensión orbital y la tensión de los bigotes (Leach *et al.* 2012; Evangelista *et al.* 2019; Domínguez-Oliva *et al.* 2023;). Estos últimos cambios se explican por la contracción de los músculos *levator nasolabialis* (Caeiro *et al.* 2017; Domínguez-Oliva *et al.* 2022; Mota-Rojas *et al.* 2025). El reconocimiento de la expresión facial asociada a la percepción de dolor agudo ha llevado al desarrollo de escalas de dolor (o Grimace Scales) en equinos (Dalla Costa *et al.* 2014), rumiantes (Gleerup *et al.* 2015), felinos domésticos (Evangelista *et al.* 2019) y en animales de laboratorio (Benato y Rooney, 2022; Domínguez-Oliva *et al.* 2022; Mogil, 2022). Estas escalas describen UAF distintivas en las especies y otorgan un puntaje para evaluar el grado de dolor de manera objetiva. En el caso de los perros domésticos, a la fecha no existe una escala de evaluación de dolor (Mota-Rojas *et al.* 2021). No obstante, Casas Alvarado *et al.* (2025) sugieren que una expresión facial en perras sujetas a ovariectomía se caracteriza por la presencia de parpadeo, tensión de la comisura labial, tensión

de los párpados y tensión de los labios (Figura 6). Por consiguiente, las respuestas emocionales del dolor son un campo en el que el estudio de la expresión facial es crucial como método no invasivo para evaluar el grado de dolor agudo, considerando la especie y a las características anatómicas.

Figura 6. Paciente con expresión facial de dolor leve evaluado mediante escalas de reconocimiento clínico



DIVAS= 40 puntos
UMPS= 7 puntos
GCMPS= 4 puntos

Durante el postoperatorio de una ovariectomía. Nótese la tensión de los párpados, la tensión de los labios, el posicionamiento de las orejas y el encorvamiento leve, a pesar de que no manifiesta hipertensión o taquicardia. DIVAS= escala dinámica interactiva visual analógica. UMPS= escala de evaluación del dolor de la Universidad de Melbourne. GCMPS= escala de evaluación y manejo del dolor de la Universidad de Glasgow, versión corta.

Perspectivas

Una de las principales limitantes y retos del estudio en torno a la expresión facial son las diferencias anatómicas entre especies (Waller *et al.* 2020). Por ejemplo, en el equino se describe que los músculos *parotido auricularis*, *zygomático auricularis*, *interscutularis* y *frontoscutularis* permiten el movimiento de las orejas hacia lateral, frontal y caudal. No obstante, estos músculos no se identifican en perros y gatos domésticos (Caeiro *et al.* 2013; Waller *et al.* 2013). Debido a ello, aunque la mayoría de las especies suele compartir un indicativo facial asociado a cierta emoción (p. ej., ojos entrecerrados frente a estímulos positivos) deben realizarse evaluaciones por especie y contexto.

Otro campo de investigación poco explorado es la aplicación de las escalas de dolor para evaluar emociones positivas o negativas. En este sentido, Farghal *et al.* (2024) observaron que las puntuaciones en la Escala de Dolor de Becerras (CGS) aumenta en situaciones que no están asociadas con dolor, como la estancia en un corral de espera o la separación de los terneros. La proporción de terneros que presentó cambios en la posición de las orejas aumentó del 40 al 75% tras el aislamiento. La tensión en el músculo masticador se incrementó del 90 al 100%, mientras que la tensión orbitaria mostró una reducción del 20% al 10%. Además, se observaron cambios en la dilatación de los orificios nasales en el 100% de los terneros evaluados. Estos hallazgos indican que, aunque aún no se han definido expresiones faciales específicamente asociadas al miedo o ansiedad en becerros, la CGS podría ser una herramienta prometedora para identificar emociones negativas distintas al dolor, como la ansiedad. Por otro lado, aún queda por determinar la influencia de la interacción humano-animal en el desarrollo de expresiones faciales, ya que en especies como los perros, la anatomía facial ha sido influenciada por el proceso de domesticación y para facilitar la comunicación con los humanos (Kaminski *et al.* 2019).

CONCLUSIONES

La evaluación de las emociones en animales, como parte de la estrategia para preservar el bienestar animal, requiere indicadores no verbales del estado afectivo de las especies. Las expresiones faciales son indicadores de suma importancia para comprender las emociones debido al mecanismo neurobiológico que liga una emoción con el control motor facial. Durante eventos como la anticipación positiva, acicalamiento y refuerzos nutricionales, algunos de los principales indicadores asociados a un estado mental positivo son la apertura ocular acompañada de levantamiento de cejas y cambios en la posición de las orejas, manteniendo una apariencia relajada en animales de granja y domésticos. Por el contrario, cuando los animales están expuestos a eventos negativos, los principales indicadores de miedo, ansiedad o frustración incluyen el aplanamiento y retracción de orejas, apertura inmediata de ojos, dilatación pupilar, tensión en el músculo masticatorio y dilatación de los orificios nasales. Adicionalmente, el

estudio de las emociones y la expresión facial ha llevado al desarrollo de escalas de dolor, las cuales caracterizan movimientos faciales con el fin de cuantificar el dolor. De esta manera, observar la expresión facial de los animales puede emplearse como un indicativo del estado mental (positivo o negativo) y del contexto en el que se desenvuelven los animales.

