

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Tesis Doctoral

Estudios en monos capuchinos (*Sapajus nigritus* y
Sapajus cay). Conductas dirigidas a objetos:
aprendizaje y ocurrencia en contexto social



Doctorando: Lic. Laura Cecilia Lazaro

Directores: Dra. Alba Elisabet Mustaca y Dr. Héctor Ricardo Ferrari

2023

Agradecimientos

Esta tesis doctoral fue posible gracias al apoyo de muchas personas que me acompañaron a lo largo del proceso. A todos ellos deseo expresarles mi reconocimiento y gratitud.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP, por brindarme un espacio académico de formación y desarrollo.

A mi directora Alba, por su paciencia, consejos y gran generosidad. Siempre te recordaré con inmenso cariño.

A mi director Ricardo Ferrari, por su mirada crítica, guía y acompañamiento.

A las autoridades de los zoológicos de La Plata y Florencio Varela, la Estación de cría de animales Silvestres y el Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (Cies), por permitirme llevar a cabo mis estudios.

A mis colaboradores de campo, por su buena predisposición y compromiso.

Y a mis compañeros de Cátedra, con quienes además de la pasión por la etología me une una historia de vida compartida.

Del mismo modo, deseo agradecer a mi familia por su ayuda, confianza y por tanto amor.

A mi madre, que estuvo esperando con muchas ganas y fuerza este momento.

A mi padre, que me transmitió el interés por la naturaleza y que me encantaría que estuviese para poder contarle mi trabajo.

A mis *sisters* del alma, mis sobrinos y primos, por estar ahí siempre.

A mi cuña, que tanto extrañamos.

A mis amigos de siempre.

Al amor que me tenía guardado la vida.

Finalmente, quiero dedicar este trabajo a mi persona en el mundo, mi compañera, mi amor más grande, a mi hija Martina.

Índice de contenidos

Resumen	8
Abstract	10
Introducción general	12
1.1. Los Primates.....	12
1.2. Taxonomía del Orden Primates.....	14
1.3 Los monos capuchinos.....	22
1.4 Los monos capuchinos de Argentina	23
1.4.1 <i>Sapajus cay</i>	24
1.4.2 <i>Sapajus nigritus</i>	26
Aspectos teórico-metodológicos sobre conductas de uso y manipulación de objetos	29
2.1 Manipulación de objetos y uso de herramientas	29
2.2 Sobre la definición de uso de herramientas	30
2.3 Definición operacional.....	32
2.4 El aprendizaje del uso de herramientas.....	34
2.5 El uso de herramientas y su ocurrencia a lo largo de la escala zoológica.....	36
2.6 El uso de herramientas en los primates.....	37
2.7 Uso de herramientas en monos capuchinos	41
2.8 Objetivos de la tesis	45
Estudios observacionales: descripción de conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos	47
3.1. Introducción.....	47
3.2. Materiales y métodos	50
3.2.1. Especies y área de estudio.....	50
3.2.1.1. <i>Sapajus cay</i> en cautiverio	50
3.2.1.2. <i>Sapajus nigritus</i> en libertad.....	56
3.2.2. Técnicas de observación y sistemas de registro	57
3.2.3. Diseño observacional	59

3.2.3.1. <i>Sapajus cay</i> en cautiverio.....	61
3.2.3.2. <i>Sapajus nigrurus</i> en libertad.....	61
3.2.4. Codificación.....	62
3.2.4.1. Codificación de la segmentación.....	63
3.2.4.2. Codificación de las configuraciones.....	65
3.2.4.3. Codificación de posturas.....	71
3.2.4.4. Codificación del sentido del movimiento de los brazos.....	72
3.2.5. Análisis de datos.....	73
3.3. Resultados.....	74
3.3.1. Etograma.....	74
3.3.1.1. Inventario de actos.....	75
3.3.1.2. Inventario de secuencias.....	79
3.3.1.3. Parámetros de saturación: método de la asíntota.....	111
3.3.1.4. Secuencias de manipulación de objetos y de uso de herramientas.....	113
3.3.1.5. Comparación de secuencias de acción entre diferentes grupos de <i>Sapajus cay</i> en cautiverio: ECAS vs Zoológico de FV vs Zoo LP.....	116
3.3.1.6. Comparación entre etogramas.....	118
3.4. Discusión.....	133
Estudios experimentales sobre conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos <i>Sapajus cay</i> en cautiverio: experimento preliminar.....	137
4.1 Introducción.....	137
4.2 Materiales y métodos.....	139
4.2.1 Sujetos y lugar de estudio.....	140
4.2.2 Diseño experimental.....	140
4.2.3 Técnicas de observación y sistemas de registro.....	141
4.2.4 Nivel de actividad en los ensayos.....	142
4.2.5 Secuencias dirigidas a las recompensas.....	142
4.2.6 Intentos de recuperación.....	143
4.2.7 Clasificación de ensayos según presencia y combinación de intentos.....	143
4.2.8 Clasificación de ensayos según modalidades de recuperación.....	144
4.3 Resultados.....	144

4.3.1 Ensayos con actividad vs sin actividad para cada intervalo de distancia.....	144
4.3.2 Secuencias dirigidas hacia las recompensas.....	146
4.3.3 Intentos de recuperación.....	148
4.3.4 Modalidades de recuperación de recompensas	149
4.3.5 Uso de herramientas con recuperación vs intentos con palos sin recuperación	150
4.3.6 Secuencias UHR a distancias D2 vs D3.....	151
4.3.7 Estructura temporal de los ensayos vs distancia	152
4.3.8 Síntesis de resultados de la fase preliminar.....	153
4.4. Discusión.....	154
Estudios experimentales sobre conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos <i>Sapajus cay</i> en cautiverio	158
5.1 Introducción.....	158
5.2 Materiales y métodos	158
5.2.1 Sujetos y lugar de estudio.....	159
5.2.2 Diseño experimental.....	159
5.2.3 Técnicas de observación y sistemas de registro	161
5.2.4 Actividad por ensayo	162
5.2.5 Codificación de secuencias de acción en el área experimental.....	163
5.2.6 Codificación de de interferencias.....	164
5.2.7 Índices de pérdida y de logro	165
5.2.8 Niveles de recuperación	166
5.2.9 Eficacia de recuperación	166
5.2.10 Análisis estadístico	166
5.3 Resultados.....	168
5.3.1 Presencia/ausencia de actividad en el área experimental	168
5.3.2 Secuencias de comportamiento realizadas en el área experimental.....	171
5.3.3 Secuencias dirigidas a las recompensas	184
5.3.4 Secuencias dirigidas al dispositivo experimental: (MPD) para ensayos con presentación de recompensas D1, D2 y D3.....	188
5.3.5 Niveles de recuperación	191

5.3.6 Eficacia de recuperación	194
5.3.7 Interferencias	199
5.3.8 Pérdidas y logros	206
5.4 Discusión.....	212
Estudios experimentales sobre conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos <i>Sapajus nigritus</i> silvestres	216
6.1 Introducción	216
6.2 Materiales y métodos	217
6.2.1 Sujetos y lugar de estudio.....	217
6.2.2 Dispositivo experimental.....	217
6.2.3 Diseño experimental.....	219
6.2.4 Técnicas de observación y sistemas de registro	220
6.2.5 Codificación de secuencias de acción en el área experimental	223
6.2.6 Niveles de recuperación	225
6.2.7 Interferencias	225
6.2.8 Pérdidas y logros	225
6.2.9 Eficacia de recuperación	226
6.2.10 Análisis estadístico	226
6.3 Resultados.....	227
6.3.1 Secuencias de actividad en el área experimental	227
6.3.2 Secuencias dirigidas a las recompensas con recuperación vs sin recuperación	235
6.3.3 Secuencias dirigidas al dispositivo experimental: MPD	236
6.3.4 Niveles de recuperación	241
6.3.5 Eficacia de recuperación	241
6.3.6 Interferencias	243
6.3.7 Pérdidas y logros	250
6.4 Discusión.....	252
Discusión general y consideraciones finales	257
7.1 Discusión.....	257
7.2 Consideraciones finales	261

Resumen

Los monos capuchinos en Argentina están representados por dos especies: *Sapajus cay* distribuido en las provincias de Jujuy, Salta, Formosa y Chaco, y *S. nigritus* restringido a la provincia de Misiones. Estos primates del Nuevo Mundo se caracterizan por su alto grado de destreza manual, actividad exploratoria y extenso repertorio de conductas dirigidas a objetos que incluyen manipulaciones y uso de herramientas. Las conductas orientadas a objetos resultan en algún tipo de alteración de los mismos, mientras que en la manipulación el objeto es modificado directamente con los segmentos corporales, en el uso de herramientas se manipula un primer objeto y mediante este se modifica la condición de otro. No se han realizado estudios referidos a estas conductas en monos capuchinos de Argentina. El objetivo de la presente investigación fue estudiar la estructura, dinámica y contexto de aparición de conductas dirigidas a objetos en *S. cay* y *S. nigritus* en condiciones de cautiverio y libertad respectivamente, identificando los mecanismos subyacentes a la ocurrencia de este comportamiento en un entorno social. El trabajo de investigación se realizó en dos fases, una observacional y otra experimental. Para la primera fase se registraron y describieron las conductas espontáneas de uso y manipulación de objetos, y se realizó una comparación metodológica y estructural con descripciones publicadas por otros autores. Durante la fase experimental se diseñó y aplicó una herramienta metodológica característica de los estudios de comportamiento animal, el experimento natural. La fase observacional fue realizada en monos capuchinos *S. cay* en tres zoológicos de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Estación Cría de Animales Silvestres ECAS, Zoológico de Florencio Varela y Zoológico de La Plata), y en *S. nigritus* silvestres en el Parque Nacional Iguazú de la provincia de Misiones, Argentina. Se elaboró un etograma parcial de conductas espontáneas dirigidas a objetos mediante la descripción de 25 actos de conducta y 60 secuencias de comportamiento con sus respectivas modalidades. Para la fase experimental se realizó un estudio piloto en ECAS que consistió en la presentación de alimento por fuera del recinto y a diferentes distancias del alambrado. Esta instancia preliminar permitió evaluar la factibilidad, ajustar el protocolo e implementar mejoras en el diseño de los siguientes experimentos naturales no invasivos para individuos en cautiverio y silvestres. Se realizaron dos experimentos naturales para evaluar la respuesta de los monos capuchinos ante la oferta de recompensas a diferentes distancias

(*S. cay* en el Zoológico de F. Varela y *S. nigritus* en el Parque Nacional Iguazú). Para el grupo en cautiverio se usó un dispositivo de madera en el que se presentó alimento a tres diferentes distancias del alambrado perimetral. Para los individuos silvestres se utilizó una bandeja encerrada en una jaula, que contenía alimento fuera del alcance directo de los sujetos de estudio. Los sujetos evaluados durante la fase experimental mostraron un alto nivel de participación. En el caso del experimento piloto, los sujetos (*S. cay*) lograron recuperar recompensas para las tres distancias y cuando no fue necesario recurrir a una herramienta, no las usaron ni manipularon. En el experimento en cautiverio (*S. cay*), se encontraron diferencias para la ocurrencia de patrones de uso y manipulación de objetos según las posibilidades de alcance directo y la distancia a la que se presentaron las recompensas; los monos usaron herramientas cuando las recompensas fueron presentadas a distancias que dificultaron el acceso directo con la mano. En el experimento a campo, los monos capuchinos (*S. nigritus*) realizaron una variedad de conductas dirigidas hacia las recompensas que incluyeron manipulaciones y uso de herramientas. En ambos experimentos se evidenció una fuerte modulación social en la expresión del comportamiento. Los individuos que emitieron mayor porcentaje de interferencias a otros actores del grupo tuvieron una performance diferencial con respecto a la manipulación de objetos y uso de herramientas. Este es el primer estudio que aporta la descripción etogramática y evalúa en contexto experimental las secuencias dirigidas a objetos en *S.cay* y *S. nigritus* de Argentina, poniendo de relieve al uso de herramientas como una conducta que se genera y refuerza por dos caminos: la obtención de un recurso y la ejecución de patrones conductuales como actividad autotélica.

Abstract

Capuchin monkeys in Argentina are represented by two species: *Sapajus cay*, distributed in Jujuy, Salta, Formosa and Chaco provinces, and *S. nigritus*, restricted to the province of Misiones. This New World monkeys are well-known by their high degree of manual dexterity, exploratory activity and extensive repertoire of object-oriented behaviors that include manipulation and tool using. Object-oriented behaviors produce changes in the objects; whereas in manipulation the object is directly modified by body parts, in tool using the actions on a first object alter the state of a second one. These behaviors have not been previously studied in capuchin monkeys from Argentina. Hence, the aim of the present research was to explore the structure, dynamics and context of emergence of object-oriented behaviors in *S. cay* and *S. nigritus* in captivity and in the wild respectively, identifying those mechanisms that underlie the occurrence of this behavior in a social environment. This research was conducted in two phases, an observational and an experimental one. The first stage comprised data collection and description of spontaneous manipulations and tool using behaviors, and a methodological-structural comparison with descriptions published by other authors. During the experimental phase, a methodological tool for the study of animal behavior was designed and applied: the natural experiment. The observational phase was performed on capuchin monkeys *S. cay* at three different zoos (Estación Cría de Animales Silvestres ECAS, Florencio Varela Zoo and La Plata Zoo) in the province of Buenos Aires, Argentina, and on wild *S. nigritus* from Iguazú National Park in the province of Misiones, Argentina. A partial ethogram of spontaneous object-oriented behaviors was compiled; it contains 25 action patterns and 60 sequences of behavior with their respective modalities. The experimental stage was based on a pilot study carried out in ECAS in which food items were offered at different distances from the fence. This preliminary instance allowed testing feasibility, adjusting the experimental protocol and improving the design of the two following non-invasive natural experiments. Natural experiments were conducted to examine the response of capuchin monkeys when rewards were offered at different distances (*S. cay* in Florencio Varela Zoo and *S. nigritus* in Iguazú National Park). The testing device used for captive groups consisted on a wooden tray on which food items were presented at one of three distances from the fence. For the free-ranging group, the tray with food out of direct reach was presented inside a cage. Subjects tested during

experimental stage exhibited a high degree of participation. Concerning the pilot experiment, subjects manage to retrieve rewards at the three distances and when it was not necessary to use tools, they did not use or manipulate them. For the experiment conducted in captivity (*S. cay*), differences found in the frequency of manipulation and tool using patterns were related to distance at which rewards were presented and to the possibility to reach them; monkeys used tools when rewards were arranged at distances that prevented direct access by the hand. During the field experiment, capuchin monkeys (*S. nigritus*) performed a variety of behaviors oriented toward the rewards that included manipulation and tool using. In both experiments a strong social modulation for the behavioral expression was evidenced. Individuals which emitted the highest percentage of interferences to other group actors had a differential performance regarding object manipulation and tool using. This is the first study that provides an etho-grammatical description and evaluates object-directed sequences in *S.cay* and *S. nigritus* from Argentina in an experimental context, highlighting the use of tools as a behavior that is generated and reinforced in two ways: the obtainment of a resource and the execution of behavioral patterns as an autotelic activity in itself.

Capítulo 1

Introducción general

1.1. Los Primates

Las especies actuales del Orden Primates constituyen un grupo muy heterogéneo y diverso ampliamente distribuido en los ecosistemas tropicales y subtropicales del Neotrópico. El hombre es cosmopolita, pero los demás primates se distribuyen en América Central y América del Sur (algunos llegan hasta México), Madagascar, África, Asia meridional y oriental hasta Japón, archipiélago Malayo hasta las Célebes y Filipinas. En Europa solo hay una población silvestre de macacos en Gibraltar (*Macaca sylvanus*), la cual fue introducida en 1704, y no cuenta como distribución natural de la especie (Mittermeier & Cheney, 1987; Montero & Autino, 2018) (Fig. 1.1).

Los Primates son el cuarto orden de mamíferos del mundo en diversidad de especies, solo superado por los murciélagos, roedores e insectívoros (Mittermeier et al. 1999). Hay más de 500 especies de primates actuales (ITIS 2020), que viven en selvas tropicales y subtropicales y otros hábitats no selváticos. Tres especies viven en selvas



Figura 1.1. Distribución geográfica del Orden Primates.

templadas, el macaco japonés (*Macaca fuscata*) (Watanabe & Tokita, 2008), el macaco del Tíbet (*Macaca thibetana*) (Li & Kappeler, 2020) y el mono de nariz chata (*Rhinopithecus bieti*) del sur de China (Bleisch & Richardson, 2008). Unas pocas especies habitan sabanas, matorrales, cuevas y áreas abiertas como pastizales y áreas

rocosas (Burgess et al. 2004). Solo tres especies de primates suelen visitar desiertos, el langur común (*Semnopithecus entellus*) de la India (Agoramoorthy, 2009), el papión negro (*Papio ursinus*) de África meridional (Brain, 1992) y el papión sagrado (*Papio hamadryas*) del Este de África (Biquand et al. 1992), pero también utilizan otros hábitats como bosques y sabanas.

La mayoría de los primates son de hábitos diurnos, muchas especies son arborícolas, aunque algunas son terrestres. Presentan una dieta variada con especies omnívoras, frugívoras, insectívoras y otras exclusivamente herbívoras. En su anatomía se distingue un cráneo con la porción facial corta y la caja craneana muy desarrollada y redondeada. Los ojos están ubicados en la parte frontal apuntando en dirección anterior, lo que les confiere visión binocular (estereoscópica), y les permite calcular adecuadamente las distancias con una gran profundidad de campo, relacionado con la locomoción arbórea y las conductas de prehensión y manipulación precisas. La fórmula dentaria es variable: $i0-2/1-2$; $c0-1/0-1$; $pm2-4/2-4$; $m2-3/2-3$. En algunos primates, incluidos los estrepsirinos, los incisivos inferiores forman un peine que se utiliza para el aseo y quizás forrajeo. Los caninos varían en tamaño, y a veces hay un notable dimorfismo sexual dentro de las especies con un mayor desarrollo en los machos. Las manos y los pies generalmente poseen pentadactilia, tienen gran habilidad prensora y pueden presentar el pulgar y el dedo gordo oponibles; en algunos grupos estos dedos están reducidos o ausentes. Las uñas son aplanadas en la gran mayoría de las especies y siempre están presentes en el dedo pulgar. Las articulaciones del hombro y del codo están bien desarrolladas, así como las escápulas y la clavícula, permitiendo el movimiento del brazo y antebrazo en todas las direcciones y la rotación del antebrazo y la separación del radio y cúbito permiten la pronación y supinación (Heesy 2009; Mittermeier et al, 2013; Montero & Autino, 2018).

Durante la evolución de los Primates se han dado ciertas tendencias en su anatomía como la preservación de cinco dedos en las extremidades, el aumento de la motilidad libre de los dedos especialmente del pulgar, el reemplazo de las garras por uñas planas, la disminución progresiva del hocico, la menor dependencia del sentido del olfato y mayor dependencia de la vista, la preservación del patrón de cúspide simple en los molares, el desarrollo progresivo del cerebro, especialmente de la corteza cerebral, el desarrollo progresivo de la verticalidad del tronco, la prolongación de los períodos de

vida postnatal y el desarrollo de los procesos gestacionales relacionados con la nutrición del feto (Montero & Autino, 2018).

La destrucción de los hábitats ha sido señalada como la principal fuente de disminución de las poblaciones de primates (Mittermeier & Cheney, 1987). Además del valor de la conservación de los primates como parte integrante de los ecosistemas forestales, representan también un grupo de especial interés humano por su utilidad en estudios biomédicos, sociológicos y de psicología experimental (Brown & Zunino 1994).

1.2. Taxonomía del Orden Primates

La clasificación sistemática de los primates actuales dada por Montero y Autino (2018), basada en Arnold et al. (2010) y Springer et al. (2012) los divide en dos grandes grupos: Strepsirrhini y Haplorrhini (Fig. 1.2). Este esquema coincide en su mayoría, aunque presenta diferencias en el arreglo taxonómico de algunas familias, con uno anterior presentado por la IUCN Primate Specialist Group que sigue a Groves (2001, 2005).

Los primates del Suborden Strepsirrhini se encuentran en Madagascar y el sudeste de Asia. Casi todas las especies son nocturnas, arborícolas y no tienen cola prensil. La característica principal de los representantes de este grupo es la presencia de rinario, una región húmeda que se extiende desde el interior del labio superior, el cual se encuentra hendido, hasta la base de las fosas nasales y cuya función está asociada con el sentido del olfato, más precisamente con una función quimiosensorial. Estos primates sintetizan vitamina C y no dependen de su dieta para obtenerla. La cavidad ocular no presenta cierre postorbital y el tamaño del cerebro es menor y el bulbo olfatorio mayor que en los haplorrinos. Con excepción del aye-aye *Daubentonia madagascariensis*, todos los estrepsirrininos tienen los incisivos muy apiñados y un único canino. El Suborden Strepsirrhini (140 especies) incluye las Superfamilias Lorioidea y Lemuroidea.

La Superfamilia Lorioidea se distribuye en África y Asia, son omnívoros, arborícolas, nocturnos, trepadores o saltadores y de hábitos solitarios o pueden vivir en pequeños grupos. Estos primates presentan ojos grandes y brillantes adaptados a la visión nocturna, sus pabellones auriculares son móviles. Llevan uñas en la mayoría de los dedos, salvo los galágidos cuyo segundo dedo del miembro posterior tiene una garra de

aseo. Esta Superfamilia contiene a los lorísidos, potos y anguatibos (Familia Lorisidae) y gálagos (Familia Galagidae).

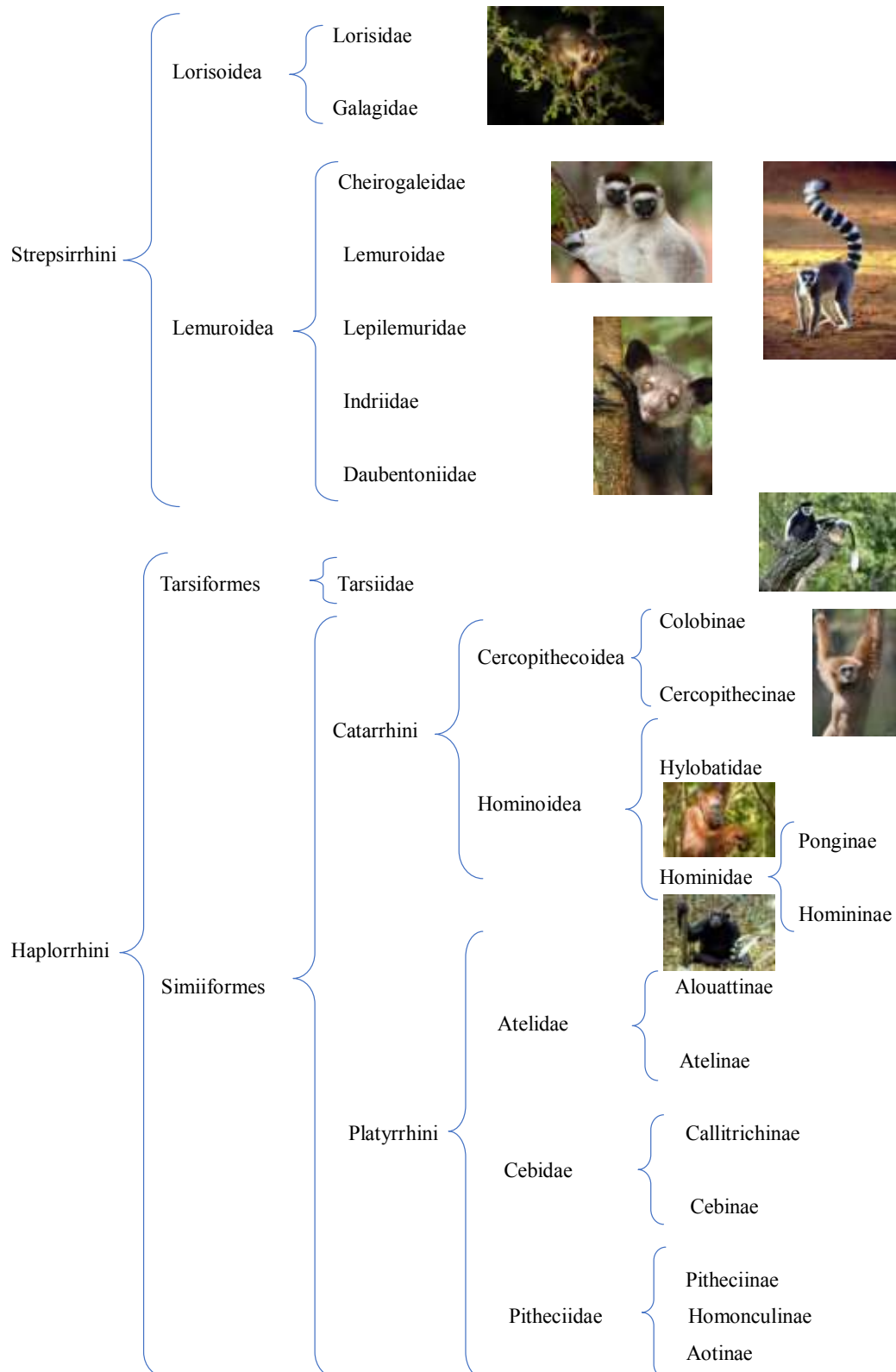


Figura 1.2. Clasificación sistemática del Orden Primates según Arnold et al. (2010), Springer et al. (2012) y Montero & Autino (2018).

La Superfamilia Lemuroidea reúne a los lémures que son formas endémicas de Madagascar, incluye a los lémures enanos y lémures ratones (Familia Cheirogaleidae), los lémures de Madagascar e Islas Comores (Familia Lemuridae), el lémur saltador (Familia Lepilemuridae), los índris (Familia Indriidae) y los aye-aye (Familia Daubentoniidae). Resalta en la anatomía de esta superfamilia, el segundo dedo del pie que presenta una garra de aseo y en la mayoría de las especies los incisivos y caninos inferiores se alargan hacia delante formando un peine dental que utilizan para acicalarse o alimentarse. Este peine lo mantienen limpio utilizando un órgano sublingual delgado que cubre gran parte de la base de la lengua.

Los primates del Suborden Haplorhini generalmente son diurnos, de mayor tamaño corporal y cerebral, visión con distinción de colores muy desarrollada y reducido uso del olfato, con respecto a los Strepsirrhini. Presentan el labio superior continuo y generalmente una región pilosa entre éste y la base de las aberturas nasales. En el cráneo, se destaca la presencia de la placa postorbital. El útero es de cámara única, excepto en los tarseros (Tarsiiformes) que lo tienen bicorne como los estrepisirrinos. Paren una única cría y tienen prolongados cuidados parentales. A diferencia de los strepsirrinos, obtienen la vitamina C de la dieta. Los primates del Suborden Haplorhini (362 especies) reúnen a los Tarsiiformes (tarseros) y Simiiformes formado por los Catarrhini (monos del Viejo Mundo, incluido el hombre) y los Platyrrhini (monos del Nuevo Mundo).

Los pequeños primates arborícolas del Infraorden Tarsiiformes (*Tarsius*, *Carlito* y *Cephalopachus*) se distribuyen en varias islas del sudeste asiático, en Filipinas, Malasia e Indonesia. Los tarseros viven en bosques secundarios, tienen el sentido auditivo bien desarrollado y son activos durante la noche. Se alimentan de insectos y pequeños vertebrados (serpientes, lagartos, aves y murciélagos). Se los llama tarseros porque sus huesos tarsales son largos. Presentan ojos muy grandes que están dirigidos hacia delante y la cavidad orbitaria está comunicada parcialmente con la fosa temporal. El segundo y tercer dedos de las patas poseen uñas especializadas para limpiarse el pelaje y los demás dedos con uñas planas.

Los primates del Infraorden Simiiformes, antiguamente denominado Anthrooidea, se distribuyen en África y Asia (monos del Viejo Mundo) y América Central y del Sur (monos del Nuevo Mundo). Poseen fosas nasales con márgenes

completos (no en forma de hendidura), septo postorbital que separa la órbita de la fenestra temporal, grandes cavidades en maxila y esfenoides y caninos agrandados.

El Parvorden Catarrhini, todos nativos de Asia y África, incluye a macacos, langures, colobos, papiones, mandriles, gibones, gorilas, chimpancés, bonobos y el hombre. Catarrino significa “nariz hacia abajo” y hace alusión a la dirección de las aberturas de sus fosas nasales. Comprende primates arborícolas y especies de locomoción terrestre. Los catarrinos poseen la región de la cara lampiña, los nasales acortados y el septo internasal estrecho que aproxima los orificios nasales. Presentan sólo dos premolares siendo su fórmula dentaria: $i\ 2/2; c\ 1/1; pm\ 2/2; m\ 3/3$. Los huesos frontal y esfenoides están en contacto y el hueso timpánico se extiende lateralmente formando un tubo auditivo óseo. El encéfalo es grande con la porción facial acortada, aunque en ocasiones está secundariamente alargada. Exhiben un marcado dimorfismo sexual y los machos tienen caninos agrandados. Presentan pulgar oponible, uña en todos los dedos y la cola puede ser larga o estar ausente. El Parvorden Catarrhini reúne las superfamilias Cercopithecoidea y Hominoidea.

La Superfamilia Cercopithecoidea posee especies arborícolas y terrestres de andar cuadrúpedo, distribuidas en el sur de Europa (Gibraltar), centro y sudeste de Asia y África, e incluye mandriles, macacos, cercopitecos, babuinos y colobos, entre otros. Presentan cola larga o corta, pero nunca prensil. El pulgar y dedo gordo son oponibles, a excepción del género *Colobus* que presenta atrofia en los pulgares. Poseen callosidades isquiáticas rodeadas de piel desnuda y vivamente coloreadas, las hembras antes de la ovulación las tienen notoriamente ensanchadas. El tronco es largo con la caja torácica comprimida, clavículas cortas y la zona lumbar más larga que la de los hominoideos. Poseen dos premolares en cada hemimandíbula, los molares con crestas que unen pares de cúspides (condición bilofodonta) y son omnívoros o folívoros. Esta superfamilia presenta una sola familia, Cercopithecidae, que posee dos subfamilias Colobinae y Cercopithecinae.

La Superfamilia Hominoidea incluye especies con características anatómicas que les permiten la braquiación, como la columna vertebral corta, las clavículas largas y el esternón y la caja torácica anchos. Las vértebras caudales están muy reducidas, no poseen cola y el cerebro es más grande que en los cercopitecoideos. Presentan tres premolares en cada hemimandíbula y molares con cúspides bajas. Esta superfamilia reúne dos familias: Hylobatidae y Hominidae.

La Familia Hylobatidae comprende a los gibones y siamang. Habitan en el sudeste de Asia, en selvas tropicales y subtropicales. Se alimentan de pulpa de frutas, hojas e invertebrados. Tienen sus brazos muy largos, son braquiadores, pueden dar saltos superiores a 8 m y caminar bípedamente utilizando sus brazos para balancearse. Su cavidad craneal es voluminosa, sus órbitas son grandes y algunas especies tienen un saco gular que sirve como caja de resonancia. Forman parejas monogámicas como unidad social permanente y no construyen nidos o camas con ramas en los árboles.

La Familia Hominidae incluye los orangutanes, gorilas, chimpancés, bonobos y el hombre. Poseen dedos gordos y pulgares oponibles, excepto en los seres humanos, que solo tienen oponibilidad del pulgar. Presentan incisivos anchos, los caninos nunca se desarrollan en colmillos y los molares superiores e inferiores son bunodontes. Generalmente dan a luz a una sola cría y el cuidado parental es extenso. Esta familia se divide en: Ponginae y Homininae. La Subfamilia Ponginae que comprende los orangutanes *Pongo pygmaeus* y *P. abelii* (selvas de Borneo y Sumatra) y la Subfamilia Homininae incluye el hombre *Homo sapiens* (cosmopolita) y en África el gorila *Gorilla gorilla* y *G. beringei*, el chimpancé *Pan troglodytes* y el bonobo *P. paniscus*.

El Parvorden Platyrrhini incluye a los titíes, tamarinos, capuchinos, monos ardilla, sakis, uakarís, cacajaos, coxiús, monos aulladores, monos araña, muriquíes, monos lanudos y monos de noche, exclusivos de América Central y del Sur (Fig. 1.3). Son monos arborícolas, saltadores, trepadores que comen frutas, nueces, flores, insectos, arañas, huevos de aves y pequeños mamíferos. El término Platyrrhino significa “nariz plana”, en ellos las aberturas de las fosas nasales se encuentran separadas y dirigidas hacia delante. Tienen cola larga, en ocasiones prensil y ventralmente lampiña. La caja craneana es grande, carecen de un tubo auditivo óseo, el cráneo está acortado y las órbitas dirigidas hacia delante. La fórmula dentaria es: i 2/2; c 1/1; pm 3/3; m 2-3/2-3. A diferencia de los humanos y la mayoría de los monos del Viejo Mundo, sus pulgares no son oponibles (a excepción de algunos Cebidae). Actualmente hay consenso basado en estudios morfológicos y moleculares de la existencia de tres familias: Atelidae, Cebidae y Pitheciidae. En esta agrupación solo la presencia de *Aotus* es controvertida ya que estudios moleculares lo incluyen en Cebidae, mientras que estudios morfológicos, comportamentales y ecológicos concuerdan que tiene más afinidad con Pitheciidae.

La Familia Pitheciidae incluye a los titís, uakaris, sakis, cacajaos, coxiús y monos de noche. Habitan los bosques tropicales de América Central y del Sur, desde Panamá hasta Paraguay, Brasil y el norte de Argentina. Se encuentran principalmente en las selvas tropicales de América del Sur, particularmente en la cuenca del Amazonas, del Orinoco y el bosque costero sobre el Atlántico del sureste de Brasil. Son casi exclusivamente arborícolas y habitan gran variedad de bosques de baja altura, pantanos y bosques de galería. Esta Familia está formada por tres subfamilias: Pitheciinae (*Pithecia*, *Chiropotes* y *Cacajao*), Homonculinae (*Callicebus*) y Aotinae (*Aotus*). Los *Callicebus* (titis) son los de menor tamaño y los *Cacajao* (uakaris), son los más grandes. Son arborícolas y diurnos a excepción de Aotinae, predominantemente herbívoros, aunque algunas especies también comen insectos. Tienen los caninos separados de los incisivos por una diastema, los incisivos se angulan anteriormente y en conjunto con los caninos constituyen una adaptación para consumir frutas y semillas de corteza dura. Titís, sakis y uakaris usan amplias vocalizaciones para comunicarse con sus congéneres y defender sus territorios.

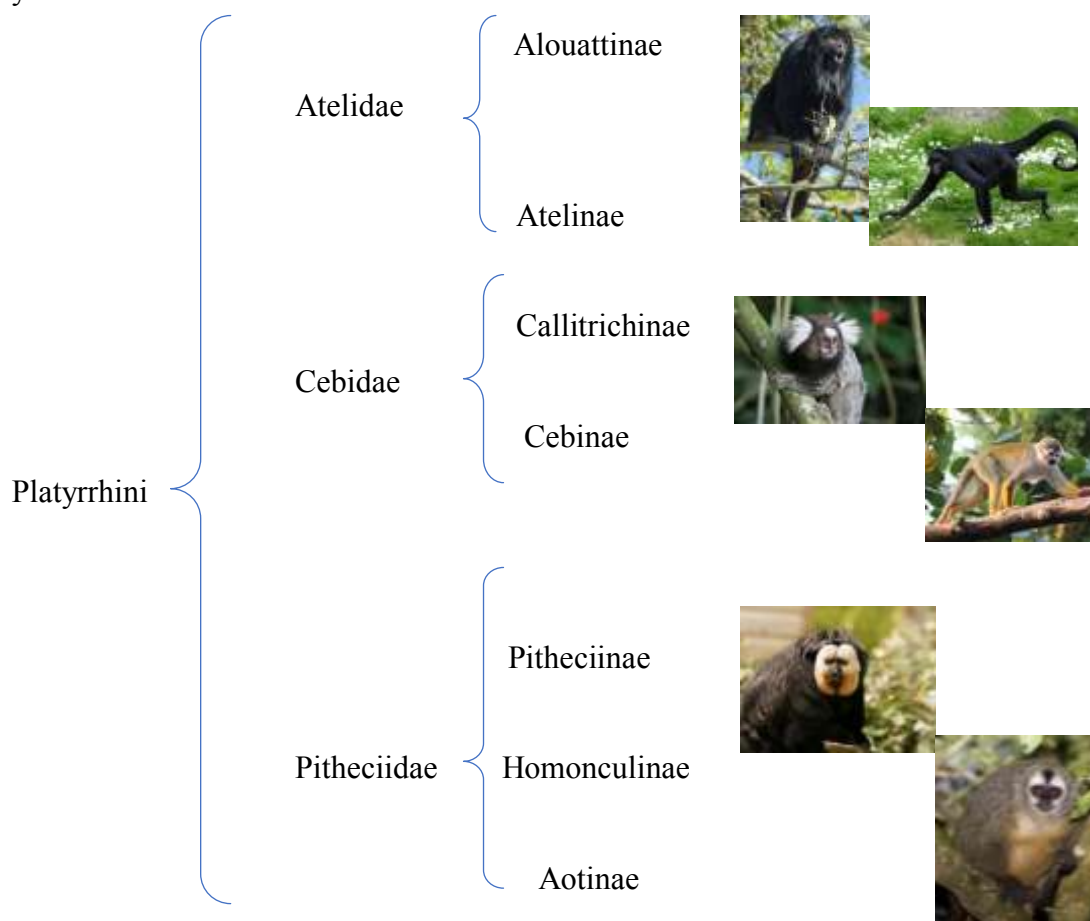


Figura 1.3. Clasificación sistemática del Parvorden Platyrrhini según Arnold et al. (2010), Springer et al. (2012) y Montero & Autino (2018).

La Subfamilia Aotinae se encuentra representada en el norte de Argentina por la especie *Aotus azarae* (miriquiná, mico o mono de noche), en la provincia de Formosa inmersa en la ecorregión del Chaco Húmedo. Es el único Simiiformes que presenta hábitos nocturnos y uno de los pocos primates con organización social monógama y un extenso cuidado biparental. Viven en pequeños grupos que incluyen la pareja reproductora, una cría, uno o dos juveniles y a veces un subadulto. Los mirikinás suelen ocupar áreas bien definidas y son territoriales, lo que da lugar a enfrentamientos intergrupales frecuentes. Son monos primariamente frugívoros, pero también se alimentan de néctar, hojas, insectos, lagartijas, aves y pequeños mamíferos; actúan como dispersadores y polinizadores de especies vegetales (Fernández-Duque, 2007; Rumiz, 2013; García de la Chica & Fernández-Duque, 2018).

La Familia Atelidae comprende dos subfamilias: Alouattinae con el género *Alouatta* (monos aulladores) y Atelinae con *Ateles* (monos araña), *Brachyteles* (muriquis), *Lagothrix* (monos lanudos) y *Oreanax* (choro de cola amarilla). Esta familia se distribuye en todas las regiones boscosas desde México hasta el norte de Argentina, Atelinae llega hasta Bolivia, mientras que *Alouatta* alcanza el noreste de Argentina. Las especies de *Lagothrix* y *Oreanax* son andino-amazónicas, mientras que las de *Brachyteles* son del bosque Atlántico de Brasil. Su masa corporal oscila entre 4 y 10 kg y los machos son notablemente más grandes que las hembras en *Alouatta*, *Brachyteles* y *Lagothrix*, mientras que en *Ateles* las hembras son de similar tamaño, pero se reconocen por su largo clítoris péndulo. Estas especies son diurnas y tienen una cola prensil casi sin pelo, que utilizan con frecuencia como “quinta pata” mientras se desplazan a través de los árboles, donde construyen sus refugios. Tienen uñas en los dedos de los miembros anteriores y posteriores. Son principalmente frugívoros, pero también comen hojas, brotes, flores e insectos. Los monos aulladores machos tienen un amplio hioides que les permite realizar potentes vocalizaciones que se amplifican por el aumento de tamaño del hueso dentario que conforma una caja de resonancia (Rumiz, 2013; Montero & Autino, 2018).

La Subfamilia Alouattinae se encuentra representada en Argentina por dos especies *Alouatta caraya* (mono aullador negro y dorado), en Corrientes, Chaco, Formosa, Misiones, Salta y Santa Fe y *A. guariba* (mono aullador marrón) que vive en bosques de Misiones, en esta provincia también se encontraron zonas en las que las dos especies de aulladores viven en simpatria. En *A. caraya*, los machos son negros (se

oscurecen a medida que alcanzan la madurez sexual) y las hembras, los infantes y juveniles son de color dorado. El dicromatismo de los *A. guariba* se manifiesta con menor intensidad, siendo los machos marrones o rojo oscuro con una barba más brillante, y las hembras más apagadas o pálidas. Los monos aulladores son arborícolas y descienden al suelo para beber agua de pequeñas lagunas y arroyos, para atravesar fragmentos de bosques o para participar de persecuciones intrasexuales. Los patrones de agrupamiento incluyen harenes y pequeñas unidades sociales multimacho-multihembra, aunque la estructura y la composición varían considerablemente (Juárez et al, 2012, Montero & Autino, 2018).

La Familia Cebidae comprende dos subfamilias: Callitrichinae (*Callithrix*, *Saguinus*, *Leontopithecus* y *Callimico*) y Cebinae (*Cebus*, *Sapajus* y *Saimiri*). Se encuentran en zonas tropicales y subtropicales de América Central y del Sur, desde el sur de México hasta el norte de Argentina. Su alimentación es omnívora. Esta familia comprende monos de tamaño pequeño a mediano (60 a 110 cm), el cráneo es globoso, con una caja craneana alta y rostro corto y presentan un tercer premolar. Poseen cola larga y las extremidades con miembros anteriores de mayor longitud que los posteriores, los dedos con uñas curvadas (no garras), el pulgar no oponible y en algunos casos estos últimos son pequeños o están ausentes, en contraste con el dedo gordo del pie que es oponible grande y fuerte (Mittermeier et al. 2013, Montero & Autino 2018).

La Subfamilia Cebinae incluye monos pequeños y medianos, los monos ardilla, *Saimiri* (5 especies, 0,5-1 kg) y los monos capuchinos, *Cebus* (4 especies, 2-4 kg) y *Sapajus* (7/8 especies, 2-4,5 kg). El género *Sapajus* reúne las formas robustas que antes se incluían en *Cebus*, utilizando este último género para las formas gráciles (Lynch Alfaro et al, 2012a). Todas las especies tienen 3 molares (36 dientes) y muestran dimorfismo sexual con machos más grandes que las hembras. *Cebus* y *Sapajus* tienen cola prensil, pero *Saimiri* no. Son frugívoros y animalívoros, consumen insectos, arañas, huevos de aves y pequeños vertebrados que atrapan con sus manos buscando entre los epífitos, hojas secas de palmas, cortezas y el follaje. Las especies de *Saimiri* y de *Cebus* se distribuyen en Centroamérica, la Orinoquia y Amazonía; mientras que las de *Sapajus* se encuentran desde la Amazonía hasta el bosque Atlántico, bosque Boliviano-tucumano y bordes del Chaco (Rumiz, 2013).

1.3 Los monos capuchinos

Los monos capuchinos fueron agrupados en un solo género *Cebus* (Mittermeier et al, 2013) por largo tiempo hasta que J. de Sousa e Silva (2001) a partir de un análisis morfológico y biogeográfico del género, consideró que las diferencias en su anatomía, en aspectos ecológicos y comportamentales, ameritaba separarlos en dos grupos. Posteriormente, Lynch Alfaro et al. (2012a) realizaron un estudio genético molecular del citocromo b mitocondrial y propusieron que *Cebus* y *Sapajus* forman distintos géneros que divergieron en el Mioceno tardío y se diversificaron durante el Plio-pleistoceno. De este modo los capuchinos fueron separados en dos grupos, los gráciles o sin penacho, en el género *Cebus* y los robustos o con penacho en el género *Sapajus* (Mittermeier et al. 2013).

El género *Cebus* posee cuatro especies, *Cebus albifrons*, *C. capucinus*, *C. olivaceus* (y posiblemente *C. kaapori*) que se distribuyen en el norte de Sudamérica por la cuenca del Amazonas, oeste de Ecuador, norte de Colombia y noroeste de Venezuela hasta América Central. El género *Sapajus* posee ocho especies, *Sapajus apella*, *S. macrocephalus*, *S. cay*, *S. libidinosus*, *S. nigrinus*, *S. robustus*, *S. xanthosternus* (y posiblemente *S. flavius*) que se distribuyen en la cuenca del Amazonas ocupando gran parte de Brasil, este de Perú, Colombia y Bolivia, Paraguay y norte de Argentina (Lynch Alfaro et al. 2012a) (Fig. 1.4).

Luego de Lynch Alfaro et al, (2012a) hubo cambios en la taxonomía de los monos capuchinos; a partir de evidencia molecular, dentro del género *Cebus* se reconoció una nueva especie: *C. unicolor*, separada de *C. albifrons* (Boubli et al. 2021a) y dentro de *Sapajus*, la especie *S. macrocephalus* quedó incluida en *S. apella* (Boubli et al. 2021b).

En Argentina no está representado el género *Cebus*, mientras que el género *Sapajus* posee dos especies distribuidas *S. cay* en Salta, Jujuy, Formosa y Chaco, y *S. nigrinus* en Misiones (Heinonen Fortabat 2001, Mittermeier et al. 2013). Los ejemplares que se encuentran en cautiverio en Argentina pertenecen a la especie *S. cay*, antes denominada *Cebus paraguayanus* (Giudice & Pavé 2007).