BIBLIOGRAFÍA

- Affi, A., & Bergman, R. (2006). *Functional neuroanatomy* (2.^a ed.). McGraw-Hill.
- Albuquerque, N., Guo, K., Wilkinson, A., Resende, B., & Mills, D. S. (2018). Mouth-licking by dogs as a response to emotional stimuli. *Behavioural Processes*, *146*, 42–45. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.11.006>
- Amici, F., Waterman, J., Kellermann, C. M., Karimullah, K., & Bräuer, J. (2019). The ability to recognize dog emotions depends on the cultural milieu in which we grow up. *Scientific Reports*, *9*(1), 16414. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52938-4>
- Anderson, D. E., & Muir, W. W. (2005). Pain management in cattle. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice*, *21*(3), 623–635. <https://doi.org/10.1016/j.cvfa.2005.07.002>
- Anderson, D. J., & Adolphs, R. (2014). A framework for studying emotions across species. *Cell*, *157*(1), 187–200. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.03.003>
- Antoniadis, E. A., Winslow, J. T., Davis, M., & Amaral, D. G. (2007). Role of the primate amygdala in fear-potentiated startle: Effects of chronic lesions in the rhesus monkey. *The Journal of Neuroscience*, *27*(28), 7386–7396. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5643-06.2007>
- Battini, M., Agostini, A., & Mattiello, S. (2019). Understanding cows' emotions on farm: Are eye white and ear posture reliable indicators? *Animals*, *9*(8), 477. <https://doi.org/10.3390/ani9080477>
- Baxter, M. G., & Croxson, P. L. (2012). Facing the role of the amygdala in emotional information processing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(52), 21180–21181. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1219167110>
- Bekoff, M. (2000). Animal emotions: Exploring passionate natures. *BioScience*, *50*(10), 861–870. [https://doi.org/10.1641/00063568\(2000\)050\[0861:AEEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/00063568(2000)050[0861:AEEP]2.0.CO;2)
- Bell, A. (2018). The neurobiology of acute pain. *The Veterinary Journal*, *237*, 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2018.05.004>
- Bellegarde, L. G. A., Haskell, M. J., Duvaux-Ponter, C., Weiss, A., Boissy, A., y Erhard, H. W. (2017). Face-based perception of emotions in dairy goats. *Applied Animal Behaviour Science*, *193*:51–59. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2017.03.014>
- Benato, L., y Rooney, N. (2022). Bristol Rabbit Pain Scale (BRPS): Clinical utility , validity and reliability, *BMC Veterinary Research*, *in review*:1–15.

- Bennett, V., Gourkow, N., y Mills, D. (2017). Facial correlates of emotional behaviour in the domestic cat (*Felis catus*), *Behav Process*, *141*:342–350.
- Berridge, K. C., y Kringelbach, M. L. (2008). Affective neuroscience of pleasure: reward in humans and animals, *Psychopharmacology*, *199*(3):457–480. <https://doi.org/10.1007/s00213-008-1099-6>
- Bremhorst, A., Sutter, N. A., Würbel, H., Mills, D. S., y Riemer, S. (2019). Differences in facial expressions during positive anticipation and frustration in dogs awaiting a reward, *Scientific Reports*, *9*(1):19312. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55714-6>
- Bress, K. S., y Cascio, C. J. (2024). Sensorimotor regulation of facial expression – An untouched frontier, *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *162*:105684. <https://doi.org/10.1016/J.NEUBIO-REV.2024.105684>
- Burza, L. B., Bloom, T., Trindade, P. H. E., Friedman, H., y Otta, E. (2022). Reading emotions in Dogs' eyes and Dogs' faces, *Behavioural Processes*, *202*:104752. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2022.104752>
- Caeiro, C. C., Burrows, A. M., y Waller, B. M. (2017). Understanding feline feelings: An investigation of cat owners' perceptions of problematic cat behaviors, *Applied Animal Behaviour Science*, *189*:66–78. <https://doi.org/10.1016/J.APPLANIM.2017.01.005>
- Caeiro, C., Guo, K., y Mills, D. (2017). Dogs and humans respond to emotionally competent stimuli by producing different facial actions, *Scientific Reports*, *7*(1):15525. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15091-4>
- Caeiro, C., Waller, B., y Burrows, A. (2013). *The Cat Facial Action Coding System manual* (CatFACS).
- Caeiro, Cátia C., Waller, B. M., Zimmermann, E., Burrows, A. M., y Davila-Ross, M. (2013). OrangFACS: A Muscle-Based Facial Movement Coding System for Orangutans (*Pongo* spp.), *International Journal of Primatology*, *34*(1):115–129. <https://doi.org/10.1007/S10764-012-9652-X/METRICS>
- Camerlink, I., Coulange, E., Farish, M., Baxter, E. M., y Turner, S. P. (2018). Facial expression as a potential measure of both intent and emotion, *Scientific Reports*, *8*(1):17602. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35905-3>
- Carmo, L. G., Werner, L. C., Michelotto, P. V., y Daros, R. R. (2023). Horse behavior and facial movements in relation to food rewards, *PLOS ONE*, *18*(6):e0286045. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0286045>
- Carranza, J., Álvarez, F., Arias de Reyna, L. I. (2010). La causación del comportamiento: modelos clásicos y causas externas, *En Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura.(3a ed.) pp. 41–61.
- Casas-Alvarado, A., Martínez Burnes, J., Mora Medina, P., Hernández Avalos, I., Miranda Cortes, A. E., Dominguez Oliva, A., y Mota Rojas, D. (2025). Facial action units as biomarkers of postoperative pain in ovariohysterectomized bitches treated with cannabidiol and meloxicam”, *Research in Veterinary Science, In Review*.

- Cohen, S., y Beths, T. (2020). Grimace Scores: Tools to Support the Identification of Pain in Mammals Used in Research, *Animals*, 10(10):1726. <https://doi.org/10.3390/ani10101726>
- Coria-Avila, G. A., Pfaus, J. G., Orihuela, A., Domínguez-Oliva, A., José-Pérez, N., Hernández, L. A., y Mota-Rojas, D. (2022). The Neurobiology of Behavior and Its Applicability for Animal Welfare: A Review, *Animals*, 12(7):928. <https://doi.org/10.3390/ani12070928>
- Correia-Caeiro, C., Guo, K., y Mills, D. (2021). Bodily emotional expressions are a primary source of information for dogs, but not for humans, *Animal Cognition*, 24(2):267–279. <https://doi.org/10.1007/S10071-021-01471-X>
- Csoltova, E., y Mehinagic, E. (2020a). Where Do We Stand in the Domestic Dog (*Canis familiaris*) Positive-Emotion Assessment: A State-of-the-Art Review and Future Directions, *Frontiers in Psychology* 11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.02131>
- Dalla Costa, E., Bracci, D., Dai, F., Lebelt, D., y Minero, M. (2017). Do Different Emotional States Affect the Horse Grimace Scale Score? A Pilot Study, *Journal of Equine Veterinary Science*, 54:114–117. <https://doi.org/10.1016/j.jevs.2017.03.221>
- Dalla Costa, E., Minero, M., Lebelt, D., Stucke, D., Canali, E., y Leach, M. C. (2014). Development of the Horse Grimace Scale (HGS) as a Pain Assessment Tool in Horses Undergoing Routine Castration, *PLoS ONE*, 9(3):e92281. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092281>
- Darwin, C. (1872). The Expressions of the Emotions in Man and Animals, *Nature*, 36:294-295. <https://doi.org/10.1038/036294c0>
- Davies, H., Wolz, I., Leppanen, J., Fernandez-Aranda, F., Schmidt, U., y Tchanturia, K. (2016). Facial expression to emotional stimuli in non-psychotic disorders: A systematic review and meta-analysis, *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 64:252–271. <https://doi.org/10.1016/J.NEU-BIOREV.2016.02.015>
- Dolensek, N., Gehrlach, D. A., Klein, A. S., y Gogolla, N. (2020). Facial expressions of emotion states and their neuronal correlates in mice, *Science*, 368(6486):89–94. <https://doi.org/10.1126/science.aaz9468>
- Domínguez-Oliva, A., Chávez, C., Martínez-Burnes, J., Olmos-Hernández, A., Hernández-Avalos, I., y Mota-Rojas, D. (2024). Neurobiology and Anatomy of Facial Expressions in Great Apes: Application of the AnimalFACS and Its Possible Association with the Animal's Affective State, *Animals*, 14(23):3414. <https://doi.org/10.3390/ani14233414>
- Domínguez-Oliva, A., Hernández-Avalos, I., Martínez-Burnes, J., Olmos-Hernández, A., Verduzco-Mendoza, A., y Mota-Rojas, D. (2023). The Importance of Animal Models in Biomedical Research: Current Insights and Applications, *Animals*, 13(7):1223. <https://doi.org/10.3390/ani13071223>
- Domínguez-Oliva, A., Mota-Rojas, D., Hernández-Avalos, I., Mora-Medina, P., Olmos-Hernández, A., Verduzco-Mendoza, A., Casas-Alvarado, A., y Whittaker, A. L. (2022). The neurobiology