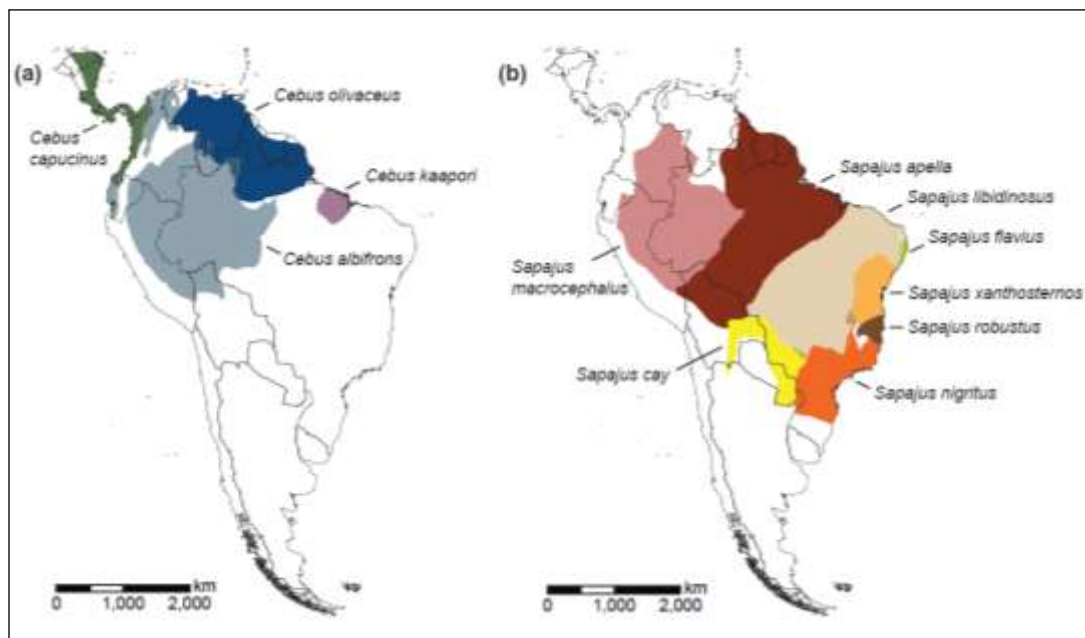


Figura 1.4. Distribución geográfica de los monos capuchinos (tomado de Lynch Alfaro et al, 2012).

La taxonomía de los monos capuchinos es controversial, debido a las variaciones intraespecíficas y aún entre poblaciones, así como a las diferencias de apariencia entre las clases de edades y sexo. Todos los estudios basados en morfología reconocen la división entre robustos y gráciles. Aquí nos referiremos a *Cebus* para los capuchinos gráciles o sin penacho y *Sapajus* para las formas robustas o con penacho (Lynch Alfaro et al, 2012a y 2012b). En este trabajo, se siguió esta manera de clasificar a los monos capuchinos, como también lo hacen Rylands et al (2012); Mittermeier et al (2013); Lynch Alfaro et al (2014); Di Bitetti & Wheeler (2017); Gonzalez Ferreira et al (2017); Cartes et al (2018); Gomes Martins-Junior (2018); Izar et al (2018), entre otros. Mientras algunos autores prefieren mantener un solo género, *Cebus* y algunos de ellos llevan a la categoría de subgénero a *Sapajus* (Barquez et al, 2006; Juárez et al, 2012; Rosenberger, 2012; Nieves & Mudry, 2016; Ruiz-García et al, 2016; Montero & Autino, 2018; Teta et al, 2018).

1.4 Los monos capuchinos de Argentina

En Argentina los monos capuchinos están representados por dos especies: *S. cay* y *S. nigritus*. Algunas de las características de estos capuchinos robustos que los diferencian de las formas gráciles son la presencia de dos penachos de pelos o copetes por encima

de la frente, el dimorfismo craneal más pronunciado, la cresta sagital en los machos que provee una mayor superficie para la inserción del músculo temporal y es una adaptación para la durofagia, la presencia de mandíbulas más cortas y de un arco zigomático de mayor tamaño, los miembros anteriores, las manos y los pies más cortos, el uso de herramientas para alimentarse y su comportamiento de cortejo y sexual que es el más rico o más amplio descrito en primates no humanos. Estos monos viven en grupos polígamos multimacho-multihembra, donde el número de hembras excede al de machos. Los grupos tienen áreas de acción estables, desarrollan sus actividades durante las horas con luz y por la noche descansan sobre árboles. Presentan una dieta omnívora y aunque los componentes más importantes son los frutos carnosos, pasan más de la mitad del día buscando artrópodos en diversos sustratos mediante un elaborado forrajeo extractivo. Los capuchinos son muy longevos, existiendo registros en cautiverio de individuos que han llegado a los 50 años de edad. Ambas especies (*S. cay* y *S. nigritus*) son de color pardo, y se diferencian entre sí porque *S. cay* tiene un pelaje más amarillento, con una marcada banda dorsal oscura y miembros más oscuros que el resto del cuerpo. Mientras que *S. nigritus* es de color pardo oscuro, no posee la banda dorsal, tiene la cara más blanca y los copetes más grandes y erectos (Juárez et al., 2012).

Los capuchinos comparten con los Hominidae el período prolongado de crianza, las relaciones sociales complejas, las tradiciones locales, la destreza manual, la alimentación extractiva y el uso de herramientas (Lynch Alfaro et al. 2012b).

1.4.1 *Sapajus cay* (Illiger, 1815)

Sinónimos: *Cebus apella cay* Illiger, 1815, *C. apella chacoensis* (von Pusch, 1941), *C. apella morrulus* (von Pusch, 1941), *C. azarae* (Rengger, 1830), *C. libidinosus paraguayanus* (Fischer, 1829) y *C. paraguayanus* (Reichenbach, 1862).

Nombres vulgares: capuchino de Azara, mono capuchino y mono caí (Fig. 1.5).



Figura 1.5. Monos capuchinos *Sapajus cay*.

El área de distribución de *Sapajus cay* comprende Brasil (Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Estado de Goiás), este de Paraguay, sureste de Bolivia y norte de Argentina (Jujuy, Salta, Formosa y Chaco) (Fig. 1.6). Los límites de su distribución son la parte sur del Parque Indígena Xingu (Puesto Garapu, Río Sete de Setembro y Lago Ipavu) en Mato Grosso al norte, el río Araguaia al sur, el río Paraná al sureste y al oeste la región de Comodoro (Mato Grosso). Forman grupos sociales cuyo tamaño varía entre 7 y 25 individuos. Los machos y las hembras se dispersan y ambos sexos se organizan en jerarquías de dominio lineales. Los individuos subordinados son a menudo periféricos y el macho de mayor rango es dominante sobre la hembra de mayor rango. Sus hábitos son predominantemente arbóreos, se desplazan por los estratos medios y superior de la selva y utilizan el suelo en busca de alimento y agua (Giudice, 1999), usan áreas de distribución de 150-250 ha y viajan distancias mayores a 1.000 m por día. Son recolectores extractivos y manipuladores, frugívoros-insectívoros e incluyen en su dieta una gran variedad de frutos, semillas, artrópodos, ranas, pichones e incluso pequeños mamíferos, también tallos y botones florales. La población de *Sapajus cay* está disminuyendo en algunas áreas, sin embargo, su distribución es muy extensa y actualmente no hay amenazas importantes que resulten en una disminución significativa; por lo tanto, fue clasificada dentro de la categoría VU (Vulnerable) según la Lista Roja de la IUCN (Rímoli et al., 2022)



Figura 1.6. Distribución geográfica de *Sapajus cay* en Argentina (IUCN, 2022).

1.4.2 *Sapajus nigrinus* (Goldfuss, 1809)

Sinónimos: *Cebus apella nigrinus* (Goldfuss, 1809), *Cebus caliginosus* Elliot, 1910, *Cebus nigrinus* (Goldfuss, 1809), *Cebus robustus* Kuhl, 1820, *Cebus vellerosus* I. Geoffroy, 1851, *Cebus xanthocephalus* Spix, 1823 y *Cercopithecus nigrinus* Goldfuss, 1809. Nombres vulgares: capuchino, mono capuchino y mono caí negro (Fig. 1.7).

Los *Sapajus nigrinus* habitan en Argentina (Misiones) y Brasil (Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, São Paulo). Los límites de su distribución son el río Doce al norte, el estado de Rio Grande do Sul al sur (que aún no está definido), el océano Atlántico al este y al oeste Iguazú en la provincia de Misiones en Argentina (Fig. 1.8). El tamaño grupal varía entre 11 y 30 individuos y el número de hembras supera al de machos. Los machos se dispersan de sus grupos natales y las hembras suelen ser filopátricas aunque pueden transferirse a otros grupos cuando hay fisiones o cambio de macho alfa. Los machos subordinados pueden ser periféricos y el macho de mayor rango es dominante sobre la hembra de mayor rango. El rango de distribución registrado para 7 grupos en el Parque Nacional Iguazú, Argentina fue entre 81-293 ha, siendo la abundancia y distribución de frutos el factor principal que afecta el uso del espacio. Son recolectores manipulativos extractivos y pueden usar herramientas para acceder a larvas y nueces, ocupan aproximadamente el 90% de su día forrajeando y pasan más tiempo buscando insectos que alimentándose de frutas. Son frugívoros-insectívoros e incluyen en su dieta una gran variedad de plantas, frutos, semillas, artrópodos, ranas, pichones e incluso pequeños mamíferos, también tallos, flores y hojas.



Figura 1.7. Mono capuchino *Sapajus nigritus*.

La distribución de los *Sapajus nigritus* es bastante amplia, aunque es afectada por la reducción, pérdida y degradación del hábitat, además de los incendios, los asentamientos rurales, el aumento de la matriz vial y agrícola, la depredación por especies exóticas, la caza y la hibridación con especies congénéricas, además de que en algunas áreas se considera una plaga para los cultivos (plantaciones de caña de azúcar y pinos) (Di Bitetti, 2001 y Mittermeier et al., 2013); por lo tanto fue clasificada dentro de la categoría NT (Casi amenazado) según la Lista Roja de la IUCN, 2019 (Ludwig et al, 2022).



Figura 1.8. Distribución de *Sapajus nigritus* en Argentina (tomado de Tujague et al, 2019).

En esta tesis se investigaron las conductas dirigidas a objetos de las dos especies de monos capuchinos representados en Argentina que de acuerdo con la clasificación de Lynch Alfaro et al (2012a y 2012b) son formas robustas que pertenecen al género *Sapajus*, una de distribución en Jujuy, Salta, Formosa y Chaco *S. cay* (Illiger, 1815) y la otra de distribución en Misiones *S. nigrinus* (Goldfuss, 1809). Esta nomenclatura se adoptó con el objeto de contribuir a la estandarización de los nombres de estos primates, entendiendo que aún se está reevaluando la diversidad de capuchinos y es probable que la taxonomía continúe cambiando (Lynch Alfaro et al, 2014).



Capítulo 2

Aspectos teórico-metodológicos sobre conductas de uso y manipulación de objetos

2.1 Manipulación de objetos y uso de herramientas

Los términos manipulación de objetos y uso de herramientas se refieren a conductas vinculadas a un elemento ajeno a la organización de un individuo y diferenciarlas depende del número y tipo de relaciones que se establecen durante la secuencia de acción.

La manipulación es una conducta dirigida hacia un objeto que un individuo ejecuta directamente con sus segmentos corporales, por ejemplo, la mano, el tentáculo, el pico, la boca o la cola. El individuo establece contacto directo con el objeto, sujetándolo o no, y mediante cambios de postura y posición de las partes del cuerpo produce alguna modificación en la estructura, configuración o disposición espacial de ese objeto.

El uso de herramientas consiste en una secuencia de acciones en que un individuo dirige un primer objeto sobre/hacia un segundo objeto, produciendo el desplazamiento o alguna modificación en la estructura o configuración de este último. Dentro de este flujo de acción, el primer objeto toma la categoría de herramienta y el sujeto manteniendo contacto directo con ésta realiza cambios de postura y posición orientándola y/o aplicándola sobre el segundo objeto. Así, el sujeto modifica al segundo objeto operando a través de la herramienta.

Escobar & Aliaga (1997) proponen tres niveles de complejidad de acciones dirigidas a objetos que ordenados de forma creciente son prensión simple (acción de sujetar un objeto), manipulación (acciones que se realizan sobre el objeto una vez que el objeto ha sido asido) y uso instrumental (forma elaborada de manipulación de un objeto que afecta a un segundo objeto). Cada nivel requiere de mecanismos cognitivos más elaborados con respecto a la anterior; en este sentido, la prensión simple es condición para la manipulación, y esta última para el uso instrumental o de herramientas.

El nivel de complejidad de las acciones dirigidas a objetos también es evaluado a partir del número de relaciones objeto-objeto, objeto-superficie (Fragaszy et al, 2004) o

del número de elementos utilizados (Matsuzawa, 1996) para modificar el último objeto de la secuencia.

Los monos capuchinos como parte del comportamiento rutinario combinan un objeto o superficie con otro objeto y así descubren que usar ese objeto ayuda a lograr algún resultado. Estas acciones combinatorias, según el número de relaciones entre objetos y superficies que son requeridos para alcanzar el objetivo, se consideran de orden cero cuando actúan directamente con el cuerpo sobre una superficie o un objeto; de primer orden cuando combinan un objeto con otro objeto/superficie, el segundo objeto puede ser estacionario (e.g., cuando introducen un palo en una abertura para embeberlo en un líquido) o dinámico (e.g., cuando empujan un objeto con un palo a través de un tubo) o de segundo orden cuando combinan dos objetos con un tercer objeto o superficie, la acción puede ser secuencial (e.g., cuando primero ubican una nuez sobre un yunque y luego la golpean con una piedra) o simultánea (e.g., cuando luego de ubicar la nuez la mantienen sostenida mientras la golpean con una piedra) (Fragaszy et al, 2004). Las acciones de orden cero se consideran manipulaciones y las de primer y segundo orden corresponden a uso de herramientas.

En esta tesis dentro de la manipulación también se incluyó la prensión de los objetos y las secuencias con objetos que diferentes autores, por ejemplo, Parker & Gibson (1977), Panger (1998), Yamakoshi (2004), St Amant & Horton (2008) y Shumaker et al (2011), analizan como protouso, se consideraron dentro de la categoría manipulación, por tratarse de conductas dirigidas hacia objetos con los que no producen la modificación de otros.

2.2 Sobre la definición de uso de herramientas

Intuitivamente definir el uso de herramientas parecería una tarea simple, sin embargo, en la zoología no existe una única definición del proceso. Esta temática fue abordada por diferentes autores, quienes elaboraron sus definiciones, entre ellos White (1949); Hall (1963); van Lawick-Goodal (1970); Rumbaugh (1970); Alcock (1972); Parker & Gibson (1977); Beck (1980); Griffin (1986); Pierce (1986); Makepeace Tanner (1988); Brewer & McGrew (1990); Parker & Poti (1990); Gómez (1990); Chevalier-Skolnikoff (1990); Chevalier-Skolnikoff & Liska (1993); Westergaard (1993); Baber (2003); Fragaszy et al (2004); Frey (2007); St Amant & Horton (2008); Bentley-Condit &

Smith (2010) y Shumaker et al (2011). A esta diversidad de caracterizaciones se deben sumar las dificultades que se presentan ante ciertas secuencias, para decidir en forma directa e inequívoca, si corresponden o no a esta categoría.

Para esta investigación se tomó como definición de uso de herramientas de aplicación amplia (Levitis et al., 2009) a la enunciada por Shumaker et al (2011) que se refieren al empleo externo de un objeto ambiental desvinculado o, vinculado y manipulable, para alterar más eficientemente la forma, posición, o condición de otro objeto, otro organismo, o de su usuario, cuando el usuario sostiene o directamente manipula la herramienta durante o antes de su uso y es responsable de la efectiva y apropiada orientación de la herramienta.

El uso de herramientas se ha relacionado con diferentes contextos de ocurrencia, tales como alimentación, juego, exploración, agresión, locomoción, cuidados corporales, señalización y cortejo, entre otros (Shumaker et al, 2011). Pero ha sido asociado principalmente con la alimentación, por ejemplo Alcock (1972) solo lo vincula con la ingestión de alimento y agua.

Algunas de las funciones que se atribuyen a esta categoría conductual son: preparación, extracción, transporte y captura de alimento, extensión del alcance, amplificación de fuerza, facilitación o mejora del confort corporal, camuflaje y amplificación de señales (Beck, 1980; Serralonga, 1994; Bentley-Condit & Smith, 2010; Shumaker et al, 2011).

Debemos asumir que no existe una categoría natural de objeto que se considere herramienta: la “ferretería” de la que echan mano las diferentes especies, no forma parte de un catálogo convencional (Lazaro & Ferrari, 2020). La naturaleza de las herramientas es variada, pudiéndose tratar de ramas (Humble & Matsuzawa, 2002 ; O'Malley & Mc Grew, 2000), piedras (Sakura & Matsuzawa, 1991; Visalberghi et al, 2009), hojas (Tonooka, 2001; Peters, 2001), pasto y barro (Wickler & Seibt, 1997), espinas (Tebbich & Bshary, 2004) u otros animales (Gómez et al, 1990, 1995; Chevalier-Skolnikoff & Liska, 1993; Tokida et al, 1994).

Las herramientas son caracterizadas como objetos físicos, modificados o no, externos al agente (no forman parte de su cuerpo) y con los que los animales producen algún cambio en el ambiente (Serralonga, 1994; St. Amant, 2001; Baber, 2003; Haidle, 2012). Los elementos pueden estar presentes originalmente en un ambiente o ser provistos, por ejemplo, con relación a diseños experimentales.

Entonces, una herramienta es un objeto que no forma parte de la organización de los individuos, debe tener límites precisos y su reconocimiento está vinculado a la distinción de una conducta que un individuo dirija hacia la misma y con ésta hacia el medio, resultando en la alteración de alguna propiedad del organ/ent (término con que se designa el acople entre el organismo y su entorno; Lahitte, 1996). La identificación de dos objetos dentro de una misma secuencia de acción es lo que permite distinguir cuál de ellos produce un cambio sobre el otro, y a partir de esto, asignarle la categoría de herramienta.

2.3 Definición operacional

Crain et al, (2013) señalan que la cuestión central de definir qué constituye al uso de herramientas aún no ha sido resuelta; advierten que la falta de consistencia en las definiciones puede resultar en diferentes conclusiones a partir de las mismas observaciones.

El uso de herramientas es una secuencia de actos, siendo la secuencia completa la que permite atribuir un significado a ese conjunto de actos y reconocer los elementos intervinientes.

Levitis et al, (2009) puntualizan los requisitos de una definición operacional y en base a este concepto se elaboró una caracterización del uso de herramientas fundada en el flujo de acciones como se muestra en la Figura 2.1. Se tomó como punto de partida la distinción de observables: un tipo de actividad en la cual el individuo, a través de esquemas de acción dirigidos hacia un objeto, opera sobre el medio.

En esta caracterización operacional lo determinante es la noción de la existencia de un objeto, que según sea empleado de determinada manera, deviene en herramienta.

Del diagrama eto-dinámico (Lazaro & Ferrari, 2008) se desprende que cuando un individuo dirija una conducta hacia un objeto A (manipulación) y posteriormente con éste produzca la modificación espacial y/o estructural de un segundo objeto B (uso/manejo), el objeto A adquiere entonces la categoría de herramienta (Fig. 2.1).

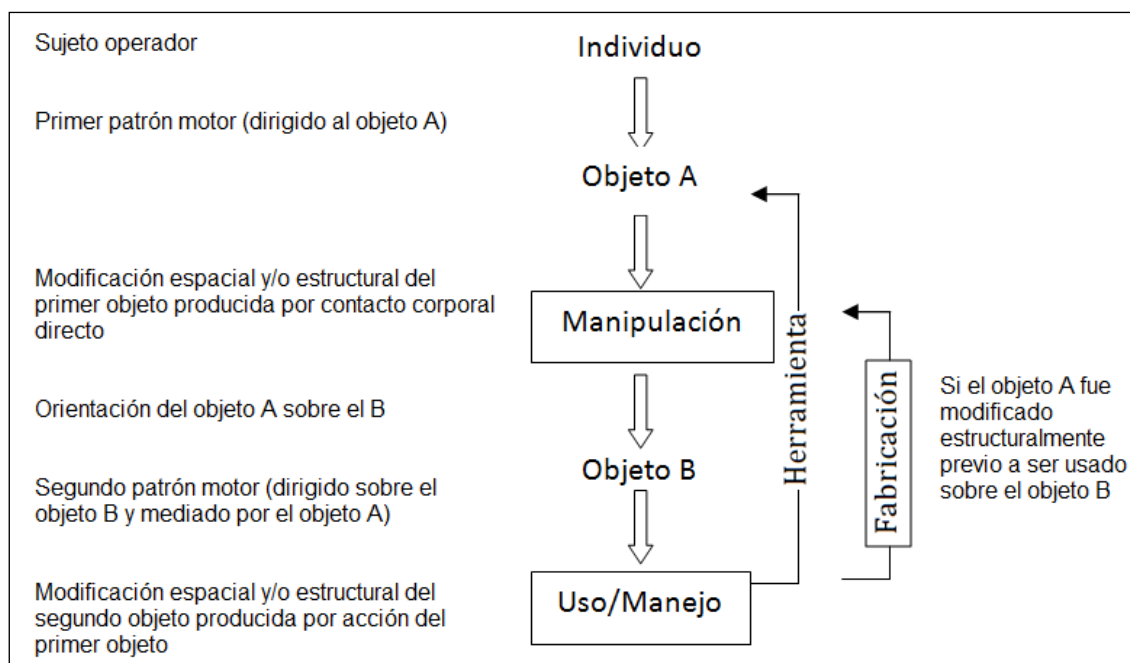


Figura 2.1. Diagrama eto-dinámico, esquema operacional para la identificación de conductas dirigidas a objetos (Lazaro & Ferrari, 2008).

Además, el comportamiento que en principio se distinguió como manipulación, si devino en algún tipo de modificación de la estructura del primer objeto (objeto A), corresponde a una fabricación de herramientas. Para interpretar una secuencia de modificación estructural de un objeto como fabricación, ese objeto luego debe ser usado como herramienta. Por lo tanto, la fabricación de herramientas se refiere a un tipo de manipulación que siempre está incluida dentro de una secuencia de uso.

La distinción de cada elemento de la secuencia está basada en rasgos observables y los esquemas de movimiento son asequibles y descriptibles en términos de cambios de postura y posición de segmentos corporales.

Una secuencia de uso de herramientas incluye al menos dos objetos¹ (o un objeto y una superficie), uno de los objetos es operado por el sujeto y en el otro debe observarse un cambio mediado por el uso del primero. Dentro de este esquema conceptual, no es condición que en algún momento de la secuencia el primer objeto entre en contacto directo con el segundo, siempre que el cambio en el segundo objeto sea consecuencia de que el individuo ha operado sobre la herramienta. Por ejemplo, en un caso de uso de

¹ Con la denominación –objeto- se hace referencia a cualquier entidad discreta del entorno que puede ser animada o inanimada.

herramientas descrito por Goodall (1986), la autora comenta cómo un macho usaba latas para amplificar sus exhibiciones de fuerza. En las secuencias registradas, el chimpancé *Pan troglodytes* manejaba entre dos y tres latas que hacía rodar y golpear entre sí, orientándolas y abalanzándose a la carrera sobre otros machos. La operación sobre estas herramientas provocaba un cambio en los individuos-objetivo que se dispersaban en dirección contraria al avance del sujeto operador. A partir de la descripción del flujo completo de acción, se puede determinar que las latas fueron usadas como herramientas. El cambio observado en reiteradas oportunidades que se produce en el segundo objeto de la secuencia (otros machos adultos del grupo) a partir del uso de la herramienta (lata), es perfectamente perceptible y describible en términos de cambios de postura y posición.