- of pain and facial movements in rodents: Clinical applications and current research”, *Frontiers in Veterinary Science*, 9:1016720. <https://doi.org/10.3389/fvets.2022.1016720>
- Domínguez-Oliva, A., Olmos-Hernández, A., Hernández-Ávalos, I., Lecona-Butrón, H., Mora-Medina, P., y Mota-Rojas, D. (2023). Rat Grimace Scale as a Method to Evaluate Animal Welfare, Nociception, and Quality of the Euthanasia Method of Wistar Rats, *Animals*, 13(20):3161. <https://doi.org/10.3390/ANI13203161>
- Ellis, S. L. H. (2018). Recognising and assessing feline emotions during the consultation: History, body language and behaviour, *Journal of feline medicine and surgery*, 20(5):445–456. <https://doi.org/10.1177/1098612X18771206>
- Ellison, D. L. (2017). Physiology of Pain, *Critical Care Nursing Clinics of North America*, 29(4):397–406. <https://doi.org/10.1016/j.cnc.2017.08.001>
- Evangelista, M. C., Watanabe, R., Leung, V. S. Y., Monteiro, B. P., O’Toole, E., Pang, D. S. J., y Steagall, P. V. (2019). Facial expressions of pain in cats: the development and validation of a Feline Grimace Scale, *Scientific Reports*, 9(1):19128. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55693-8>
- Farghal, M., Pajor, E., Luna, S. P. L., Pang, D., Windeyer, M. C., y Ceballos, M. C. (2024). Development of the calf grimace scale for pain and stress assessment in castrated Angus beef calves, *Scientific Reports*, 14(1):25620. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-77147-6>
- Feighelstein, M., Ricci-Bonot, C., Hasan, H., Weinberg, H., Rettig, T., Segal, M., Distelfeld, T., Shimshoni, I., Mills, D. S., y Zamansky, A. (2025). Correction: Automated recognition of emotional states of horses from facial expressions”, *PLOS ONE*, 20(2):e0319501. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0319501>
- Fendt, M., y Fanselow, M. S. (1999). The neuroanatomical and neurochemical basis of conditioned fear, *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23(5):743–760. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00016-0](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00016-0)
- Gähwiler, S., Bremhorst, A., Tóth, K., y Riemer, S. (2020). Fear expressions of dogs during New Year fireworks: a video analysis, *Scientific Reports*, 10(1):16035. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72841-7>
- Gehrlach, D. A., Dolensek, N., Klein, A. S., Roy Chowdhury, R., Matthys, A., Junghänel, M., Gaitanos, T. N., Podgornik, A., Black, T. D., Reddy Vaka, N., Conzelmann, K. K., y Gogolla, N. (2019). Aversive state processing in the posterior insular cortex, *Nature Neuroscience*, 22:1424–1437. <https://doi.org/10.1038/s41593-019-0469-1>
- Gleerup, Karina B, Forkman, B., Lindegaard, C., y Andersen, P. H. (2015). An equine pain face, *Veterinary Anaesthesia and Analgesia*, 42(1):103–114. <https://doi.org/10.1111/vaa.12212>
- Gleerup, Karina Bech, Andersen, P. H., Munksgaard, L., y Forkman, B. (2015). Pain evaluation in dairy cattle, *Applied Animal Behaviour Science*, 171:25–32. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.08.023>