Siguiendo el diagrama eto-dinámico como definición operacional, se identifica como uso de herramientas a toda secuencia conductual que vincula a un objeto o conjunto de objetos con un individuo, y que resulta en el cambio de un primer objeto (es tomado, sostenido, cambiado de posición, dirigido, etc.) que produce, a su vez, un cambio en un segundo objeto (es contactado, desplazado, modificado, etc.). La conducta se inicia cuando el individuo entra en contacto con el primer objeto y finaliza cuando se hayan modificado las condiciones iniciales del último objeto que forme parte de la secuencia. El conjunto de objetos usados que aparecen entre el individuo y el último objeto de la secuencia, se distinguen como herramientas. Si no se ha observado uso, no hay herramienta. Además, el esquema operacional propuesto permite reconocer los patrones dirigidos a objetos sin ambigüedades, es uso de herramientas o es manipulación de objetos.

Entonces, la definición amplia de Shumaker et al, (2011) se usó para delimitar el objeto de estudio y los criterios operacionales del diagrama eto-dinámico (Fig. 2.1) para discriminar qué patrones se incluían o excluían de la categoría.

2.4 El aprendizaje del uso de herramientas

Una herramienta modifica la frontera entre un organismo y su entorno extendiendo el control más allá de los límites del propio cuerpo, la operación con el objeto transforma al sistema solo-cuerpo en un sistema cuerpo-más-herramienta. El uso de un objeto como herramienta plantea el desafío de controlar ese sistema cuerpo-herramienta; el individuo

operador debe ajustar y dirigir las fuerzas musculares para regular la relación entre el sistema cuerpo-herramienta y el objeto/superficie sobre el que va a actuar (Mangalam & Frigaszy, 2016).

La percepción de objetos como herramientas está vinculada a la acción que se realiza con dichos objetos, dándose una especie de ciclo continuo en el que la percepción guía la acción y la acción proporciona nueva información para la percepción: información sobre el animal mismo, sus propiedades dimensionales y dinámicas y las consecuencias ambientales de su comportamiento. Entonces, aprender a usar un objeto como herramienta requiere aprender sobre la propia habilidad con relación a lo que ese objeto permite. La percepción de la asequibilidad del objeto (affordance) puede lograrse a través de actividades exploratorias dirigidas hacia éste y también por incremento de la atención hacia conductas de manipulación y sus efectos, realizada por conespecíficos (aprendizaje sesgado socialmente). Las características situacionales que motivan a los animales a manipular los materiales relevantes en el lugar correcto y la exploración combinatoria (entre objetos u objetos y superficies), producen información que guía la actividad posterior y pueden conducir a la adquisición de secuencias de uso. Todos los organismos continúan aprendiendo sobre nuevas asequibilidades del entorno o “affordances” como resultado de la exploración activa y la experiencia a lo largo de sus vidas. En este sentido, los comportamientos de ensayo-error no deben verse como fallas en el uso de herramientas o deficiencias cognitivas, sino como oportunidades autogeneradas para el aprendizaje perceptivo (Gibson & Pick, 2000; Lockman, 2005). Por ejemplo, los monos capuchinos aprenden a romper nueces con piedras a lo largo de un proceso que comienza con manipulaciones en las que los infantes golpean distintos objetos contra sustratos y continúa con la manipulación combinatoria de nueces, yunques y martillos, tomándoles aproximadamente tres años lograr la coordinación de movimientos apropiada para posicionar las nueces y romperlas (Otoni & Mannu, 2001; de Resende et al, 2008; Visalberghi et al, 2017).

El uso de herramientas es un fenómeno de desarrollo continuo que surge de la acción con objetos. Las acciones directas sobre objetos y superficies preceden a las acciones que combinan un objeto y una superficie, y el uso inicial de herramientas refleja las rutinas de acción con las que el individuo ha actuado con los objetos y superficies relevantes (de Resende et al, 2008). Los monos capuchinos generan una gran variedad de conductas exploratorias y manipulativas y la ocurrencia del uso de

herramientas depende de las rutinas de percepción/acción que aplican prácticamente a cualquier objeto o superficie que encuentran.

Los experimentos naturales diseñados para esta tesis introdujeron nuevas asequebilidades (affordances) al entorno habitual de los grupos de monos estudiados para facilitar ciclos de percepción-acción y el surgimiento de acciones combinatorias de primer orden dinámicas.

2.5 El uso de herramientas y su ocurrencia a lo largo de la escala zoológica

El uso de herramientas entendido como un tipo de acople de los organismos con el medio se consideraba exclusivo de los humanos (Oakley, 1957). Con el devenir, trabajos como los de Köhler (1925) y van Lawick-Goodall (1970) y la creciente acumulación de observaciones de esta conducta en otros taxa, arrojaron evidencia de un patrón conductual presente en gran variedad de especies. El estudio del uso de herramientas involucra diferentes metodologías que constituyen un gradiente con respecto al control de variables y grado de intervención de los investigadores, desde los estudios observacionales, observación controlada *sensu* Klimovsky (1997) hasta los experimentos *sensu stricto* (Grier & Burk, 1992), tanto para animales en condiciones de cautiverio como silvestres.

Esta conducta instrumental ha sido observada en diferentes grupos de invertebrados: artrópodos, equinodermos y moluscos. Por ejemplo, las avispas cavadoras del género *Ammophila* usan piedras para apisonar la entrada a sus cuevas (Evans, 1959); el grillo *Oecanthus burmeisteri* modifica y usa hojas como pantalla acústica para intensificar su canto (Prozesky-Schulze et al, 1975); el erizo *Cystochinus loveni* se camufla cubriéndose con rizópodos (Levin et al, 2001); el cangrejo ermitaño *Dardanus* spp sostiene una anémona en su quelícero para protegerse de depredadores (Ross, 1971); arañas del género *Ariadna* usan piedras alrededor de su cueva que amplifican las vibraciones producidas por el contacto de una presa (Henschel, 1995); el pulpo *Amphioctopus marginatus* acarrea mitades de cocos para luego usarlos como refugio (Finn et al, 2009).

En vertebrados se ha descripto para peces, aves y mamíferos (en Shumaker et al, 2011, también se mencionan algunas referencias de posible uso de herramientas para anfibios y reptiles). En peces, el pez arquero *Toxotes jaculatrix* lanza chorros de agua a

sus presas para luego capturarlas (Bekoff & Dorr, 1976), el cíclido *Aequidens paraguayensis* y el bagre *Hoplosternum thoracatum* usan hojas para transportar sus huevos cuando son amenazados (Keenleyside & Prince, 1976; Bshary et al, 2002); en aves, el cuervo de Nueva Caledonia *Corvus moneduloides* usa varas con forma de gancho para buscar presas en troncos y fabrica y usa herramientas de diversos materiales para extraer larvas de grietas (Hunt, 1996; Hunt et al, 2006), el cuervo *Corvus frugilegus* usa piedras para elevar el nivel de agua y atrapar larvas (Bird & Emery, 2009), el guacamayo *Anodorhynchus hyacinthinus* coloca trozos de madera en su pico para quebrar nueces (Borsari & Ottoni, 2003) y el pinzón *Cactospiza pallida* usa espinas para sacar artrópodos de grietas (Tebich & Bshary, 2004). En mamíferos no-primates el uso de herramientas ha sido descrito para diferentes ordenes: roedores, carnívoros, insectívoros, cetáceos, proboscídeos, perisodáctilos y artiodáctilos (Shumaker et al, 2011). A modo de ejemplo el castor *Castor fiber* usa ramas para realizar despliegues agonísticos en los límites de su territorio (Thomsen et al, 2007), la rata topo desnuda *Heterocephalus glaber* usa implementos en su boca para evitar la inhalación de polvo mientras escarba (Shuster & Sherman, 1998), la nutria de mar *Enhydra lutris* sostiene una piedra sobre su pecho y la usa como yunque para golpear y abrir bivalvos (Hall & Schaller, 1964), hembras de delfines nariz de botella *Tursiops truncatus* usan esponjas sobre sus hocicos como protección durante el forrajeo (Krützen et al., 2005), los elefantes africanos *Loxodonta africana* y asiáticos *Elephas maximus* rascan su cuerpo o barren un área usando ramas (Chevalier-Skolnikoff & Liska, 1993), los elefantes asiáticos modifican ramas para espantar moscas (Hart et al, 2001), y se ha reportado que una hembra de león *Panthera leo* usaba una astilla como herramienta para escarbarse una herida (Bauer, 2001).

2.6 El uso de herramientas en los primates

El uso de herramientas en Primates fue documentado en muchas especies. Exceptuando el género *Homo* y siguiendo la clasificación de Groves (2017), se mencionan los siguientes ejemplos.

En strepsirrinos (Strepsirrhini, Lemuriformes) de Madagascar, el aye-aye *Daubentonia madagascariensis* fue observado transportar, reubicar y usar lianas para acceder a zonas de alimentación (Sterling & Povinelli, 1999); se registró al lemur negro

Eulemur macaco frotarse un milpiés sobre su cuerpo con posible función de controlar ectoparásitos o comunicación (Birkinshaw, 1999) y en experimentos realizados con *Eulemur fulvus* y *Lemur catta* los lémures reposicionaron herramientas y tiraron de estas para alcanzar recompensas (Santos et al, 2005).

Dentro de los monos distribuidos en África y Asia (Haplorrhini, Simiiformes, Catarrhini, Cercopithecidae) se observó a una hembra de cercopiteco de cola roja *Cercopithecus ascanius* usar una hoja para remover de sus manos una sustancia pegajosa (Worch, 2001); el colobo *Ptilocolobus* sp (Struhsaker, 2010), el mono narigudo *Nasalis larvatus* (MacKinnon, 1971), el mandril *Mandrillus leucophaeus* (Schultz, 2013) y el babuino chacma *Papio ursinus* (Hamilton et al, 1975) usan piedras, palos y otros objetos como proyectiles; se registró uso y fabricación de herramientas en el mandril *Mandrillus sphinx* para limpiarse debajo de las uñas de los pies (Pansini & de Ruiter, 2011); se observó al colobo rojo *Ptilocolobus badius* agitar palos durante despliegues agonísticos (Starin, 1990) y para defenderse ante depredadores (Struhsaker, 2010); el macho de papión oliva *Papio anubis* usa crías para inhibir la agresión de otros machos (Ransom & Ransom, 1971); el macaco de cola larga *Macaca fascicularis* quiebra moluscos y crustáceos con rocas y también usa yunques de piedra (Malaivijitnond et al, 2007) y usa cabello humano y fibras de coco como hilo dental (Watanabe et al, 2007); los macacos de cola larga *Macaca fascicularis aurea* usan hachas de piedra para picar ostras adheridas a rocas y troncos y martillos para machacar alimento sobre un yunque (Gumert et al, 2009); una hembra de macaco japonés *Macaca fuscata* fue descrita usando a su cría como herramienta para alcanzar manzanas dentro de un tubo (Tokida et al, 1994), entre otros.

En los simios del sudeste de Asia (Haplorrhini, Simiiformes, Catarrhini, Hominoidea, Hylobatidae), se observó a una hembra de gibón de manos blancas *Hylobates lar* utilizar una puerta como herramienta durante sus despliegues en el clímax de sus vocalizaciones (Geissmann, 2009); muchas especies de gibones *Hylobates* spp amplifican sus exhibiciones vocales cortando y agitando ramas (Geissmann, 2000); el uso de palos como rastrillos para acercar alimento fue registrado en el gibón hoolock *Bunopithecus hoolock* (Cunningham et al, 2006), como también el uso de trozos de tela a modo de esponja en un gibón de manos blancas (Rumbaugh, 1970).

Dentro de los grandes simios de África y Asia (Haplorrhini, Simiiformes, Catarrhini, Hominoidea, Hominidae), se mencionan algunos ejemplos de uso de

herramientas de la Subfamilia Ponginae (*Pongo* sp) y de la Subfamilia Homininae (*Gorilla* sp y *Pan* sp).

Los orangutanes *Pongo pygmaeus* extraen larvas y miel usando palos y para la manipulación fina suelen operar la herramienta con la boca (Byrne, 2004), también rompen ramas arrojándolas o dejándolas caer sobre objetivos y las agitan en despliegues agonísticos (MacKinonn, 1971), se los ha observado usar palos para extraer alimento de un tubo, fabricar herramientas conectando palos y tubos para alcanzar objetos a distancia y suspendidos y apilar cajas y usarlas como escaleras (Lethmate, 1976). El orangután de Sumatra *Pongo pygmaeus abelii* usa hojas y ramas y fabrica herramientas para extraer alimento (por ejemplo, mostaza o manteca de maní) de un termitero artificial (Nakamichi, 2004), usa agua como herramienta para hacer flotar y alcanzar un maní dentro de un tubo (Mendes et al, 2007), arranca y usa palos para acercar las ramas terminales de un árbol alejado y al tomarlas se desplaza hacia este, arma almohadillas con hojas para proteger sus palmas y plantas mientras se alimenta de hojas de *Erythrina* sp (Fox & Bin'Muhammad, 2002) y fabrica y usa herramientas de palo para extraer semillas de *Neesia* sp (van Schaik et al, 2009). El orangután de Borneo meridional *Pongo pygmaeus wurmbii* usa hojas como herramientas para amplificar el sonido de sus vocalizaciones (Kiss-squeak), bebe agua del suelo usando una hoja como vaso, usa hojas para limpiarse la cara y palitos para rascarse (Van Schaik et al, 2003 y 2006); el orangután de Borneo noroccidental *Pongo pygmaeus pygmaeus* también usa hojas para modificar las llamadas kiss-squeak en contexto agonístico (Peters, 2001), entre otros.

Como ejemplos de uso de herramientas en gorilas, el *Gorilla gorilla* extrae alimento de un termitero artificial operando con palos (Lonsdorf et al, 2009), fabrica y selecciona herramientas de longitud adecuada para alcanzar una recompensa a distancia y usa una herramienta para conseguir otra (Mulcahy et al, 2005). En *G. gorilla gorilla* se observó despliegue y lanzamiento de objetos en contexto agonístico, uso de palos modificados para hurguetear las fosas nasales, uso de fibras de coco como esponja para sorber agua y la ubicación de troncos contra un muro para luego usarlos como escalera (Fontaine et al, 1995), uso y discriminación de herramientas funcionales para transportar agua (Lefauve & Margulis, 2015) y uso de agua en “splash displays” para aumentar las exhibiciones de fuerza, la mayoría ejecutados por espaldas plateadas en contexto agonístico (Parnell & Buchanan-Smith, 2001). En *G. gorilla diehli* se han reportado exhibiciones agitando ramas y lanzamiento de barro, pasto y rocas a

observadores (Wittiger & Sunderland-Groves, 2007), uso de ramas para evaluar la profundidad de un cuerpo de agua, uso de un tronco como puente para cruzar un pantano y de un palo a modo de bastón durante el procesamiento de alimento (Breuer et al, 2005).

El bonobo *Pan paniscus* arroja ramas, hojas y frutas durante el cortejo, juego y agonismo, realiza exhibiciones con ramas, usa palos para rascarse y espantarse abejas, cubre su vientre con hojas con posible función de regular la temperatura y usa musgos como esponjas para beber (Hohmann & Fruth, 2003); también usa palos como herramientas para extraer alimento encapsulado y para alcanzar y acercar recompensas (Bardo et al, 2016), fabrica herramientas de piedra (Toth et al, 1993) y usa martillos y yunques de piedra para la quiebra de nueces (Neufuss et al, 2016), entre otros.

En el chimpancé *Pan troglodytes* algunos de los ejemplos de secuencias de uso de herramientas son: el uso de rocas como martillos para quebrar nueces y también de troncos, raíces o piedras como yunques (Boesch & Boesch, 1983; Sakura & Matsuzawa, 1991; Biro et al, 2003; Luncz et al, 2018), el uso de hojas, varas o palos para pescar termitas (McGrew et al, 2005; Boesch et al, 2020; Osuna-Mascaró et al, 2021), de vegetación leñosa para cazar hormigas y palos para extraer fluidos y miel (McGrew, 1974, 1977; Brewer & McGrew, 1990; Humle & Matsuzawa, 2004; Möbius et al, 2008; Sanz & Morgan, 2009 y 2013; Koops et al, 2015), exhibición con ramas para atraer la atención durante el cortejo y el agonismo (van Lawick-Goodall, 1971; Boesch & Boesch, 1989; McGrew et al, 2003), uso de palos para escarbar y obtener agua o alimento (Motes-Rodrigo, 2019), uso de hojas como almohadones para sentarse sobre el suelo húmedo (Hirata et al, 1998), uso y modificación de hojas para beber agua de huecos de árboles (Tonooka, 2001), utilización de ramas debajo de los pies sosteniéndolas entre los dedos y para sentarse mientras se alimenta en árboles con espinas (Alp, 1997), la fabricación de herramientas de tallos o palos y su uso para pescar algas (Matsuzawa et al, 1996; Humle et al, 2011; Matsuzawa, 2019) y el uso de frondas de palmera con las que golpea el ápice del árbol y consume la materia fibrosa que se desprende (Humle & Matsuzawa, 2004; Ohashi, 2015).

Dentro de los monos distribuidos en América (Haplorrhini, Simiiformes, Platyrrhini), ejemplos de uso de herramientas en la Familia Pitheciidae incluyen un reporte anónimo sobre lanzamiento de ramas en monos saki *Pithecia* spp y el uso de limones en el mono uakarí *Cacajao rubicundus* para ungir su pelaje (Kortlandt & Kooij,

1963; Dare, 1974; en Shumaker et al, 2011, pp. 155 y 180) y en monos de noche o mirikináes *Aotus nancymae*, *A. azarae boliviensis* y *A. lemurinus grisiembra* el uso de milpiés para frotar el pelaje en contexto solitario y social (Jefferson et al, 2014).

En la Familia Atelidae se describió a los monos aulladores *Alouatta* spp cortar y arrojar ramas y materia fecal hacia observadores humanos (Carpenter, 1934); se reportó a un macho de mono aullador rojo *Alouatta seniculus* usar un palo para golpear a un perezoso (*Choloepus didactylus*) presumiblemente en un contexto de juego (Richard-Hansen et al, 1998); también se observó en moños araña *Ateles* spp romper y dejar caer ramas sobre humanos (Carpenter, 1935; Hernández-Camacho & Cooper, 1976) y el uso de tapas, botellas y otros objetos para beber agua de un lago (de Moraes & Mendes, 2011), en *Ateles geoffroyi* el uso de limas para frotar sobre el pelaje con aparente función repelente y astringente (Richard, 1970), en la hembra el uso de ramas con hojas y palos, que previamente mordía en el extremo distal, para rascar diferentes áreas corporales (Lindshield & Rodrigues, 2009) y en el macho el uso de materia vegetal mezclada con saliva para ungir su pelaje y probablemente con función comunicativa (Laska et al, 2007); el mono lanudo *Lagothrix lagotricha* puede arrojar excretas hacia objetivos y el macho adulto, dar exhibiciones de amenaza con sacudida de ramas, vocalizaciones y los caninos expuestos (Hernández-Camacho & Cooper, 1976); entre otros.

Dentro de la Familia Cebidae, se registró para el tití león dorado *Leontopithecus rosalia rosalia* usar palos y la antena del radio-collar como herramientas para búsqueda de alimento y para realizar auto o alo-aseo (Stoinski & Beck, 2001) y se observó al mono ardilla *Saimiri sciureus* usar un palo para barrer alimento y quitarle hormigas (Kortlandt & Kooij, 1963; en Shumaker et al, 2011, p. 170) y el uso de una taza como herramienta para contener, sostener y transportar alimento y juntar agua de una canilla y beberla (Buckmaster et al, 2015); el tamarino *Saguinus oedipus* puede distinguir cambios funcionales relevantes e irrelevantes de una herramienta y tirar de esta para recuperar comida (Hauser et al, 2002).

2.7 Uso de herramientas en monos capuchinos

Entre los monos del Nuevo Mundo, los capuchinos (Familia Cebidae) se destacan por su alto grado de destreza manual, carecen de articulación carpometacarpal de silla de

montar pero presentan adaptaciones a nivel muscular, neural y óseo que les permiten una semi-oponibilidad (sin coincidencia completa de los pulpejos) entre el pulgar y el dedo índice, mover los dígitos de manera independiente y realizar diferentes tipos de sujeciones de fuerza y de precisión; todo esto se relaciona con su gran habilidad y fuerza manual (Napier, 1960; Napier & Napier, 1967; Frigaszy et al, 2004; Ankel-Simons, 2007). Además, son particularmente exploratorios y dedican considerable atención, tiempo y energía para manipular objetos. Sus acciones manuales presentan tres signos distintivos: 1) la persistencia y diversidad en los patrones de manipulación de objetos y superficies, que van desde enérgicos (por ejemplo, cuando golpean objetos contra superficies) a extremadamente delicados (por ejemplo, cuando extraen pequeños invertebrados de huecos); 2) la generación de nuevos y diferentes tipos de acción manual sobre un mismo objeto o sobre objetos diferentes y 3) la amplia producción de acciones combinatorias entre objetos o entre objetos y superficies. Todas las especies de capuchinos realizan acciones combinatorias durante episodios de alimentación e incluso en contextos en que no se observa una utilidad aparente. Estas características son prerequisites importantes para el uso de herramientas, y es probable que esas tendencias exploratorias y la manipulación combinatoria conduzcan a descubrimientos e innovaciones espontáneas (Fragaszy et al, 2004; Visalberghi et al, 2017). En monos capuchinos, así como en chimpancés y cuervos de Nueva Caledonia, la complejidad de los patrones de uso de herramientas reúnen las características distintivas de conducta orientadas hacia un objetivo: selectividad, transporte, elección o adaptación de la herramienta al objetivo específico en cuestión, y flexibilidad, como el uso de varios medios para lograrlo (Seed & Byrne, 2010).

Los monos capuchinos poseen un extenso repertorio de comportamientos de uso de herramientas (Rosenberger, 2020), los capuchinos robustos *Sapajus* spp (distribuidos desde el norte de América del Sur hasta el sur de Brasil, Paraguay y el norte de Argentina) son los únicos monos del Nuevo Mundo que las usan habitualmente (Otoni, 2015). Este género se caracteriza por usar herramientas mayormente para la obtención de alimento y también durante encuentros agonísticos, despliegues hacia depredadores y como parte del cortejo (Visalberghi et al, 2017). Si bien presentan diferencias con respecto a tamaño, anatomía, locomoción o estructura grupal, su marcada propensión hacia la exploración, manipulación, innovación y uso de herramientas es una de las

convergencias más notables que comparten con los chimpancés (Visalberghi & McGrew, 1997).

Los ejemplos de uso de herramientas en monos capuchinos que se mencionan en este estudio se organizaron de acuerdo con la clasificación propuesta por Lynch Alfaro et al, (2012a, b) diferenciándolos en formas gráciles (actualmente agrupadas dentro de *Cebus*) o robustas (actualmente agrupadas dentro de *Sapajus*), y teniendo en cuenta la sinonimia presentada por Rímoli et al, (2018) y Martins et al, (2019). Los trabajos en que los monos capuchinos figuran bajo la denominación *Cebus apella*, son ejemplos de estudios sobre formas robustas actualmente *Sapajus* (Lynch Alfaro et al., 2014).