- Gomes, N., Pause, B. M., Smeets, M. A. M., y Semin, G. R. (2023). Comparing fear and anxiety chemosignals: Do they modulate facial muscle activity and facilitate identifying facial expressions?, *Chemical Senses*, 48:1–14. <https://doi.org/10.1093/CHEMSE/BJAD016>
- Grandin, T. (2018). My Reflections on Understanding Animal Emotions for Improving the Life of Animals in Zoos, *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 21:12-22. <https://doi.org/10.1080/10888705.2018.1513843>
- Hernández-Avalos, I., Flores-Gasca, E., Mota-Rojas, D., Casas-Alvarado, A., Miranda-Cortés, A. E., y Domínguez-Oliva, A. (2021). Neurobiology of anesthetic-surgical stress and induced behavioral changes in dogs and cats: A review, *Veterinary World*, 14(2):393–404. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2021.393-404>
- Hintze, S., Smith, S., Patt, A., Bachmann, I., y Würbel, H. (2016). Are Eyes a Mirror of the Soul? What Eye Wrinkles Reveal about a Horse's Emotional State, *PLOS ONE*, 11(10):e0164017. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164017>
- Ho, C. Y., y Berridge, K. C. (2014). Excessive disgust caused by brain lesions or temporary inactivations: mapping hotspots of the nucleus *accumbens* and ventral pallidum, *European Journal of Neuroscience*, 40(10):3556–3572. <https://doi.org/10.1111/EJN.12720>
- Hodgson, G. M. W., Flay, K. J., Perroux, T. A., y McElligott, A. G. (2024). You lick me, I like you: understanding the function of allogrooming in ungulates, *Mammal Review*, 54(4):373–386. <https://doi.org/10.1111/mam.12351>
- Jhang, J., Lee, H., Kang, M. S., Lee, H.-S., Park, H., y Han, J.-H. (2018). Anterior cingulate cortex and its input to the basolateral amygdala control innate fear response, *Nature Communications*, 9(1):2744. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05090-y>
- Julle-Danière, É., Micheletta, J., Whitehouse, J., Joly, M., Gass, C., Burrows, A. M., y Waller, B. M. (2015). MaqFACS (Macaque Facial Action Coding System) can be used to document facial movements in Barbary macaques (*Macaca sylvanus*), *PeerJ*, 15(3):e1248. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.1248/SUPP-10>
- Kaminski, J., Waller, B., y Diogo, R. (2019). Evolution of facial muscle anatomy in dogs, *PNAS*, 29:14677–14681.
- Kaminski, Juliane, Hynds, J., Morris, P., y Waller, B. M. (2017). Human attention affects facial expressions in domestic dogs, *Scientific Reports*, 7(1):2914. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-12781-x>
- Kaminski, Juliane, Waller, B. M., Diogo, R., Hartstone-Rose, A., y Burrows, A. M. (2019). Evolution of facial muscle anatomy in dogs, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(29):14677–14681. <https://doi.org/10.1073/pnas.1820653116>
- Keifer, O. P., Hurt, R. C., Ressler, K. J., y Marvar, P. J. (2015). The physiology of fear: Reconceptualizing the role of the central amygdala in fear learning, *Physiology*, 30(5):389–401. <https://doi.org/10.1152/physiol.00058.2014>

- Kennedy, A., Kunwar, P. S., Li, L., Stagkourakis, S., Wagenaar, D. A., y Anderson, D. J. (2020). Stimulus-specific hypothalamic encoding of a persistent defensive state, *Nature*, *586*(7831):730–734. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2728-4>
- Kentâ C. Berridge, y Mortenâ L. Kringelbach. (2015). Pleasure systems in the brain. *Neuron*, *86*(3):646–664.
- Kim, J., Heo, J., Ji, D., y Kim, M.-S. (2015). Quantitative assessment of pupillary light reflex in normal and anesthetized dogs: a preliminary study, *Journal of Veterinary Medical Science*, *77*(4):475–478. <https://doi.org/10.1292/jvms.14-0387>
- Kleszcz, A., Cholewińska, P., Front, G., Pacoń, J., Bodkowski, R., Janczak, M., y Dorobisz, T. (2022). Review on Selected Aggression Causes and the Role of Neurocognitive Science in the Diagnosis, *Animals*, *12*(3):281. <https://doi.org/10.3390/ani12030281>
- Krause, F. C., Linardatos, E., Fresco, D. M., y Moore, M. T. (2021). Facial emotion recognition in major depressive disorder: A meta-analytic review, *Journal of Affective Disorders*, *293*:320–328. <https://doi.org/10.1016/j.jad.2021.06.053>
- Kremer, L., Klein Holkenborg, S. E. J., Reimert, I., Bolhuis, J. E., y Webb, L. E. (2020). The nuts and bolts of animal emotion, *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *113*:273–286. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.01.028>
- Lambert, H., y Carder, G. (2019). Positive and negative emotions in dairy cows: Can ear postures be used as a measure?, *Behavioural Processes*, *158*:172–180. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.12.007>
- Lamont, L. A., Tranquilli, W. J., y Grimm, K. A. (2000). Physiology of Pain, *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, *30*(4):703–728. [https://doi.org/10.1016/S0195-5616\(08\)70003-2](https://doi.org/10.1016/S0195-5616(08)70003-2)
- Lansade, L., Lemarchand, J., Reigner, F., Arnould, C., y Bertin, A. (2022). Automatic brushes induce positive emotions and foster positive social interactions in group-housed horses, *Applied Animal Behaviour Science*, *246*:105538. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105538>
- Lansade, L., Nowak, R., Lainé, A.-L., Leterrier, C., Bonneau, C., Parias, C., y Bertin, A. (2018). Facial expression and oxytocin as possible markers of positive emotions in horses, *Scientific Reports*, *8*(1):4680. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32993-z>
- Leach, M. C., Klaus, K., Miller, A. L., Scotto di Perrotolo, M., Sotocinal, S. G., y Flecknell, P. A. (2012). The Assessment of Post-Vasectomy Pain in Mice Using Behaviour and the Mouse Grimace Scale, *PLOS ONE*, *7*(4):e35656. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035656>
- Levine, E. D. (2008). Feline Fear and Anxiety, *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, *38*(5):1065–1079. <https://doi.org/10.1016/j.cvsm.2008.04.010>
- Lezama-García, K., Orihuela, A., Olmos-Hernández, A., Reyes-Long, S., y Mota-Rojas, D. (2019). Facial expressions and emotions in domestic animals, *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture*,

- Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 14:1-12. <https://doi.org/10.1079/PAVS-NNR201914028>
- Lezama-García, Karina, Mariti, C., Mota-Rojas, D., Martínez-Burnes, J., Barrios-García, H., y Gazzano, A. (2019). Maternal behaviour in domestic dogs, *International Journal of Veterinary Science and Medicine*, 7(1):20–30. <https://doi.org/10.1080/23144599.2019.1641899>
- Liu, Y., Rodenkirch, C., Moskowitz, N., Schriver, B., y Wang, Q. (2017). Dynamic Lateralization of Pupil Dilation Evoked by Locus Coeruleus Activation Results from Sympathetic, Not Parasympathetic, Contributions, *Cell Reports*, 20(13):3099–3112. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2017.08.094>
- Lundblad, J., Rashid, M., Rhodin, M., y Haubro Andersen, P. (2021). Effect of transportation and social isolation on facial expressions of healthy horses, *PLOS ONE*, 16(6):e0241532. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0241532>
- Machado, M., Silveira, R. M. F., Bittar, C. M. M., Lobos, C. M. V., y Silva, I. J. O. da. (2023). Can the emotional state of calves be noticed by their facial expression and heart rate?, *Applied Animal Behaviour Science*, 260:105874. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105874>
- Malezieux, M., Klein, A. S., y Gogolla, N. (2023). Neural Circuits for Emotion, *Annual Review of Neuroscience*, 46:211–231. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-111020-103314>
- Mathôt, S. (2018). Pupillometry: Psychology, Physiology, and Function, *Journal of Cognition*, 1(1):16. <https://doi.org/10.5334/joc.18>
- McLennan, K., y Mahmoud, M. (2019). Development of an Automated Pain Facial Expression Detection System for Sheep (*Ovis Aries*), *Animals*, 9(4):196. <https://doi.org/10.3390/ani9040196>
- Mogil, J. S. (2022). The history of pain measurement in humans and animals, *Frontiers in Pain Research*, 3:1031058. <https://doi.org/10.3389/fpain.2022.1031058>
- Mogil, J. S., Pang, D. S. J., Silva Dutra, G. G., y Chambers, C. T. (2020). The development and use of facial grimace scales for pain measurement in animals, *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 116:480–493. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.07.013>
- Montag, C., y Panksepp, J. (2017). Primary Emotional Systems and Personality: An Evolutionary Perspective, *Frontiers in Psychology*, 8:464. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00464>
- Monteiro, B. P., Lascelles, B. D. X., Murrell, J., Robertson, S., Steagall, P. V. M., y Wright, B. (2022). 2022 WSAVA guidelines for the recognition, assessment and treatment of pain, *Journal of Small Animal Practice*. <https://doi.org/10.1111/jsap.13566>
- Morecraft, R. J., Louie, J. L., Herrick, J. L., y Stilwell-Morecraft, K. S. (2001). Cortical innervation of the facial nucleus in the non-human primate: a new interpretation of the effects of stroke and related subtotal brain trauma on the muscles of facial expression, *Brain: a journal of neurology*, 124(1):176–208. <https://doi.org/10.1093/BRAIN/124.1.176>