Dentro de los capuchinos gráciles de distribución en el norte de Sudamérica por la cuenca del Amazonas, oeste de Ecuador, norte de Colombia y noroeste de Venezuela hasta América Central, algunos ejemplos de uso de herramientas registrados en **experimentos en cautiverio** son: el uso de herramientas para extraer fluidos en *Cebus olivaceus* (Dubois et al, 2001); la modificación de herramientas y el uso de recipientes, utensilios para beber y esponjas en *Cebus albifrons* (Westergaard et al, 1999). En **estudios observacionales a campo** se registraron: el uso y fabricación de herramientas con hojas para obtener agua de huecos de árboles en *Cebus albifrons trinitatis* (Phillips, 1998); en *Cebus capucinus* el uso de martillo y yunque para acceder a alimentos protegidos como semillas, cangrejos y caracoles (Barrett et al, 2018); y el uso de ramas y palos para sondear un hueco, arrojar, golpear y empujar, en contexto alimentario, agonístico y de juego en *Cebus capucinus imitator* (Chevalier-Skolnikoff, 1990).

Dentro de los capuchinos robustos que se distribuyen en la cuenca del Amazonas ocupando gran parte de Brasil, este de Perú, Colombia y Bolivia, Paraguay y norte de Argentina, ejemplos de uso de herramientas en **experimentos realizados en cautiverio** son: en *Cebus apella* (ahora *Sapajus* sp, según Lynch Alfaro et al, 2014), la modificación y uso de objetos para extraer fluidos (Westergaard & Frigaszy, 1987), el uso secuencial de piedras para romper nueces y de palos para aflojar y extraerles el fruto (Westergaard & Suomi, 1993), la modificación y uso de palos como herramientas de excavación (Westergaard & Suomi, 1995a), la modificación de rocas arrojándolas o golpeándolas con piedras o madera y el uso de las lascas y núcleos para cortar acetato (Westergaard & Suomi, 1995b), y la modificación y uso de palos y uso de piedras para la extracción de hormigas de un contenedor plástico (Westergaard et al, 1997). En **experimentos a campo** se registró el uso de la técnica yunque y martillo para quebrar

nueces en *Cebus libidinosus* (Fragaszy et al, 2010; Liu et al, 2011); en *Sapajus nigritus* el uso de palos para hacer palanca y obtener comida fuera de alcance arrastrándola o empujándola (Garber et al, 2012) y el uso de palos para la extracción de melaza en *Sapajus libidinosus* que usan habitualmente herramientas de sondeo (Cardoso & Ottoni, 2016). En **estudios observacionales a campo** se registró en *Cebus apella* (ahora *Sapajus* sp, según Lynch Alfaro et al, 2014) la quiebra de nueces con yunque y martillos de piedra (Ottoni & Mannu, 2001; Ottoni et al, 2005), el uso de hormigas carpinteras (*Camponotus rufipes*) para repeler ectoparásitos (Verderane et al, 2007), el uso de piedras como martillos para abrir o aplastar alimentos, pulverizar guijarros, aflojar y extraer tierra; en *Sapajus libidinosus* el uso de palos como sondas para extraer agua y artrópodos (Mannu & Ottoni, 2009), el uso y la fabricación de palos como sondas para cazar vertebrados, obtener miel y alejar sapos y serpientes (Falótico & Ottoni, 2014), el uso de piedras para quebrar nueces, abrir frutos, semillas y agrandar huecos en troncos y el uso de palos para acceder a presas escondidas (Falótico & Ottoni, 2016) y el uso de martillos y yunques de madera de manglares para quebrar y consumir cangrejos, gasterópodos y bivalvos (Ribeiro et al, 2017); en *Cebus apella libidinosus* la pesca con carnada (Mendes et al, 2000), y el uso de piedras para desenterrar, golpear o abrir tubérculos, semillas, insectos y aplastar lagartijas o procesar plantas (Moura & Lee, 2005); y en *Cebus libidinosus* el uso de la técnica yunque y martillo para abrir alimentos encapsulados, machacar una raíz con una piedra y desenterrar tubérculos con una nuez (Spagnoletti et al, 2012). En **estudios observacionales en cautiverio** se registró en *Cebus apella* (ahora *Sapajus* sp, según Lynch Alfaro et al, 2014) el uso de yunque y martillo de piedra para procesar papaya y naranja y de palos para remover el suelo (Serbena, 2002); en *Cebus paraguayanus* el uso de palos y hojas para alcanzar objetos, de palos para explorar y escarbar y de una paja de escoba para removerse astillas de la mano (Giudice & Pavé, 2007); en *Sapajus cay* el uso de piedras como martillo y escalón de cemento como yunque para quebrar nueces (Tujague, 2013); en *Cebus nigritus* la fabricación de una herramienta para insertar en una grieta y el uso de una roca para romper un cubo de hielo con comida por parte de una hembra adulta (Bortolini & Bicca-Marques, 2007); y en *S. robustus* se observó fabricación y uso de herramientas para realizar diferentes acciones como arrastrar, embeber, cavar, martillar y arrojar (Steinberg et al, 2022), entre otros.

2.8 Objetivos de la tesis

Los estudios sobre el comportamiento de monos capuchinos que habitan Argentina describen secuencias espontáneas de uso de herramientas para *Sapajus cay* en cautiverio y no existen reportes de esta categoría conductual para *S. nigritus* en el Parque Nacional Iguazú; los trabajos mencionados para esta última especie se realizaron en Brasil. No se han hecho estudios experimentales referidos al uso de herramientas en grupos de monos capuchinos de Argentina.

Por ello el objetivo de la presente investigación fue estudiar la estructura, dinámica y contexto de aparición de conductas dirigidas a objetos en monos capuchinos de Argentina (*Sapajus cay* y *S. nigritus*) en condiciones de cautiverio y libertad, respectivamente; identificando los mecanismos subyacentes a la ocurrencia de este comportamiento en un entorno social.

Para alcanzar el objetivo general propuesto se llevaron a cabo los siguientes objetivos específicos:

1. Elaborar el etograma de uso espontáneo de objetos para las dos especies de monos capuchinos de distribución Argentina, *Sapajus cay* y *S. nigritus*, en dos escenarios de acción: cautiverio y libertad, respectivamente.
2. Determinar si en las secuencias de uso de objetos observadas a campo y en cautiverio se reproducen los mismos patrones conductuales descritos en la bibliografía.
3. Comparar los etogramas de uso espontáneo de objetos de *S. cay* vs *S. nigritus*, describiendo el contexto de ocurrencia de las secuencias.
4. Elaborar e implementar diseños experimentales no invasivos para propiciar el uso de objetos en la obtención de alimento en un contexto social, atendiendo a los resultados del estudio descriptivo de cada especie y ajustado al contexto eto-ecológico de cada una.
5. A partir de manipulaciones experimentales inducidas en los individuos, describir el contexto de ocurrencia de las mismas, y las mediaciones sociales, comparándolas entre ambas especies/contextos.

Los primeros tres objetivos fueron estudios descriptivos que permitieron abordar los dos siguientes, que fueron estudios experimentales, en los cuales se evaluaron los factores contingentes al uso de herramientas y manipulación de objetos.

Mediante la implementación de dispositivos experimentales con oferta de recompensas y diseñados conforme a las habilidades manipulativas exhibidas por los sujetos de estudio, se buscó plantear un desafío para promover la expresión de conductas instrumentales orientadas a la resolución del problema. La elección de un procedimiento con bajo nivel de interrupción ambiental y acotada permanencia, sin forzar la participación o restringir el forrajeo de otras fuentes de alimento, se orientó a atraer la atención de los sujetos de estudio en un diseño que garantizó su libre acceso y permitió analizar las diferencias en la performance individual con relación a la dinámica del entramado social.

Las hipótesis a examinar fueron:

H₁. El uso de herramientas en monos capuchinos está influenciado por el contexto de acción que propicia la combinación de manipulaciones dirigidas a objetos.

H₂. El uso de herramientas en monos capuchinos está influenciado por las oportunidades de aprendizaje y la identidad de los sujetos que median su transmisión y/u ocurrencia.



Capítulo 3

Estudios observacionales: descripción de conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos

3.1. Introducción

Los estudios observacionales y la descripción del comportamiento espontáneo son el primer paso de cualquier investigación etológica y sirven como punto de partida para plantear hipótesis y ponerlas a prueba en subsiguientes observaciones o diseños experimentales (Del Claro, 2004; Dawkins, 2007). Este tipo de abordaje se basa en observaciones controladas (Klimovsky, 1997), realizadas en ambientes silvestres, cautiverio o laboratorio (Lehner, 1979) y que deben ser diseñadas para reducir al mínimo la interferencia sobre los sujetos de estudio (Martin & Bateson, 1986).

La secuencia observación-registro es la instancia genética para la elaboración de un etograma, un listado de unidades comportamentales de una especie o población. Este inventario incluye descripciones minuciosas generadas por la identificación en el observable de una serie continua de posturas y movimientos del cuerpo o partes de este (secuencias postura-movimiento-postura; Morris, 1988). El propósito del observador puede ser representar el repertorio conductual completo de los animales estudiados (etograma total) o enfocarse en describir el repertorio conductual dentro de una categoría funcional específica (etograma parcial).

El catálogo de patrones de acción resultante es contrastado con el marco conceptual en dos instancias: la primera involucra al autor, quien podrá a partir de la información producida apoyar sus afirmaciones o corregirlas y la segunda involucra al lector/receptor del etograma, quien podrá confirmar o reformular su marco conceptual (Gonçalves de Freitas & Mitiko Nishida, 2006; Lahitte et al, 2012).

Una vez confeccionado, el etograma queda incorporado al marco conceptual del autor y se utiliza como herramienta que optimiza el diseño de técnicas de muestreo o experimentales y que posibilita interpretar las acciones de los sujetos inmersos en un entorno definido o construido por él. En este sentido, el comportamiento siempre

predica de la relación entre los sujetos y su entorno y solo puede ser entendido como el emergente de esta relación, emergente del que da cuenta un investigador al realizar conducta de observación en acople con este escenario. (Lahitte, 2000; Ferrari & Lazaro, 2013). El análisis morfológico de la estructura de los patrones motores y sus variaciones, así como la cuantificación del repertorio conductual (definición de unidades de medida comportamentales), permiten estudios comparativos a diferentes niveles: entre individuos de un grupo, entre grupos de la misma especie y entre especies del mismo género o familia, entre otros (Rochedo Ferraz, 2011).

El etograma es una entidad semiótica que se caracteriza como un tipo de lenguaje en el que se definen términos específicos mediante una escritura normalizada. El paso del lenguaje trivial al descriptivo (lenguaje del etograma) implica una reformulación para transformarlo en un código aplicable a la definición de las unidades comportamentales o actos (Lahitte et al, 2003). Gonçalves de Freitas & Mitiko Nishida (2006) remiten a la naturaleza semiótica del etograma señalando su función como base de datos, también recomiendan la búsqueda y consulta de etogramas previos sobre la especie en estudio, verificando la validez de los códigos utilizados.

Los etogramas totales o parciales sobre la misma o diferentes especies pueden ser comparados entre sí. La comparación en Etología, establecer similitudes y diferencias entre secuencias de acción, se usa como herramienta para analizar las condiciones en que se manifiestan los comportamientos. Su utilización está influenciada por varios factores que incluyen: la metodología de observación y registro implementada en los estudios, los contextos de acción evaluados (Ej., observación espontánea vs experimental; cautiverio vs campo, etc.) y las diferencias a nivel de los individuos analizados, ya sean de orden taxonómico (Ej., comparación entre géneros, entre especies, etc.), entre sexos, entre edades o diferencias individuo-específicas (Ej., posición jerárquica, estado de salud, habilidades cognitivas, estado motivacional), entre otros (Lahitte et al, 2002).

Las comparaciones, según Nissen (1958), se abordan haciendo énfasis en uno de tres ejes: descriptivo, funcional o explicativo. Estos tres niveles de comparación no son excluyentes, su interrelación permite una interpretación más abarcativa del comportamiento observado.

Otra instrumentación de la comparación es entre los aspectos metodológicos de los distintos etogramas, y los estructurales de los cambios de postura y posición consignados.

Se han publicado etogramas y listados acotados de comportamientos de diferentes especies de Primates, como por ejemplo lemures: *Lemur fulvus* (Vick & Conley, 1976); *Varecia variegata variegata* y *Varecia variegata rubra* (Cherevko, 2018); monos del Viejo Mundo: *Macaca nigra* (Nickelson & Lockhard, 1978); *Macaca fascicularis* (Albanese et al, 2021); *Macaca sylvanus* (Machairas et al, 2003); *Macaca nemestrina* (Ruppert et al, 2018); *Mandrillus sphinx* (Mellen et al, 1981), *Pan troglodytes* (King et al. 1980; Sanz & Morgan, 2009), *Pan paniscus* (Patterson, 1979); *Pongo pygmaeus* y *Gorilla gorilla gorilla* (Botting & Bastian, 2019); y monos del Nuevo Mundo: *Aotus griseimembra* y *Aotus lemurinus* (Montilla et al., 2021); *Alouatta seniculus* (Braza et al,1981); *Cebus apella* (Phillips et al, 1994); *Chiropotes satanas chiropotes* (Boyle & Smith, 2010); *Cacajao melanocephalus* (Bezerra et al. 2011); *Saguinus imperator* (Knox & Sade, 1991); *Saguinus labiatus* (Coates & Poole,1983); *Callithrix jacchus* (Kendrick & Dixson, 1984).

Con respecto a las conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos (*Sapajus*), no existen publicaciones que hayan realizado un etograma parcial sobre esta categoría conductual. Las referencias son fragmentarias y las escasas descripciones o menciones forman parte de comunicaciones, experimentos o de etogramas generales en las diferentes especies de capuchinos. En *Sapajus cay*: Giudice & Pavé (2007), Tujague (2013), Smith (2017); en *Sapajus* sp: Ottoni & Mannu (2001), y en *Sapajus nigritus* Tujague (2013) y Machado & Loures-Ribeiro (2014). En el etograma de Serbena & Monteiro-Filho (2002) quienes trabajaron con *Cebus apella* en cautiverio, no es posible identificar según la nomenclatura actual, si la especie estudiada es *Sapajus cay* o *S. nigritus*. En esta tesis se la consideró como *Sapajus* sp. siguiendo la recomendación de Lynch Alfaro et al, (2014).

El objetivo general del presente capítulo fue estudiar las conductas espontáneas de uso y manipulación de objetos de *Sapajus cay* y *Sapajus nigritus*, para suplir la falta de publicaciones descriptivas al respecto. Para ello se tuvieron en cuenta los siguientes objetivos específicos:

-Analizar el uso de herramientas por parte de monos capuchinos en un ambiente controlado (cautiverio).

- Analizar el uso de herramientas por parte de monos capuchinos en un ambiente silvestre.
- Estudiar la manipulación de objetos por los monos capuchinos en ambiente controlado.
- Estudiar la manipulación de objetos por los monos capuchinos en un ambiente silvestre.

3.2. Materiales y métodos

El trabajo fue realizado en monos capuchinos *S. cay* en tres zoológicos de la provincia de Buenos Aires y en la especie *S. nigritus* del Parque Nacional Iguazú de la provincia de Misiones, Argentina.

3.2.1. Especies y área de estudio

3.2.1.1. *Sapajus cay* en cautiverio

Se trabajó con individuos adultos y juveniles de ambos sexos alojados en las siguientes instituciones: Estación de Cría de Animales Silvestres: E.C.A.S, Jardín Zoológico y Botánico de La Plata y Zoológico de Florencio Varela.

La Estación de Cría de Animales Silvestres, a cargo del Ministerio de Desarrollo Agrario de la provincia de Buenos Aires, está ubicada en el Camino Parque Centenario, Reserva Ecológica Parque Pereyra Iraola, Berazategui, provincia de Buenos Aires (36° 19' S, 58° 13' W). Es un centro de cría y exhibición de especies de la fauna autóctona y exótica en semi-cautivero o en recintos ambientados (Ministerio de Desarrollo Agrario, 2022).

El Jardín Zoológico y Botánico de la ciudad de La Plata, dependiente de la Municipalidad de La Plata, está ubicado en la Av. 52 y 118, La Plata, provincia de Buenos Aires (34°55'S, 57°59'W). Fue fundado en 1907 y llegó a albergar en sus 14 hectáreas de superficie unas 200 especies de vertebrados (Morrone, 1995).

El Zoológico de Florencio Varela, institución privada ubicada en la Av. Tte. Gral. Perón 800, Florencio Varela, provincia de Buenos Aires (34°48'S, 58°15'W) exhibió especies animales autóctonas y exóticas.

(a). ECAS

El alojamiento de los ejemplares consistió en un jaulón rectangular de 15,05 m x 5,10 m, con piso de tierra, paredes y techo ($h_{\text{máx.}} = 5,22$ m) de malla metálica y estructura de madera, rodeado por una defensa de madera y alambrado. Estaba dividido en dos jaulas (Jaula 1 y Jaula 2) por medio de un alambrado doble que definía un espacio de separación de 0,70 m (Fig. 3.1).

En la Jaula 1 (9,00 m x 5,10 m) había 5 individuos: 1 macho adulto, 1 hembra adulta y 3 machos juveniles. Presentaba una plataforma de madera, dos dormitorios en altura (cajas de madera), un sistema de troncos fijos centrales, un neumático colgando de una soga, un tronco dispuesto horizontalmente y abundantes piedras y palos esparcidos por el suelo (Fig. 3.1).

En la Jaula 2 (5,35 m x 5,10 m) había 2 individuos: 1 macho adulto y 1 hembra adulta. Presentaba un dormitorio en altura, un sistema de troncos fijos centrales, palos y piedras esparcidos por el suelo, abundantes plantas bajas y conchilla (Fig. 3.1).

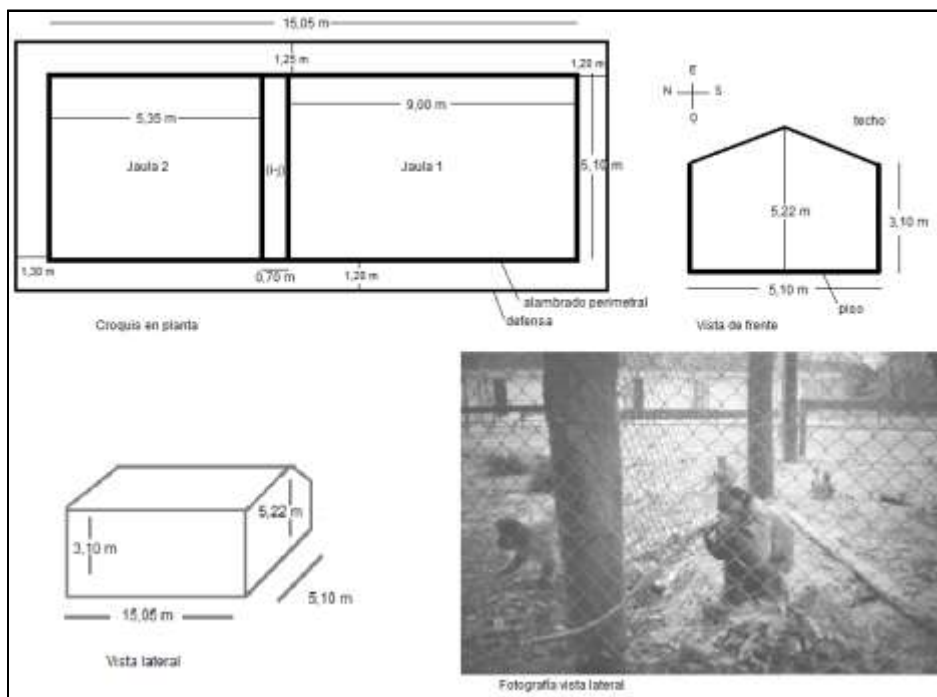


Figura 3.1. Esquemas del recinto con sus dimensiones: planta del recinto (arriba izquierda), vista de frente (arriba derecha.), vista lateral (abajo izquierda) y fotografía vista lateral (abajo derecha).

(b). Zoológico de La Plata

En el Zoológico de La Plata los sujetos fueron observados en dos ambientes, i) una jaula y ii) zona de isla en lago interior.

i) Jaula

Consistió en un recinto rectangular que comprendía un jaulón exterior de 11,87 m x 4,24 m; h: 2,12 m. El límite perimetral (h: 2,12 m) con un muro de 0,74 m de alto (zócalo) continuaba con un alambrado de 1,38 m de alto, el techo era de alambrado y el piso de cemento. Presentaba un portón corredizo divisorio intermedio y dos accesos opuestos a compartimentos internos de 2,70 m. x 4,24 m; h: 1,80 m. El jaulón externo estaba provisto de troncos, sogas, palos piedras y alambres, colgantes o sobre el piso. El recinto estaba rodeado por una vereda de baldosas y una defensa de rejas. Las observaciones fueron realizadas a lo largo de los laterales de la jaula (Figs. 3.2a y 3.2b).

El grupo estaba formado por 5 individuos: 1 macho adulto, 1 macho juvenil y 3 hembras adultas.

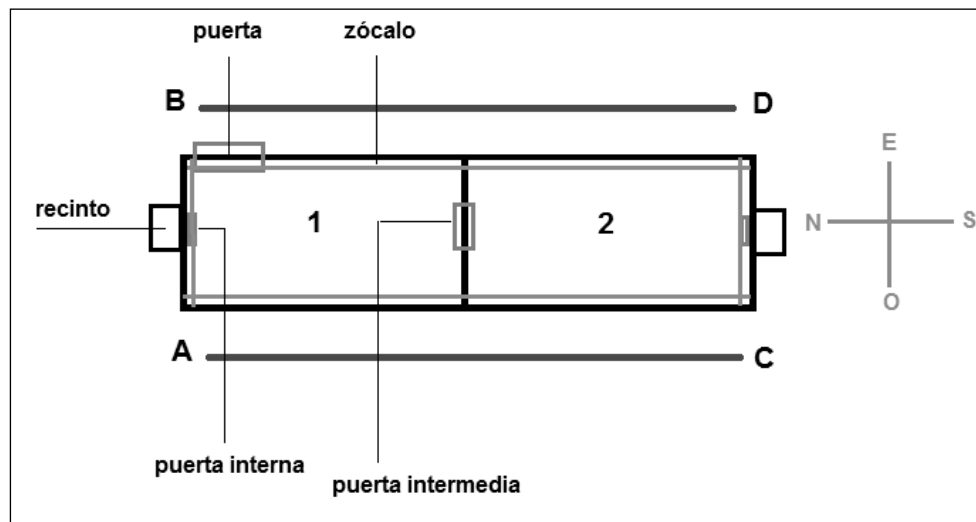


Figura 3.2a Esquema en planta de la jaula del Zoológico de La Plata. Ubicación del observador en los laterales de la jaula, segmentos AC y BD.