- Morecraft, R. J., Stilwell-Morecraft, K. S., y Rossing, W. R. (2004). The motor cortex and facial expression: new insights from neuroscience, *The neurologist*, *10(5)*:235–249. <https://doi.org/10.1097/01.NRL.0000138734.45742.8D>
- Mota-Rojas, D., Lezama-García, K., Domínguez-Oliva, A., Olmos-Hernández, A., Verduzco-Mendoza, A., Casas-Alvarado, A., Torres-Bernal, F., y Martínez-Burnes, J. (2023). Neurobiology of emotions in animal relationships: Facial expressions and their biological functions in mammals, *Journal of Animal Behaviour and Biometeorology*, *11*:2023ss01. <https://doi.org/10.31893/jabb.23ss01>
- Mota-Rojas, D., Marcet-Rius, M., Ogi, A., Hernández-Ávalos, I., Mariti, C., Martínez-Burnes, J., Mora-Medina, P., Casas, A., Domínguez, A., Reyes, B., y Gazzano, A. (2021). Current Advances in Assessment of Dog's Emotions, Facial Expressions, and Their Use for Clinical Recognition of Pain, *Animals*, *11(11)*:3334. <https://doi.org/10.3390/ani11113334>
- Mota-Rojas, D., Olmos-Hernández, A., Verduzco-Mendoza, A., Hernández, E., Martínez-Burnes, J., y Whittaker, A. L. (2020). The Utility of Grimace Scales for Practical Pain Assessment in Laboratory Animals, *Animals*, *10(10)*:1838. <https://doi.org/10.3390/ani10101838>
- Mota-Rojas, D., Orihuela, A., Martínez-Burnes, J., Gómez, J., Mora-Medina, P., Alavez, B., Ramírez, L., y González-Lozano, M. (2020). Neurological modulation of facial expressions in pigs and implications for production, *Journal of Animal Behaviour and Biometeorology*, *8(4)*:232–243. <https://doi.org/10.31893/jabb.20031>
- Mota-Rojas, D., Whittaker, A. L., Bienboire-Frosini, C., Buenhombre, J., Mora-Medina, P., Domínguez-Oliva, A., Martínez-Burnes, J., Hernández-Avalos, I., Olmos-Hernández, A., Verduzco-Mendoza, A., Casas-Alvarado, A., Lezama-García, K., y Grandin, T. (2025). The neurobiological basis of emotions and their connection to facial expressions in non-human mammals: insights in nonverbal communication, *Frontiers in Veterinary Science*, *12*. <https://doi.org/10.3389/fvets.2025.1541615>
- Mota-Rojas, D., Whittaker, A. L., Domínguez-Oliva, A., Strappini, A. C., Álvarez-Macías, A., Mora-Medina, P., Ghezzi, M., Lendez, P., Lezama-García, K., y Grandin, T. (2024). Tactile, Auditory, and Visual Stimulation as Sensory Enrichment for Dairy Cattle, *Animals*, *14(9)*:1265. <https://doi.org/10.3390/ani14091265>
- Mota-Rojas, D., Whittaker, A. L., Strappini, A. C., Orihuela, A., Domínguez-Oliva, A., Mora-Medina, P., Álvarez-Macías, A., Hernández-Avalos, I., Olmos-Hernández, A., Reyes-Sotelo, B., y Grandin, T. (2024). Human animal relationships in *Bos indicus* cattle breeds addressed from a Five Domains welfare framework, *Frontiers in Veterinary Science*, *11*. <https://doi.org/10.3389/fvets.2024.1456120>

- Nagasawa, M., Kawai, E., Mogi, K., y Kikusui, T. (2013). Dogs show left facial lateralization upon reunion with their owners, *Behavioural Processes*, *98*:112–116. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.05.012>
- Neethirajan, S., Reimert, I., y Kemp, B. (2021). Measuring Farm Animal Emotions—Sensor-Based Approaches. *Sensors*, *21*(2):553. <https://doi.org/10.3390/S21020553>
- Nicholson, S. L., y O'Carroll, R. Á. (2021). Development of an ethogram/guide for identifying feline emotions: a new approach to feline interactions and welfare assessment in practice, *Irish veterinary journal*, *74*(1):8. <https://doi.org/10.1186/s13620-021-00189-z>
- Ortiz, S., Latsko, M. S., Fouty, J. L., Dutta, S., Adkins, J. M., y Jasnow, A. M. (2019). Anterior Cingulate Cortex and Ventral Hippocampal Inputs to the Basolateral Amygdala Selectively Control Generalized Fear, *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, *39*(33):6526–6539. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0810-19.2019>
- Panksepp, J. (1982). Toward a general psychobiological theory of emotions. *Behavioral and Brain Sciences*, *5*(3):407–422. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00012759>
- Paul, E. S., y Mendl, M. T. (2018). Animal emotion: Descriptive and prescriptive definitions and their implications for a comparative perspective. *Applied Animal Behaviour Science*, *205*:202–209. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2018.01.008>
- Phelps, E. A., y LeDoux, J. E. (2005). Contributions of the Amygdala to Emotion Processing: From Animal Models to Human Behavior. *Neuron*, *48*(2):175–187. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.09.025>
- Proctor, H. S., y Carder, G. (2015). Measuring positive emotions in cows: Do visible eye whites tell us anything?, *Physiology & Behavior*, *147*:1–6. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.04.011>
- Purves, D., Augustine, G., & Fitzpatrick, D. (2001). Neuroscience. En *Sunderland* (2a ed.).
- Raja, S. N., Carr, D. B., Cohen, M., Finnerup, N. B., Flor, H., Gibson, S., Keefe, F. J., Mogil, J. S., Ringkamp, M., Sluka, K. A., Song, X.-J., Stevens, B., Sullivan, M. D., Tutelman, P. R., Ushida, T., y Vader, K. (2020). The revised International Association for the Study of Pain definition of pain: concepts, challenges, and compromises, *Pain*, *161*(9):1976–1982. <https://doi.org/10.1097/j.pain.0000000000001939>
- Rashid, M., Silventoinen, A., Glerup, K. B., y Andersen, P. H. (2020). Equine Facial Action Coding System for determination of pain-related facial responses in videos of horses, *PLOS ONE*, *15*(11):e0231608. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231608>
- Reid, J., Scott, E. M., Calvo, G., y Nolan, A. M. (2017). Definitive Glasgow acute pain scale for cats: validation and intervention level, *Veterinary Record*, *180*(18):449–449. <https://doi.org/10.1136/vr.104208>
- Ricci-Bonot, C., y Mills, D. S. (2023). Recognising the facial expression of frustration in the horse during feeding period, *Applied Animal Behaviour Science*, *265*:105966. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2023.105966>