Figura 3.2b Jaula del Zoológico de La Plata vista del lado oeste (A-C).

ii) Isla

La isla estaba ubicada en el Lago Burmeister del Jardín Zoológico de La Plata, y contaba con gran número de árboles, abundante hojarasca, dos dormitorios de madera y una tabla elevada donde se servía el alimento y en el sector SE presentaba un pilar con escalera de hormigón (Fig. 3.3 y 3.4).

El grupo estaba constituido por 4 individuos: un macho adulto, una hembra adulta, un juvenil y una cría.



Figura 3.3. Isla en vista desde el lado Este.



Figura 3.4. Isla en vista desde el lado NE.

(c). Zoológico de Florencio Varela

En el Zoológico de Florencio Varela los sujetos fueron observados en dos recintos, i) una jaula rectangular y ii) una jaula octogonal.

i) Jaula rectangular

El recinto rectangular (3,75 m x 6,80 m) estaba cercado por alambrado (h=1,95 m), con techo de paja sostenido por tirantes de madera y piso de cemento. El límite posterior (L2), lo conformaba una pared ciega de cañas apoyada contra el alambrado, por detrás de ésta se encontraba una jaula comedero, a la que se accedía por medio de una interjaula, en el sector S.E. Presentaba cuatro postes (A, B, C y D) amurados al piso con troncos transversales que los conectaban, y sobre uno de los postes (B), un tronco ahuecado que funcionaba como dormidero. Una defensa de caño (h= 0,67) rodeaba el perímetro a 0,64 m del alambrado (Fig. 3.5).

Esta jaula alojaba 2 individuos: 1 macho adulto y una hembra adulta.

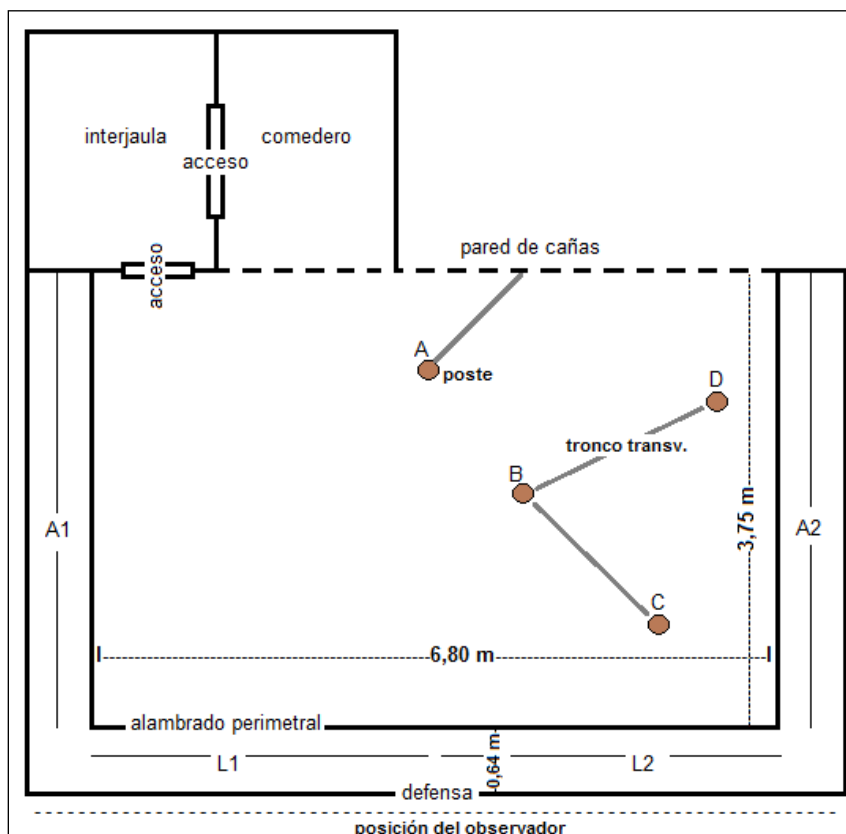


Figura 3.5. Jaula rectangular del Zoológico de Florencio Varela (vista en planta) indicando las dimensiones.

ii) Jaula octogonal

Este recinto presentaba piso de cemento, techo de paja sostenido por tirantes de madera, con el cielorraso y paneles laterales (1,90 m x 2,10 m) de alambrado. El perímetro se segmentó en sectores (S_x) y cada panel se enumeró de S1 a S8; en S5 se encontraba una inter-jaula (0,80 m x 0,80 m), con dos puertas de estructura de hierro y malla metálica (0,80 m de ancho): una hacia el exterior y otra hacia el interior del recinto. El bebedero y comedero eran cubetas rectangulares de cemento, el primero podía estar ubicado entre S1-S3 y el comedero entre S6-S7. Por fuera del alambrado el piso se prolongaba en una vereda de 0,30 m de ancho, y una defensa de caño y alambre artístico ($h=0,98$ m) que rodeaba todo el perímetro a 0,75 m de distancia del alambrado. El dormitorio consistía en una caja de madera ubicada sobre la inter-jaula, presentaba una abertura lateral que desembocaba en una rampa de madera que llegaba hasta el piso. En el interior del recinto había un sistema de troncos fijos interconectados y sogas colgantes (Fig. 3.6 y 3.7).

El grupo consistía en 3 individuos: 1 macho adulto, 1 hembra adulta y 1 hembra juvenil. Las observaciones se realizaron tomando diferentes ubicaciones alrededor de la jaula.



Figura 3.6. Jaula octogonal vista de frente al sector S1.

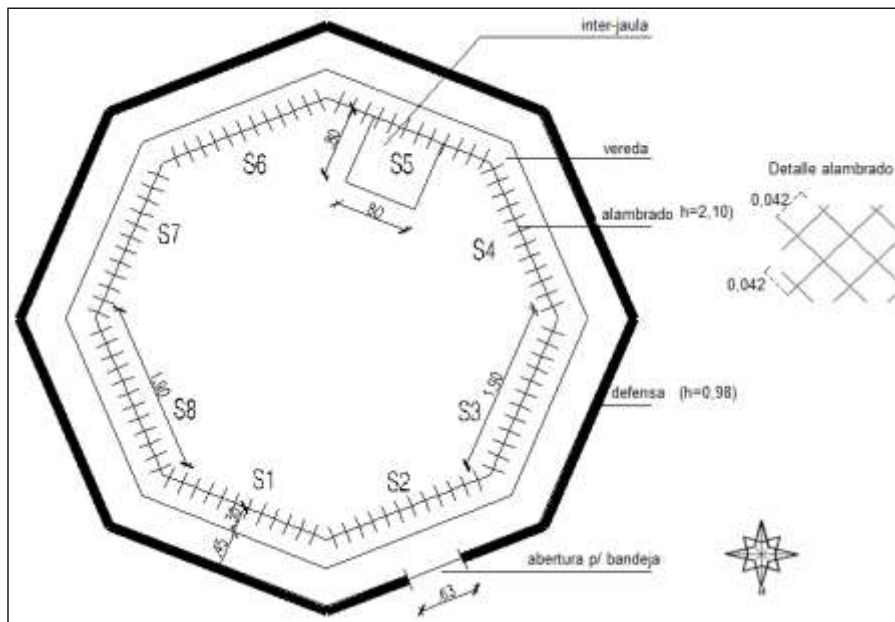


Figura 3.7. Jaula octogonal (vista en planta) indicando las dimensiones.

3.2.1.2. *Sapajus nigritus* en libertad

El estudio de comportamiento con monos capuchinos (*Sapajus nigritus*) se llevó a cabo en el Parque Nacional Iguazú, Argentina (25°31'S, 54°08W). El trabajo se realizó con

una tropa denominada Macuco cuyo número varió a lo largo de los distintos períodos de muestreo entre 26 y 43 individuos. Las tropas estaban formadas por ejemplares machos y hembras de las siguientes categorías: infantiles, juveniles y adultos (ver apartado 3.2.2) y la composición edad/sexo tuvo variaciones dentro de un rango aproximado al presentado por Fragaszy, et al (2004): machos adultos 23-33%, hembras adultas 25-33%, juveniles 23-26% e infantiles 15-23%. La organización de las tropas presentó un sistema social multi-macho, multi-hembra, con un macho que tiende a ocupar una posición central durante el desplazamiento (“spread”) del grupo y con prioridad en la alimentación y el apareamiento (Janson et al, 2012).

Para el desplazamiento por la zona de estudio se utilizó un sistema de sendas (Fig. 3.8) que había sido construido y referenciado por otros grupos de investigación. Por medio del desplazamiento a pie por las sendas, se ubicaban los dormideros antes del amanecer. Luego se seguía el movimiento de la tropa y los desplazamientos realizando las observaciones comportamentales que se enumeran en el apartado 3.2.3.2.

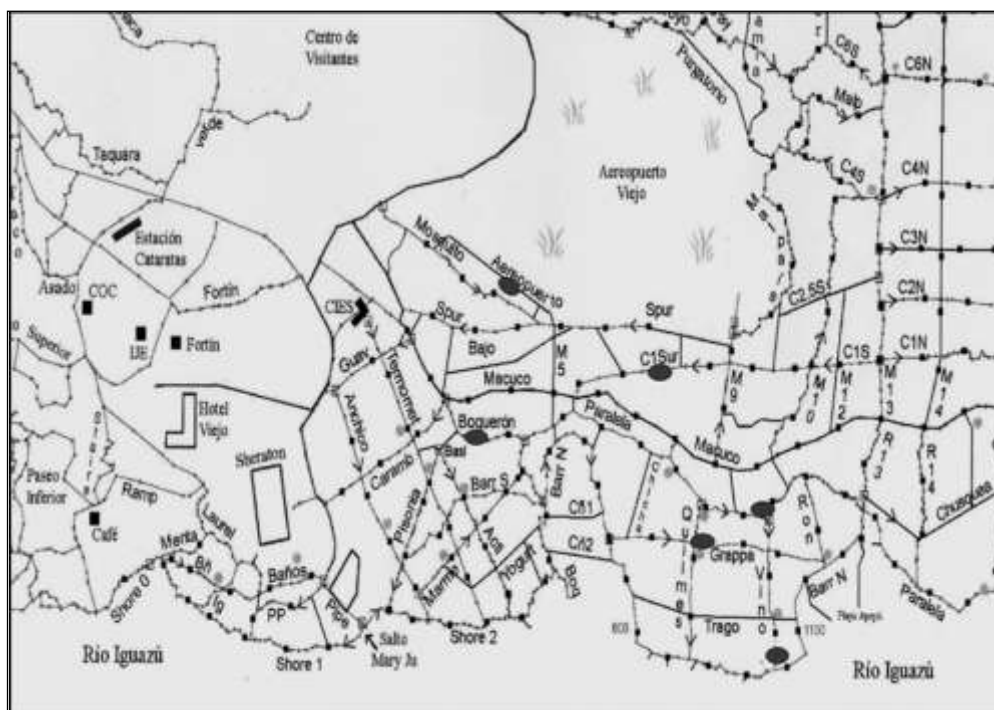


Figura 3.8. Ubicación y trayecto de las sendas para el desplazamiento de grupos de investigación.

3.2.2. Técnicas de observación y sistemas de registro

Las técnicas fueron definidas en función de las condiciones imperantes, tales como: topografía del lugar, visibilidad (observación directa o uso de binoculares), accesibilidad al objeto de estudio, condiciones climáticas, reglamentaciones de las instituciones y comodidad del observador.

Se realizaron observaciones controladas (Klimovsky, 1997) y se aplicaron las técnicas Animal focal, Grupo focal y Muestreo de ocurrencia de pautas (Altmann, 1974; Del-Klaro, 2004; Dawkins, 2007). Se observó a ojo descubierto y mediante binoculares, con registro continuo (para los patrones conductuales) y segmentado temporalmente para los censos (Martin & Bateson, 1986). Se registró utilizando block de notas y grabaciones de audio, y el registro gráfico consistió en: esquemas y dibujos, fotografías y filmaciones (Lehner, 1979).

Los ejes considerados para contextualizar las observaciones/registros, abarcaron los siguientes aspectos:

1. Localización de los individuos (para *S. nigritus*, ver 3.2.3.2).
2. Posición de los individuos (para *S. cay* ver 3.2.3.1 y para *S. nigritus* ver 3.2.3.2).
3. Identificación: la identidad de los sujetos de estudio se registró según clase de edad (crías, infantes, juveniles y adultos), sexo y cuando fue posible a nivel individual. Para distinguir la clase de edad se tuvieron en cuenta los aspectos morfológicos y conductuales del observable propuestos por Fragaszy et al, (2004) y la información aportada por las instituciones en las que se desarrollaron las observaciones.
 - a) Cría: abrazada al lomo de la hembra la mayor parte del tiempo. Sin independencia locomotora.
 - b) Infante: siempre cercano a una hembra. Independiente en la locomoción, aunque puede ser asistido por algún miembro del grupo. Pelaje muy largo y abundante.
 - c) Juvenil: completamente independiente. Pelaje más claro que en los adultos con patrones de coloración más oscura en regiones de la cabeza, lomo y cola e incipiente desarrollo de penacho. Tamaño corporal menor que un adulto.
 - d) Adulto: penacho desarrollado, oscurecimiento del pelaje y aumento de contraste en la coloración de las regiones de la cabeza, lomo y cola. Mayor tamaño corporal.

4. Posición del observador: las observaciones de los ejemplares se realizaron desde ubicaciones que permitían una buena visibilidad, sin interferir en el área de acción de los individuos y que permitían un acceso visual y auditivo efectivo para el registro de los mismos.

5. Estructura temporal (para *S. cay* ver 3.2.3.1 y para *S. nigritus* ver 3.2.3.2).

3.2.3. Diseño observacional

El comportamiento ocurre como un flujo ininterrumpido de acción, el observador distingue y recorta una serie de movimientos, una porción discreta de cambios de posición de las partes del cuerpo que denomina acto. El acto de conducta o S_1 es una secuencia de movimientos que se dan siempre de la misma manera (Ej.: abrir la boca). A su vez, los diferentes actos están insertos en secuencias mayores o S_2 (Ej.: el acto - abrir la boca- puede formar parte de una secuencia de forrajeo, de ataque o de acicalamiento, etc.); por último, el conjunto de las secuencias S_2 conforman la denominada secuencia S_3 . El etograma es un inventario en el que se reúnen las descripciones de pautas de acción y se las organiza en secuencias mayores. Este conjunto de descripciones puede enfocarse en el patrón general de actividad de los sujetos de estudio, incluyendo secuencias pertenecientes a diferentes categorías funcionales (por ejemplo, cortejo, agonismo, alimentación, desplazamiento, entre otros) y resultando en un etograma total o incluir las descripciones del conjunto de comportamientos observados pertenecientes a una determinada categoría conductual y en este caso se denomina etograma parcial. El etograma elaborado en esta tesis corresponde a esta última categoría, se realizó el inventario parcial de conductas de manipulación y uso de objetos para individuos de la especie *S. nigritus* y *S. cay*.

Siguiendo la metodología desarrollada por Lahitte et al. (2012) la conducta de observación, registro y definición se realizó de la siguiente manera:

1. Descomposición de los sujetos de estudio en segmentos corporales (ver 3.2.4.1.). La segmentación del observable consistió en delimitar las partes corporales o descriptores (Ej. Área brazos: Segmento 1, proximal; Segmento 2, distal) a los que se hizo referencia para dar cuenta de los cambios de postura y posición y de la transición

entre posturas (movimientos) de los sujetos de estudio, también incluyó la definición de ejes y planos.

2. Descripción de todas las configuraciones observadas para cada uno de los segmentos (ver 3.2.4.2., 3.2.4.3. y 3.2.4.4.).

Las diferentes relaciones entre dos o más descriptores, o entre descriptores y ejes/planos fueron calificadas y tipificadas mediante rasgos (Ej. Brazo flexionado: Segmentos 1 y 2 formando ángulo).

3. Definición de los actos de conducta (S_1) a partir de la transición entre configuraciones codificadas y en términos de cambios de postura y posición de los segmentos (3.3.1.1.).

Para la delimitación de los actos de conducta se identificaron (del flujo continuo de transiciones entre posturas) aquellos esquemas de acción que mantenían una regularidad estructural; la secuencia postura-movimiento-postura se mantenía fija. El conjunto de registros que denotaba de una misma secuencia de transiciones (redundancia) se recortó en un acto de conducta (S_1) y desde las regularidades percibidas, se generalizó y se elaboró cada definición.

4. Descripción de las secuencias de acción (S_2) (3.3.1.2.).

La construcción de las secuencias (S_2) se realizó a partir del análisis de las diferentes formas en que se conectan las S_1 entre sí. Los actos (S_1) no son exclusivos de una S_2 determinada, un mismo acto puede formar parte de diferentes secuencias. Además, las S_2 no mantienen una estructura invariable, del conjunto de actos que las componen puede variar el orden de ocurrencia o alguno puede faltar. Tomando en cuenta lo expuesto, en cada definición se especificaron los marcadores de contexto por los cuales se consideró que la secuencia inicia y termina (delimitación) y se detallaron todas las variantes registradas (modalidades) para una misma S_2 .

Las definiciones de actos (S_1) y secuencias (S_2), construidas en base a un lenguaje descriptivo estandarizado, se reunieron a modo de inventario en un etograma parcial (S_3) de conductas espontáneas dirigidas a objetos.

El tiempo de observación total acumulado durante la fase descriptiva de este estudio, sumando ambas condiciones (en cautiverio y a campo), fue de 300 horas. La duración de las sesiones de observación y registro fue variable. Para el cautiverio el intervalo menor fue de 30 min y el mayor de 4:00 hs; para el trabajo a campo, el menor de 10 minutos y el mayor de 5 hs 42 min. En cautiverio estas diferencias se debieron a

disposiciones de las instituciones, disponibilidad de los recintos, rutinas diarias de los cuidadores, interrupciones por tareas de manejo de los individuos, y asignación de sesiones para corregir detalles descriptivos, tomar fotografías o realizar esquemas. En el trabajo a campo, las variaciones se relacionaron con el encuentro de la tropa, la accesibilidad de las zonas por donde se desplazaban, la superposición con otros grupos de investigación, reglamentaciones del parque nacional y condiciones climáticas.

Con respecto a los targets sobre los que los sujetos dirigieron conductas de manipulación o uso, se aclara que el término *entorno* refiere a todo aquello que es ajeno a la estructura y organización del propio sujeto. En este trabajo de investigación, dentro de ese entorno se distinguió como *sustrato* a entidades físicas que no tienen límites precisos, por ejemplo, el suelo o el agua; y como *objetos* a entidades físicas discretas, por ejemplo, palos, rocas, troncos u otros sujetos.

La discriminación de los tiempos asignados y las metodologías específicas empleadas para cada especie se detallan en los apartados siguientes.

3.2.3.1. *Sapajus cay* en cautiverio.

El Etograma en cautiverio fue elaborado a partir de 199 horas 06 minutos de observación y registro; distribuidas del siguiente modo: 35 horas 50 minutos en la Estación Cría de Animales Silvestres (ECAS), año 2001; 55 horas 40 minutos en el Zoológico de La Plata, años 2002 y 2003; y 107 horas 36 minutos en el Zoológico de Florencio Varela, años 2009-2011.

El registro de la posición de los individuos en el espacio se realizó tomando como referencia la segmentación espacial de los recintos y los referentes internos (3.2.1.1) y fueron identificados según los criterios mencionados en el apartado 3.2.2. La zona de observación (posición del observador) está detallada en el apartado 3.2.1.1. Las observaciones se realizaron durante la mañana y la tarde y de acuerdo a la reglamentación y disponibilidad de cada institución. El registro temporal incluyó los horarios de inicio y finalización de cada sesión y la estructura horaria de los censos y de ocurrencia de los patrones de acción.

3.2.3.2. *Sapajus nigritus* en libertad.

El Etograma a campo fue elaborado en base a 100 horas de observación y registro efectivos. El tiempo total a campo fue de 213 horas, entre las 6:00 AM y las 07:00 PM, durante 40 días, años 2004-2007; lo que incluyó además de las observaciones, la búsqueda, detección y seguimiento de la tropa.

La localización de los individuos implicaba el conocimiento del dormitorio en que habían pasado la noche anterior y el seguimiento de pistas auditivas, evidencia indirecta (restos de alimento u actividades) y el rastreo por las rutas habituales siguiendo la dirección de desplazamiento inferida. En todos los casos, se asentó el registro de encuentro (horario, lugar e individuos).

Para determinar la posición del grupo se delimitó el espacio vertical en cuatro estratos. Para cada estrato se consideró un límite superior y uno inferior, quedando definidos del siguiente modo: E1 - Estrato 1: nivel del suelo; E2 - Estrato 2: por encima del nivel del suelo y hasta los 3 metros de altura (coincidiendo con la altura máxima del cañaveral); E3 - Estrato 3: por encima de los tres metros y hasta los 5 metros de altura. Este estrato abarca por encima del cañaveral hasta el inicio de la ramificación de las copas de los árboles; E4 - Estrato 4: por encima de los 5 metros de altura comprendiendo el dosel de las copas altas de los árboles. También se registró la posición horizontal de los individuos con respecto al observador /línea de transecta y a los puntos cardinales. Se realizó el conteo directo para determinar la densidad, en diferentes horarios durante las sesiones de observación. Los observadores tomaron posición en ubicaciones que permitían una buena visibilidad, sin interferir en el área de acción de los individuos y que permitían un acceso visual y auditivo efectivo para el registro de los mismos.

La identificación de los sujetos de estudio se estableció según los criterios mencionados en el apartado 3.2.2.

El registro temporal incluyó los horarios de entrada y salida del campo y el registro de encuentro de la tropa para cada sesión y la estructura horaria de los censos y de ocurrencia de los patrones de acción.

3.2.4. Codificación

La codificación (conjunto de términos definidos en un lenguaje normalizado) refleja el esquema desde el cual se distinguen un conjunto de marcadores de contexto que

permiten distinguir inequívocamente un referente de otro. Un código es un medio para perfeccionar las descripciones, optimizar el desempeño del observador y a quien lo consulta identificar las condiciones de la descripción (Lahitte et al, 2003).

Para la elaboración del etograma parcial del presente estudio se definió una codificación que incluyó: 22 descriptores que resultaron de la segmentación corporal de los sujetos, 2 planos referenciales (Fig. 3.9, 3.10 y 3.11), 24 configuraciones que dan cuenta de las relaciones espaciales entre un conjunto de descriptores, 3 posturas corporales y 6 tipos de movimiento estandarizado de los brazos.

3.2.4.1. Codificación de la segmentación.

I- Planos

- a. Plano frontal
- b. Plano facial

II- Segmentos o descriptores

1. Cabeza
2. Ojos
3. Espalda
4. Pecho
5. Vientre
6. Trasero

Área boca

7. Labios
8. Quijadas
9. Dientes (arcadas dentarias superior e inferior)
10. Lengua

Área cola

11. Segmento proximal
12. Segmento medio

13. Segmento distal

Área brazos

14. Segmento 1 (proximal)

15. Segmento 2 (distal)

Área manos

16. Palma

17. Dedos

18. Pulpejos

Área patas

19. Segmento 3 (proximal)

20. Segmento 4 (distal)

Área pies

21. Planta

22. Dedos

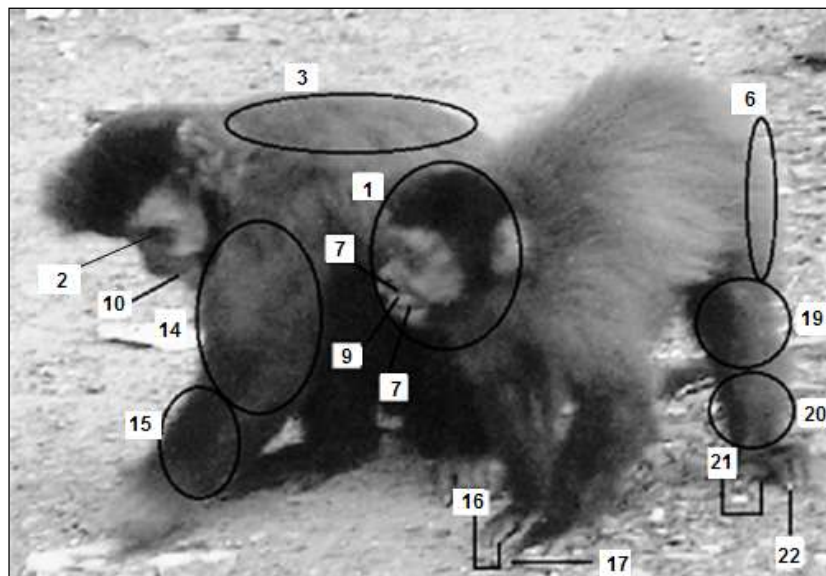


Figura 3.9. Codificación de la segmentación. 1. Cabeza, 2. Ojos, 3. Espalda, 6. Trasero, 7. Labios, 9. Dientes, 10. Lengua, 14. Segmento 1 (proximal) del brazo, 15. Segmento 2 (distal) del brazo, 16. Palma, 17. Dedos de la mano, 19. Segmento 3 (proximal) de la pata, 20. Segmento 4 (distal) de la pata, 21. Planta, 22. Dedos del pie.

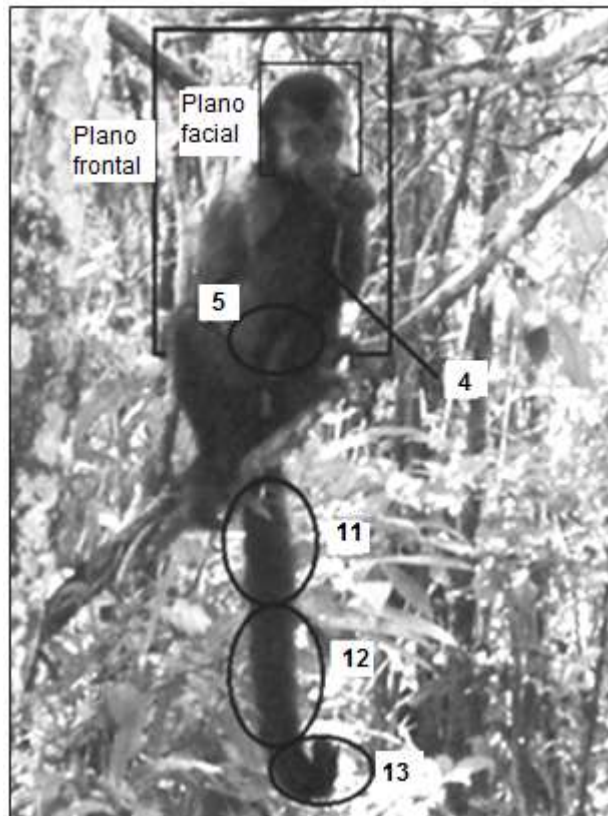


Figura 3.10: Codificación de la segmentación. 4. Pecho, 5. Vientre y Área cola: 11. Segmento proximal, 12. Segmento medio, 13. Segmento distal.

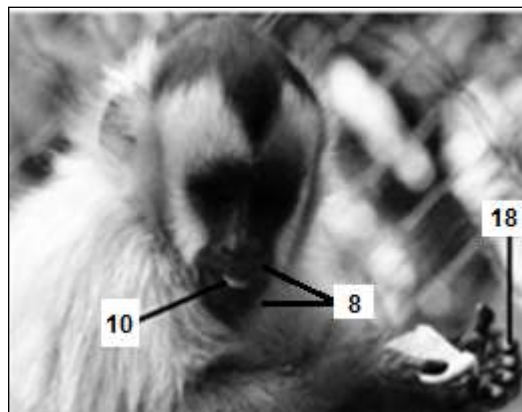


Figura 3.11: Codificación de la segmentación. 8. Quijadas, 10. Lengua, 18. Pulpejos.

3.2.4.2. Codificación de las configuraciones

1. Brazo

- a) Extendido (Fig. 3.12)
- b) Flexionado (Fig. 3.13)
- c) Replegado (Fig. 3.14)

2. Pata
 - a) Extendida (Fig. 3.15)
 - b) Flexionada (Fig. 3.16)
3. Mano
 - a) Abierta (Fig. 3.17)
 - b) Cerrada (Fig. 3.18)
 - c) Cucharita (Fig. 3.19)
 - d) Prona (Fig. 3.20)
4. Dedos
 - a) Separados (Fig. 3.21)
 - b) Arrimados (Fig. 3.22)
5. Cabeza
 - En posición sentado
 - a) Baja (Fig. 3.23. a)
 - b) Media (Fig. 3.23. b)
 - c) Hacia atrás (Fig. 3.23. c)

 - En posición parado bípedo
 - a) Baja (Fig. 3.24. d)
 - b) Media (Fig. 3.24. e)
 - c) Hacia atrás (Fig. 3.24. f)

 - En posición parado cuadrúpedo
 - a) Baja (Fig. 3.25. g)
 - b) Media (Fig. 3.25. h)
 - c) Hacia atrás (Fig. 3.25. i)
6. Cola
 - a) Recta (Fig. 3.26)
 - b) Enrollada (Fig. 3.27)
7. Boca
 - a) Abierta (Fig. 3.28.; 7.a)
 - b) Cerrada (Fig. 3.28.; 7.b)



Figura 3.12. Configuración Brazo extendido. Segmentos 1 y 2 aproximadamente alineados.



Figura 3.13. Configuración Brazo flexionado. Segmentos 1 y 2 formando ángulo.

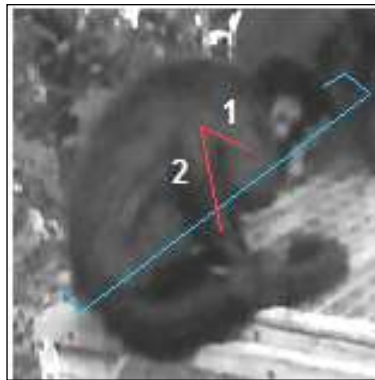


Figura 3.14. Configuración Brazo replegado. Segmentos 1 y 2 formando ángulo y por detrás del plano frontal.

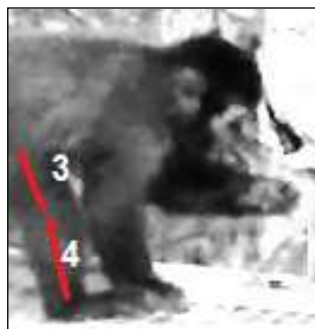


Figura 3.15. Configuración Pata extendida. Segmentos 3 y 4 aproximadamente alineados.



Figura 3.16. Configuración Pata flexionada. Segmentos 3 y 4 formando ángulo.



Figura 3.17. Configuración Mano abierta. Dedos extendidos en línea con la palma.



Figura 3.18. Configuración Mano cerrada. Dedos flexionados y en contacto con la palma.



Figura 3.19. Configuración Mano cucharita. Palma hacia arriba, dedos arrimados y flexionados describiendo una línea curva y sin contactar con la palma.



Figura 3.20. Configuración Mano prona. Palma hacia abajo, dedos arrimados, describiendo una línea curva y sin contactar con la palma.



Figura 3.21. Configuración Dedos separados. Superficies laterales mantienen distancia entre sí.



Figura 3.22. Configuración Dedos arrimados. Con superficies laterales en contacto.

Se codificaron tres posiciones de la cabeza (baja, media y hacia atrás) y cada una fue definida para tres configuraciones (sentado, parado postura bípeda y parado postura cuadrúpeda).

- Posiciones de la cabeza en estado *sentado*

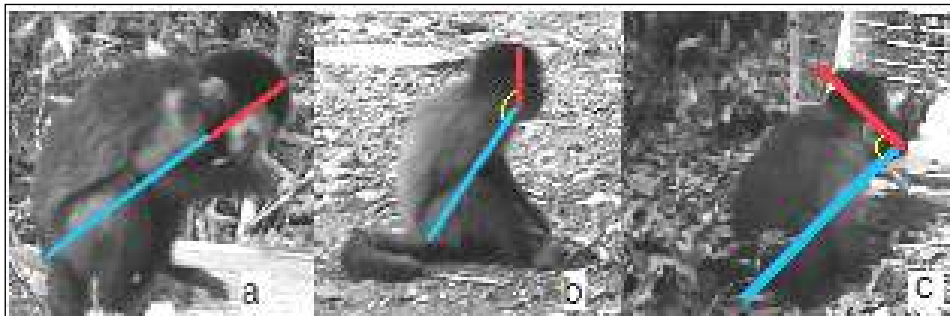


Figura 3.23. Configuración (a) Cabeza baja. Plano facial en disposición oblicua al sustrato horizontal y en línea con el plano frontal. (b) Cabeza media. Plano facial perpendicular al sustrato horizontal y formando ángulo obtuso con el plano frontal. (c) Cabeza hacia atrás. Plano facial en disposición oblicua al sustrato horizontal y formando ángulo recto o agudo con el plano frontal.

- Posiciones de la cabeza en estado *parado postura bipeda*

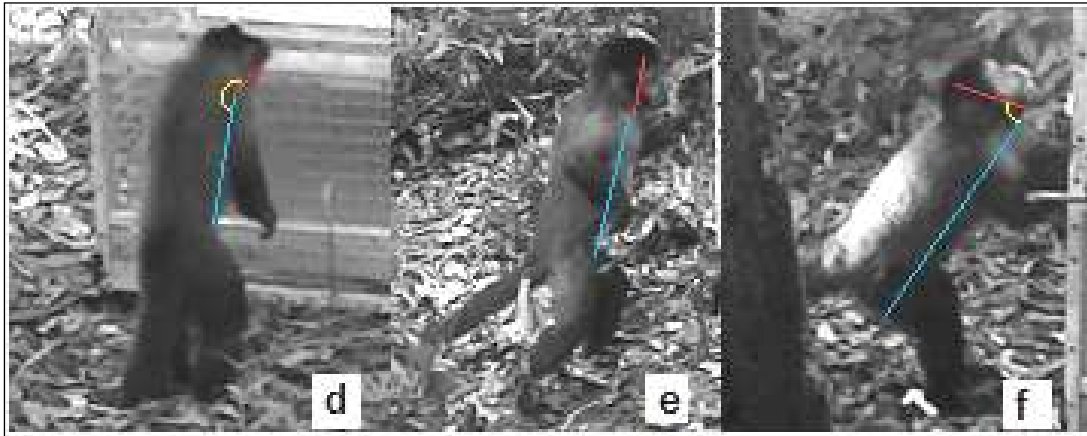


Figura 3.24. Configuración (d) Cabeza baja. Plano facial en disposición oblicua al sustrato horizontal y formando un ángulo obtuso con el plano frontal. (e) Cabeza media. Plano facial perpendicular al sustrato horizontal y en línea con el plano frontal. (f) Cabeza hacia atrás. Plano facial en disposición oblicua al sustrato horizontal formando un ángulo recto o agudo con el plano frontal.

- Posiciones de la cabeza en estado *parado postura cuadrúpeda*



Figura 3.25. (g) Cabeza baja. Plano facial en disposición oblicua o paralela al sustrato horizontal y en línea con el plano frontal. (h) Cabeza media. Plano facial perpendicular al sustrato horizontal y formando ángulo recto u obtuso con el plano frontal. (i) Cabeza hacia atrás. Plano facial paralelo al sustrato horizontal y formando ángulo agudo con el plano frontal.



Figura 3.26. Configuración Cola recta. Segmentos proximal (p), medio (m) y distal (d), alineados.



Figura 3.27. Configuración Cola enrollada. Segmentos proximal, medio y distal, o medio y distal, dispuestos describiendo una curva.

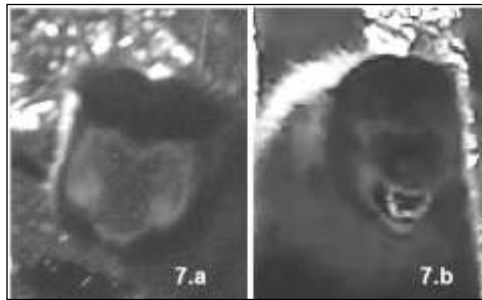


Figura 3.28. (7.a) Configuración Boca cerrada. Labios en contacto. (7.b) Boca abierta. Labios separados.

3.2.4.3. Codificación de posturas

1. Parado postura bípeda (Fig. 3.29)
2. Parado postura cuadrúpeda (Fig. 3.30)
3. Sentado (Fig. 3.31)



Figura 3.29. Parado postura bípeda. Las plantas y el extremo distal de la cola son los únicos segmentos en contacto con un substrato horizontal.



Figura 3.30. Parado postura cuadrúpeda. Las plantas y las palmas y eventualmente el extremo distal de la cola, son los únicos segmentos en contacto con un substrato horizontal.



Figura 3.31. Sentado. Segmento trasero en contacto con un substrato horizontal.

3.2.4.4. Codificación del sentido del movimiento de los brazos

1. Movimiento de los brazos en posición *parado postura cuadrúpeda*
 - a) Anteroposterior (Fig. 3.32.1)
 - b) Hacia los lados (Fig. 3.32.2)
 - c) Arriba-abajo (Fig. 3.32.3)
2. Movimiento de los brazos en posición *sentado/ parado postura bípeda*
 - a) Anteroposterior (Fig. 3.33.1)
 - b) Hacia los lados (Fig. 3.33.2)
 - c) Arriba-abajo (Fig. 3.33.3)



Figura 3.32. Sentido del movimiento de los brazos en estado *parado postura cuadrúpeda*. (1) Antero-posterior. Movimiento paralelo al plano frontal, hacia adelante y hacia atrás. (2) Hacia los lados. Movimiento paralelo al plano frontal, hacia la derecha o la izquierda. (3) Arriba-abajo. Movimiento perpendicular al plano frontal, alejándose o acercándose al sustrato horizontal.



Figura 3.33. Sentido del movimiento de los brazos en estado *sentado/parado postura bípeda*. (1) Antero-posterior. Movimiento perpendicular al plano frontal, hacia adelante y hacia atrás. (2) Hacia los lados. Movimiento paralelo al plano frontal, hacia la derecha o la izquierda. (3) Arriba-abajo. Movimiento paralelo al plano frontal, alejándose o acercándose al sustrato horizontal.

3.2.5. Análisis de datos

a) Curvas de saturación

El método de saturación empleado consistió en graficar el número de pautas nuevas de comportamiento acumuladas vs la progresión de las sesiones de observación (Fig. 3.48 y 3.49). Al aplicar este método se asume que cuando el gráfico alcanza la asíntota, las distinciones que seguimos haciendo son asignables al conjunto de definiciones que ya se han elaborado (Hutt & Hutt, 1974; Lehner, 1979).

En este estudio, las observaciones continuaron más allá de haberse estabilizado las curvas. La decisión surgió de la comparación entre las dos especies, una (*S. cay*) en cautiverio y la otra (*S. nigritus*) en ambiente silvestre: algunas secuencias se habían registrado en cautiverio y no en el PNI, y viceversa; se dispuso asegurarse que las diferencias observadas no se debieran a la necesidad de incrementar las horas de observación (3.3.1.4).

b) Comparación presencia/ausencia entre esquemas de acción

Se realizaron tres análisis comparados abordados desde el eje descriptivo, utilizando las tres unidades de comparación propuestas por Nissen (1958), individuo, especie y pauta de conducta y se agregó un cuarto nivel, comparación entre etogramas:

1. Entre especies *Sapajus cay* en cautiverio vs *Sapajus nigritus* en ambiente silvestre (ver apartado 3.3.1.4).
2. Entre individuos de una misma especie (*S. cay*), en cautiverio alojados en jaulas: ECAS vs Zoológico de FV vs Zoo LP (ver apartado 3.3.1.5).
3. Entre etogramas, usando como referencia el etograma parcial de conductas espontáneas dirigidas a objetos en *Sapajus cay* en cautiverio y *Sapajus nigritus* silvestres, de Argentina vs trabajos descriptivos publicados por otros autores (ver apartado 3.3.1.6).

Se realizó una revisión bibliográfica y se compararon etogramas totales y parciales a campo y en cautiverio, que incluyen descripciones de secuencias espontáneas dirigidas a objetos en monos capuchinos.

Las unidades de comparación fueron secuencias (S_2), analizadas a partir del eje descriptivo en términos de los cambios de postura y posición de las partes del cuerpo.

El análisis se estructuró tomando como modelo la comparación entre etogramas referidos a conductas agonísticas del pecarí de collar realizada por Lahitte et al. (2003).

3.3. Resultados

3.3.1. Etograma

Se elaboró el etograma parcial de conductas espontáneas dirigidas a objetos en individuos de las especies *Sapajus cay* en cautiverio y *Sapajus nigritus* silvestres, de Argentina.

Se describieron 25 actos de conducta y 60 secuencias de comportamiento con sus respectivas modalidades.

Para facilitar la interpretación de la etogramática aplicada, se usaron términos en itálica para referirse a descripciones normalizadas (codificadas en 3.2.4.2) y términos subrayados para nombrar las secuencias que formaban parte de diferentes esquemas de acción.

3.3.1.1. Inventario de actos (en orden alfabético)

1. Abrir la boca
2. Aplastar
3. Aplaudir
4. Apoyar
5. Cerrar la boca
6. Consumir
7. Dejar caer
8. Desenrollar la cola
9. Deslizar
10. Dirigir mirada
11. Enrollar la cola
12. Estrujar
13. Extender brazo
14. Flexionar brazo
15. Golpear
16. Golpetear
17. Lamer
18. Masticar
19. Morder
20. Mordisquear
21. Palmear

- 22. Replegar brazo
- 23. Sostener
- 24. Tironear
- 25. Tomar

1. **Abrir la boca**

Partiendo de la configuración *boca cerrada*, mover la quijada hacia abajo hasta que los labios superior e inferior pierdan contacto.

2. **Aplastar**

Dirigir la *mano abierta* con los *dedos separados* o *arrimados* hacia un objeto apoyado sobre una superficie o suspendido (Ej. un insecto volando) y cercano a esta. Chocar la palma de la mano contra la superficie de modo que el objeto quede retenido entre ambas.

3. **Aplaudir**

Chocar las palmas entre sí manteniendo las *manos abiertas* con los *dedos separados* o *arrimados*.

4. **Apoyar**

Colocar un objeto sobre otro objeto o sobre una superficie o acercar un segmento del cuerpo y posarlo sobre la superficie de un objeto o de un sustrato.

5. **Cerrar la boca**

Partiendo de la configuración *boca abierta* mover la quijada hacia arriba hasta que los labios superior e inferior entren en contacto.

6. **Consumir**

Introducir en la boca un alimento que es conservado en su totalidad o en parte dentro del cuerpo del individuo.

7. **Dejar caer**

Abrir la mano o la boca o desenrollar la cola y soltar un objeto, previamente sostenido.

8. Desenrollar la cola

A partir de la configuración *cola enrollada*, mover el segmento distal alejándolo del segmento medio y al mismo tiempo alejar el segmento medio del segmento proximal. Los tres segmentos de la cola quedan alineados describiendo una línea recta.

9. Deslizar

Establecer contacto de una mano, o ambas, con un objeto o un sector del entorno, extender y replegar el brazo manteniendo el contacto y produciendo movimientos de avance y retroceso de la mano, o de la mano y el objeto, sobre una superficie.

10. Dirigir mirada

Mantener la cabeza y el plano facial, con los ojos abiertos, en dirección hacia otro individuo, objeto o parte de su propio cuerpo. En ocasiones el movimiento de la cabeza y dirección del plano facial del observador acompaña cambios de posición del observado.

11. Enrollar la cola

A partir de la configuración *cola recta*, mover el segmento distal aproximándolo al segmento medio y acercar el segmento medio hacia el segmento proximal. Los tres segmentos de la cola describen una línea curva.

12. Estrujar

Manteniendo un objeto sobre la palma, cerrar y abrir la mano repetidamente, deformándolo.

13. Extender brazo

Partiendo de la configuración *brazo flexionado* y manteniendo el segmento 1 en posición fija, ya sea en línea, por delante o por detrás del plano frontal, mover segmento 2 alejándolo del segmento 1.

14. Flexionar brazo

Partiendo de la configuración *brazo extendido* y manteniendo el segmento 1 en posición fija, ya sea en línea, por delante o por detrás del plano frontal, levantar el segmento 2 acercándolo al segmento 1.

15. Golpear

Chocar un objeto contra otro objeto/superficie. Manteniendo un objeto agarrado, con una o ambas manos, extender el/los brazos, acercándolo a un segundo objeto o superficie, establecer contacto entre el objeto manipulado y el objetivo, flexionar el/los brazos y alejarlo. El patrón se repite una o más veces sin soltar el objeto.

16. Golpetear

Acercar-contactar-alejar en forma repetida la punta de los dedos o los pulpejos contra una superficie, manteniendo la mano en posición *prona*.

17. Lamer

Orientar el plano facial hacia un objeto o parte corporal, manteniendo la *boca abierta* establecer contacto entre la lengua y la superficie y sin perder el contacto realizar movimientos con la lengua y/o la cabeza en diferentes direcciones.

18. Masticar

Manteniendo un objeto, por completo, dentro de la boca abrir y subir y bajar la quijada inferior más de una vez.

19. Morder

Orientar el plano facial, con la *boca abierta*, hacia un objeto o parte corporal, cerrar las quijadas sobre este, manteniendo una parte dentro de la boca. La acción puede resultar en el desprendimiento de una porción del objeto.

20. Mordisquear

Orientar el plano facial, con la *boca abierta*, hacia un objeto o parte corporal, acercar el objeto a la boca y realizar en forma repetitiva la secuencia morder-abrir la boca, en un área superficial del objeto. La acción puede resultar en el desprendimiento de pequeñas porciones del objeto.

21. **Palmear**

Acercar-contactar-alejar en forma repetida la palma de la mano contra una superficie, manteniendo la *mano abierta* y con los *dedos arrimados* o *separados*.

22. **Replegar brazo**

Manteniendo la configuración *brazo flexionado*, mover los segmentos 1 y 2 hacia atrás hasta que queden por detrás del plano frontal.

23. **Sostener**

Mantener suspendido un objeto o alimento con alguna parte del cuerpo.

24. **Tironear**

Manteniendo agarrado con una o ambas manos un objeto vinculado a otro, flexionando y replegando los brazos moverlo alejándolo de la zona de unión; o manteniendo un objeto suelto agarrado de dos sectores, alejar las manos, sin soltarlo.