- Rollins, M., Feiner, J. R., Lee, J. M., Shah, S., y Larson, M. (2014). Infrared Pupillometry, *Anesthesiology*, 121(5):1037–1044.
- Root, J. C., Wong, P. S., y Kinsbourne, M. (2006). Left hemisphere specialization for response to positive emotional expressions: A divided output methodology, *Emotion*, 6(3):473–483. <https://doi.org/10.1037/1528-3542.6.3.473>
- Schirmer, A., y McGlone, F. (2022). Editorial overview: Affective touch: neurobiology and function”, *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 45:101129. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2022.101129>
- Scott, L., y Florkiewicz, B. N. (2023). Feline faces: Unraveling the social function of domestic cat facial signals, *Behavioural Processes*, 213:104959. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2023.104959>
- Severson, K. S., Xu, D., Yang, H., y O’Connor, D. H. (2019). Coding of whisker motion across the mouse face, *eLife*, 8:e41535. <https://doi.org/10.7554/eLife.41535>
- Siniscalchi, M., D’Ingeo, S., Minunno, M., y Quaranta, A. (2018). Communication in Dogs, *Animals*, 8(8), 131. <https://doi.org/10.3390/ani8080131>
- Spunt, R. P., Ellsworth, E., y Adolphs, R. (2017). The neural basis of understanding the expression of the emotions in man and animals, *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 12(1):95–105. <https://doi.org/10.1093/scan/nsw161>
- Travain, T., y Valsecchi, P. (2021). Infrared Thermography in the Study of Animals’ Emotional Responses: A Critical Review, *Animals*, 11(9):2510. <https://doi.org/10.3390/ani11092510>
- Trösch, M., Cuzol, F., Parias, C., Calandreau, L., Nowak, R., y Lansade, L. (2019). Horses Categorize Human Emotions Cross-Modally Based on Facial Expression and Non-Verbal Vocalizations, *Animals*, 9(11):862. <https://doi.org/10.3390/ani9110862>
- Tsai, T. C., Wu, C. H., Wen, C. Y., y Shieh, J. Y. (1993). Studies of the motoneurons following the injection of horseradish peroxidase into the peripheral branches of the facial nerve in rats, *Acta anatomica*, 148(1):42–48. <https://doi.org/10.1159/000147521>
- Waller, B., Caeiro, C., Peirce, K., Burrows, A., y Kaminski, J. (2013). The Dog Facial Action Coding System Manual.
- Waller, B.M., Julle-Daniere, E., y Micheletta, J. (2020). Measuring the evolution of facial ‘expression’ using multi-species FACS, *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 113:1–11. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2020.02.031>
- Waller, Bridget M., y Micheletta, J. (2013). Facial Expression in Nonhuman Animals, 5(1):54–59. <https://doi.org/10.1177/1754073912451503>
- Wathan, J., Proops, L., Grounds, K., y McComb, K. (2016). Horses discriminate between facial expressions of conspecifics, *Scientific Reports*, 6(1):38322. <https://doi.org/10.1038/srep38322>
- Wathan, Jen, Burrows, A. A. M., Waller, B. B. M., y McComb, K. (2015a). Correction: EquiFACS: The Equine Facial Action Coding System, *PLOS ONE*, 10(9):e0137818. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137818>

- Wathan, Jen, Burrows, A. M., Waller, B. M., y McComb, K. (2015b). "EquiFACS: The Equine Facial Action Coding System", *PLOS ONE*, 10(8):e0131738. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131738>
- Wathan, Jennifer, y McComb, K. (2014). The eyes and ears are visual indicators of attention in domestic horses. *Current Biology*, 24(15):PR677-R679. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.06.023>
- Zablocki-Thomas, P. B., Rogers, F. D., y Bales, K. L. (2022). Neuroimaging of human and non-human animal emotion and affect in the context of social relationships. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 16. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2022.994504>
- Zimmermann, B., Castro, A. N. C., Lendez, P. A., Carrica Illia, M., Carrica Illia, M. P., Teyseyre, A. R., Toloza, J. M., Ghezzi, M. D., y Mota-Rojas, D. (2024). Anatomical and functional basis of facial expressions and their relationship with emotions in horses, *Research in Veterinary Science*, 180:105418. <https://doi.org/10.1016/J.RVSC.2024.105418>
- Zych, A. D., y Gogolla, N. (2021). Expressions of emotions across species, *Current Opinion in Neurobiology*, 68:57–66. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2021.01.003>