25. **Tomar**

Poner en contacto la palma y dedos, planta y dedos, o cola, con un objeto, rodear parte de su superficie, flexionando los dedos o enrollando la cola, y mantenerlo sujeto.

3.3.1.2. Inventario de secuencias (en orden alfabético)

Para la inclusión de las secuencias en el etograma se utilizó como criterio que hubiesen sido observadas y registradas al menos en dos oportunidades, esta mínima redundancia tuvo como finalidad garantizar la calidad de las descripciones.

1. Alcanzar objeto	3. Arrancar	-Palo sujeto con la
-Alcance lateral	-Con la boca	cola
-Alcance lineal	-Con la mano	5. Arrojar
2. Amasar	4. Arrastrar	-A nivel del suelo
Modalidad (a)	-Palo sujeto con la	-Desde arriba
Modalidad (b)	mano	

6. Atrapar	-Con palo	-Consumo de
Modalidad (a)	15. Extraer	hollejos
Modalidad (b)	-De cañas	-Consumo de
Modalidad (c)	-De huecos en	trozos con cáscara
Modalidad (d)	árboles o muros	23. Ingerir frutos de
Modalidad (e)	-De pozo en la	laurel
Modalidad (f)	tierra	24. Ingerir frutos de
Modalidad (g)	16. Frotar	pereskia
7. Balancear un objeto	-Tela	25. Ingerir frutos de
-Objeto vinculado	Madera	palmera pindó
desde arriba	-Alambre	-Unimanual
-Objeto apoyado	-Roca	-Bimanual
8. Barrer vegetación	-Alimento	26. Ingerir hojas
9. Beber	17. Hacer palanca	Modalidad (a)
-Contacto bucal	18. Impactar	Modalidad (b)
directo	-Palo	Modalidad (c)
-Perforar y extraer	-Piedra	Modalidad (d)
-Con la mano	-Alambre	27. Ingerir huevo crudo
-Con palo	-Ítem alimentario	Modalidad (a)
-Con esponja	19. Ingerir banana	Modalidad (b)
-Con tapa plástica	Modalidad (a)	Modalidad (c)
10. Cazar	Modalidad (b)	Modalidad (d)
Modalidad (a)	Modalidad (c)	28. Ingerir lechuga
Modalidad (b)	20. Ingerir bromeliáceas	29. Ingerir maní
Modalidad (c)	-Tallo	30. Ingerir manzana
11. Clavar objeto contra	-Inflorescencias	Modalidad (a)
el sustrato	21. Ingerir choclo	Modalidad (b)
12. Desgarrar	Modalidad (a)	Modalidad (c)
-Mano-boca	Modalidad (b)	Modalidad (d)
-Mano-mano	Modalidad (c)	31. Ingerir níspero
13. Desprender astillas	22. Ingerir cítricos	32. Ingerir nuez (con
-Palo sostenido	-Extracción de	cáscara)
-Palo apoyado	cáscara	Modalidad (a)
-Tronco fijo	-Consumo de	Modalidad (b)
14. Escarbar	gajos sin cáscara	Modalidad (c)
-Con las manos		Modalidad (d)

	Modalidad (b)	Modalidad (a)
33. Ingerir pera	40. Ingresar un objeto por el alambrado	Modalidad (b)
Modalidad (a)		Modalidad (c)
Modalidad (b)	Modalidad (a)	Modalidad (d)
34. Ingerir quinoto	Modalidad (b)	54. Rayar
Modalidad (a)	Modalidad (c)	55. Sacar objeto por el alambrado
Modalidad (b)	Modalidad (d)	56. Sacudir
Modalidad (c)	41. Insertar objeto	57. Sobar
Modalidad (d)	42. Inspeccionar	58. Sustraer
35. Ingerir semillas de araucaria	Modalidad (a)	-Corteza de una rama suelta
Modalidad (a)	Modalidad (b)	-Corteza de un tronco
Modalidad (b)	43. Machacar vegetación	-Lámina de una hoja
Modalidad (c)	44. Manipular avispero	-Bráctea
36. Ingerir semillas de azota	45. Manipular espina	-Ramas secundarias y hojas
37. Ingerir uvas	46. Manipular frutos de liana	-Cáscaras de frutos
Modalidad (a)	47. Martillar	59. Tantear
Modalidad (b)	48. Mojar alimento	60. Transportar
38. Ingerir zanahoria	49. Palmear objetos	
Modalidad (a)	50. Pasar la mano	
Modalidad (b)	51. Perfumarse	
39. Ingerir zapallito	52. Puntear vegetación	
Modalidad (a)	53. Quebrar	

1. Alcanzar objeto

Sacar un palo por el alambrado hasta que la mano quede por fuera del recinto, dirigir el extremo libre de la herramienta hacia un objeto externo, ubicado sobre el suelo y fuera de alcance directo; el sujeto puede permanecer *parado* o *sentado* frente al alambrado. Se distinguieron dos patrones de alcance.

- a) Alcance lateral. *Apoyar* la punta del palo de un lado del objeto y, manteniendo el contacto con este, realizar un movimiento de trayectoria semicircular en dirección al alambrado.
- b) Alcance lineal. *Apoyar* la punta del palo por delante del objeto (de forma que

este queda entre el palo y el actor) y acercarlo describiendo una trayectoria en línea recta, perpendicular al plano frontal.

Si durante la secuencia el objeto queda trabado en el terreno o se desvía de la trayectoria, el sujeto vuelve a dirigir el palo hacia éste, lo contacta, posiciona la punta al costado o por delante y repite el movimiento. Una vez que el objeto queda cerca del alambrado y, al alcance de la mano, el individuo puede sacar la mano libre por el alambrado e ingresar el objeto o *dejar caer* la herramienta y *tomarlo* con esa mano.

2. Amasar

Tomar un objeto, *sostenerlo* y *apoyarlo* sobre un segundo objeto o un sector del entorno. Dirigir la mano hacia el primer objeto y *apoyar* la palma, sin sujetar, manteniendo la mano abierta con los dedos separados o arrimados; *extender* y *replegar* el brazo *deslizándose* el objeto, sin perder el contacto palmar. De acuerdo al número de objetos involucrados, se observaron dos modalidades.

- a) La mano *desliza* un objeto en sentido antero-posterior contra otro objeto apoyado sobre una superficie.
- b) La mano *desliza* un objeto en sentido antero-posterior contra una superficie.

3. Arrancar

Desprender un objeto que está unido a otro objeto fijo o a un sustrato.

- a) Con la boca. Acercar la boca al objeto, *morderlo*, *tironear*, separarlo y *consumirlo* o *dejarlo caer*.
- b) Con la mano. Acercar la mano al objeto, *tomarlo*, *tironear*, separarlo y *consumirlo* o *dejarlo caer*.

4. Arrastrar

Trasladar un objeto manteniéndolo apoyado sobre el suelo. Según la forma de sujeción se distinguen dos tipos de arrastre.

- a) Objeto sujeto con la mano. *Tomar* un palo con una mano, dar pasos hacia adelante manteniendo el brazo extendido por detrás del cuerpo y el palo sujeto y apoyado en ángulo respecto del sustrato y por detrás del plano frontal. Desplazarse, manteniendo postura bípeda y vista al frente.

- b) Objeto sujeto con la cola. *Tomar* palo con la *cola enrollada* alrededor, mantenerlo sujeto y en contacto con el suelo y dar pasos hacia adelante, arrastrando el palo tras de sí. El sujeto puede desplazarse en *postura bípeda* o en *postura cuadrúpeda*.

5. Arrojar

Orientar y lanzar un objeto contra un objetivo.

- a) A nivel del suelo. Sacar un objeto por el alambrado, *sostenerlo* con la palma hacia abajo y la mano en línea con el segmento 2. Manteniendo el segmento 2 en posición fija, llevar la mano hacia arriba, *dirigir mirada* hacia un objetivo y soltar el objeto al mismo tiempo que se regresa la mano a la posición inicial. El sujeto puede estar *parado* o *sentado* sobre el piso.
- b) Desde arriba. *Tomar* una rama suelta o arrancar una rama fija, *sostenerla*, *dirigir mirada* al objetivo y *dejarla caer* sobre éste. El sujeto está ubicado sobre una superficie por encima del objetivo. En ocasiones se los observó quebrar la rama y luego dejar caer los fragmentos sobre el objetivo.

6. Atrapar

Remover un ítem alimentario apoyado sobre una superficie, con las manos o con la boca. Se han observado siete diferentes esquemas.

- a) *Apoyar* la punta de los dedos sobre un sustrato o un objeto, unir los pulpejos, manteniendo el contacto retirar la mano y llevar los *dedos arrimados* a la boca, abrir la boca e introducir el objeto, *masticar* y *consumir*.
- b) *Apoyar* la palma de la mano sobre un sustrato u objeto e ir levantándola manteniendo los pulpejos en contacto con la superficie, *arrimar* los dedos o cerrar la mano, llevar a la boca, abrir la boca e introducir el objeto, *masticar* y *consumir* (Fig. 3.34).



Figura 3.34. Secuencia Atrapar, modalidad (b).

- c) Acercar la boca a un objeto o sustrato, *apoyar* los labios sobre la superficie, abrir la boca e introducir el objeto, *masticar* y *consumir* (Fig. 3.35).



Figura 3.35. Secuencia Atrapar, modalidad (c).

- d) *Apoyar* una palma o ambas palmas (manteniendo las manos en contacto lateral o superpuestas) sobre un sustrato u objeto y acercar la boca mientras *desliza* y aparta la mano o separa ambas manos, manteniendo el contacto con la superficie. *Apoyar* la boca en el sector en que estaban las manos, abrir la boca e introducir el objeto, *masticar* y *consumir*.
- e) Meter las manos en una mata de hojas pendientes, retirarlas con las palmas en contacto, *sobar*, separarlas y colocar una palma hacia arriba con algo sobre ella, acercar la boca, apoyarla, abrir la boca e introducir el objeto, *masticar* y *consumir*.
- f) Meter una mano en una mata de hojas pendientes, retirar la *mano cerrada*, acercarla a la boca, abrir la boca e introducir el objeto, *masticar* y *consumir*.
- g) Dirigir ambas manos hacia una superficie manteniendo las palmas separadas, enfrentadas y perpendiculares a la superficie, contactar, *aplaudir*, separar las manos, acercar la boca a una palma, *apoyarla*, abrir la boca e introducir el objeto, *masticar* y *consumir*.

7. Balancear un objeto

Producir un movimiento de vaivén, *hacia los lados* o *antero-posterior*, de un objeto colgante o apoyado, sin desplazarlo.

- a) Objeto que se encuentra vinculado desde arriba a una superficie. El sentido del movimiento es paralelo al plano frontal.
- Colgante (separado del suelo) y apoyado contra una superficie vertical.

Unimanual. *Tomar* el objeto con una mano, mantener el brazo flexionado, y moverlo en sentido paralelo al plano frontal hacia un lado y luego hacia el otro; el objeto oscila. El sujeto permanece *sentado*.

Bimanual. *Tomar* el objeto de cada lado o por la parte inferior., manteniendo los brazos flexionados; moverlos simultáneamente en sentido paralelo al plano frontal hacia un lado y luego hacia el otro; el objeto oscila. El sujeto permanece *sentado*.

El objeto manipulado es el bebedero que consiste en una cubeta metálica colgada del alambrado.

- Apoyado sobre una superficie horizontal; extremo superior vinculado y extremo inferior apoyado sobre el suelo.

Tomar el objeto con ambas manos de cada lado, elevarlo del suelo y manteniéndolo sujeto, mover los *brazos flexionados* simultáneamente y en sentido paralelo al plano frontal hacia un lado y luego hacia el otro; el objeto oscila. El sujeto permanece *parado en posición bípeda*.

El objeto manipulado es una rampa de madera de 25 cm de ancho.

- Colgante (separado del suelo) y sin ningún punto de apoyo.

Tomar el objeto con una mano, flexionar el brazo y moverlo, en sentido paralelo al plano frontal hacia un lado y luego hacia el otro; el objeto oscila. El sujeto permanece *parado en posición bípeda* sobre el suelo.

Los objetos manipulados son alambres o ramas que penden del techo).

- b) Objeto que se encuentra apoyado sobre una superficie, pudiendo estar vinculado posterior e inferiormente. El sentido del movimiento es perpendicular al plano frontal.

Parado en postura bípeda frente al objeto *apoya* las manos sobre la superficie, separadas según ancho del pecho, con los *brazos flexionados*. *Extiende* los brazos, sin perder el contacto y empuja el objeto hacia atrás y arriba. El objeto se levanta perdiendo el punto apoyo proximal y vuelve a caer en el mismo sitio.

8. Barrer vegetación

Tomar un palo con una mano y sacarlo por el alambrado hasta que la mano quede por fuera del recinto, o *tomarlo* con ambas manos y sacarlo hasta que una mano contacte el

alambrado. *Apoyar* el extremo distal sobre el pasto y disponerlo en posición oblicua. Realizar un movimiento describiendo una trayectoria semicircular y manteniendo el palo en contacto con la superficie. Detener el movimiento, elevar el extremo distal del palo y moverlo en sentido contrario, por encima del sustrato, hasta regresar al punto de inicio. La secuencia se repite. El individuo puede *tomar* el pasto desprendido y llevarlo a la boca. El sujeto puede permanecer *parado* o *sentado* (Fig. 3.36).



Figura 3.36. Macho adulto describiendo una trayectoria semicircular y manteniendo el palo en contacto con la superficie mientras ejecuta la secuencia: Barrer vegetación.

9. **Beber**

Consumir agua. Se observaron diferentes modalidades.

a) Contacto bucal directo

- i.* De cuerpo de agua. Acercar la boca al agua, contactar con la lengua e introducirla y retirarla en forma repetida; *consumir*.
- ii.* De huecos de árboles. Acercar la boca al hueco, contactar con la lengua e introducirla y retirarla en forma repetida; *consumir*.

b) Perforar y extraer

De cañas. Acercar la boca a una caña, morder en diferentes sectores, produciendo incisiones, apoyar los labios y succionar o pasar la lengua por las gotas de agua que corren por la superficie y *consumir*.

c) Con la mano

- i.* Cuchara.

- Acercar al agua la mano en posición de *cucharita*, introducirla y retirarla con la palma paralela a la superficie del agua. Llevarla a la boca, bajar la cabeza hacia la palma, contactar con la lengua e introducirla y retirarla en forma repetida, *consumiendo* el agua contenida en la mano.
- Acercar la mano al hueco de un tronco, introducirla, retirarla en disposición *cucharita* conteniendo agua, llevar a la boca y *consumir*.
- ii. Cilindro. *Apoyar* el brazo sobre el agua, manteniendo el segmento 2 paralelo a la superficie y en contacto con ésta. Unir la punta de los dedos describiendo un círculo, disponer la palma perpendicular a la superficie del agua y paralela al plano frontal; sumergirla en parte. Introducir y retirar la lengua en el agua contenida dentro del círculo delimitado entre los dedos y la palma; *consumir*.

d) Con palo

Tomar un palo, *sostenerlo* y acercarlo al agua. Sumergir la punta, retirarla, introducirla en la boca y *consumir*; repetir la secuencia.

e) Con esponja (utilización de un objeto para absorción de agua)

Tomar un trozo de papel, sumergirlo en el agua, cerrar la mano *estrujando* el papel y transformarlo en un bollo. Recuperarlo, llevarlo a la boca e introducirlo en parte, cerrar la mano sobre el papel e inclinando la *cabeza hacia atrás*, *consumir* el agua que se escurre.

Dejar caer un trozo de naranja en el bebedero, *tomarlo* y llevarlo a la boca, *apoyarlo* sobre los labios, *estrujarlo* llevando la *cabeza hacia atrás* y



consumir el agua (Fig. 3.37).

Figura 3.37. Secuencia Beber con esponja usando un trozo de naranja.

Sumergir una masa vegetal en el agua, recuperarla y llevarla a la boca. A partir de aquí la secuencia puede continuar de diferentes formas.

- Introducirla completa dentro de la boca, *masticar*, *consumir* el agua y retirar la esponja con la mano.
- Introducirla completa dentro de la boca, recoger agua con una *mano a modo de cucharita*, llevar la mano a la boca y *consumir* el agua, manteniendo la mata vegetal en la boca, realizar movimientos *masticatorios* y retirar la esponja con la mano.
- Introducir una parte dentro de la boca o *apoyarla* sobre los labios; cerrar la mano sobre la esponja e inclinando la *cabeza hacia atrás*, *consumir* el agua que se escurre.

f) Con tapa plástica.

Sumergir una tapa plástica de gaseosa en el bebedero, soltarla, introducir la mano en el agua y recuperarla, *sostener* la tapa conteniendo agua con el borde hacia arriba, llevar la *cabeza hacia abajo* hasta contactar el agua con la boca; *lamer* y *consumir*.

10. Cazar

Capturar un insecto en vuelo y *consumirlo*. Se han registrado tres modalidades.

- a) *Aplastar* una mosca en vuelo, contra una superficie, cerrar la mano; la mosca queda atrapada entre la palma y los dedos. Llevar la mano hacia la boca, *apoyarla* y abrirla, *tomar* la mosca con la boca, introducirla y *consumir*.
- b) Dirigir la *mano abierta* y con los *dedos arrimados* hacia una mosca/mariposa en vuelo, contactarla y cerrar la mano sobre ésta; la mosca queda aprisionada entre la palma y los dedos. Llevar la mano hacia la boca, *apoyarla* y abrirla, *tomar* la mosca con la boca, introducirla y *consumir*.
- c) *Aplaudir* sobre una mosca en el aire y atraparla entre las palmas. Cerrar una mano sobre la otra - la mosca queda aprisionada entre la palma y los dedos -, llevarla hacia la boca, *apoyarla*, abrirla, *tomar* la mosca con la boca, introducirla y *consumir*.

11. Clavar objeto contra el sustrato

Tomar un palo o alambre, con una mano, o con ambas a diferentes alturas, *sostenerlo*, *apoyarlo* en posición oblicua o perpendicular contra el suelo, levantar y bajar el/los brazo/s *golpeando* el piso con la punta de la herramienta, en forma repetida e ir

desprendiendo terrones de tierra. Esta pauta sólo se observó en el interior del recinto y no a través del alambrado. La secuencia puede continuar de diferentes maneras, una vez separado el objeto del sustrato:

- Acercar una mano hacia el extremo distal del objeto, pasar la mano por el palo, llevarla hacia la boca con los dedos arrimados e introducirlos en parte, retirar la mano, *masticar* y *consumir*.
- Introducir el extremo distal del objeto en la boca, retirarlo, *masticar* y *consumir*.
- Pasar la mano por el suelo, introducir los dedos en la boca, retirarlos, *masticar* y *consumir*.
- Acercar la boca al suelo en la zona donde clavó, contactar la tierra, *lamer* y *consumir*.

12. Desgarrar

Desprender tiras de un objeto. Se han observado dos técnicas.

- a) Mano-boca. *Tomar* un objeto con una o ambas manos, acercarlo a la boca y *morderlo* en un sector, mientras se lo mantiene sujeto por otro, y *tironear* dirigiendo la *cabeza hacia atrás* y las manos en dirección opuesta, produciéndose el desprendimiento de tiras o fibras del objeto.
- b) Mano-mano. *Tomar* un objeto con ambas manos, sujetarlo de diferentes sectores y, sin soltarlo, *tironear* moviendo las manos en sentidos opuestos; produciéndose el desprendimiento de tiras o fibras del objeto.

Se ha observado usar estas técnicas con bolsas de papel, trozos de tela y sogas.

13. Desprender astillas

Remover fragmentos de un objeto mediante mordisqueo.

- a) Palo sostenido. *Tomar* un palo con una o ambas manos, *sostenerlo*, *flexionar el brazo* y dirigir el extremo proximal hacia la boca. Manteniendo el objeto agarrado y la punta dentro de la boca, *mordisquearla*, mientras realiza movimientos con la mano *hacia los lados* y *hacia arriba-abajo*. Se observa el desprendimiento de astillas de madera.
- b) Palo apoyado. *Tomar* un palo con ambas manos y mantenerlo apoyado en posición vertical u oblicua con respecto al sustrato. Acercar la boca al palo, abrirla e introducir la punta del objeto. Manteniendo el objeto agarrado y la

punta dentro de la boca, *mordisquearla*, mientras realiza movimientos con la cabeza hacia los lados y hacia adelante y atrás. Se observa el desprendimiento de astillas de madera. En la sujeción pueden intervenir los pies.

- c) Tronco fijo. Acercar la boca, *mordisquearlo*, mientras realiza movimientos con la cabeza hacia los lados y hacia adelante y atrás. Se observa el desprendimiento de astillas de madera.

14. Escarbar

Cavar un pozo en el suelo usando las manos o un objeto, se han observado dos modalidades.

- a) Con las manos: dirigir las manos hacia el suelo, disponerlas en posición *prona* y *apoyar* los pulpejos sobre la tierra. Manteniendo el contacto con el sustrato, *deslizarlas* del centro hacia afuera, alejándolas entre sí y desprendiendo terrones de tierra. Repetir la secuencia separándolas del suelo y regresando a la posición inicial.
- b) Con palo: *Tomar* un palo con ambas manos disponiéndolas a diferente altura. Clavar la punta contra la tierra y sin levantarlo, *deslizarlo* hacia los lados, desprendiendo terrones de tierra. A partir de aquí, el sujeto puede
- Levantar la punta del palo, regresarlo a la ubicación inicial y repetir la secuencia
 - Levantar la punta del palo, regresarlo a la ubicación inicial, clavarlo y manteniendo la punta apoyada en un punto fijo mover el extremo proximal describiendo círculos; repetir la secuencia.

Ambas modalidades pueden continuar con atrapar o extraer, *lamer* o *pasar la mano*.

15. Extraer

Retirar un ítem alimentario alojado dentro de un objeto o sustrato, utilizando las manos o la boca. Se han observado diferentes esquemas.

- a) De cañas
- i. Introducir un dedo en perforaciones de una caña, retirar y llevar a la boca, *masticar* y *consumir*.
 - ii. Quebrar una caña fija y *tomar* una porción, *apoyarla* perpendicular al sustrato y paralela al plano frontal, *tomarla* con ambas manos, *tironear*

en sentido opuesto y dividirla a lo largo en dos partes. Introducir la mano, unir la punta de los dedos, retirar y llevarlos a la boca; *masticar* y *consumir*.

- iii. *Tomar* pedazo de caña suelta, sustraer la corteza utilizando las manos, introducir un dedo en las perforaciones, retirar y llevar a la boca, *masticar* y *consumir*.
- iv. Acercar la boca a una caña, *morder* en diferentes sectores, introducir un dedo en las perforaciones producidas, retirar y llevar la punta del dedo a la boca, *masticar* y *consumir*. También pueden acercar la boca a la caña e introducir la lengua en las perforaciones. Para abrir las cañas pueden combinar el uso de manos y boca, una vez que perforan con los dientes, introducen los dedos, retiran corteza y van agrandando la abertura.

b) De huecos en árboles o muros.

- i. Introducir un dedo en un hueco de una rama, retirar y llevar a la boca, *masticar* y *consumir*.
- ii. Introducir una mano en el hueco de un tronco o de una pared, retirar y llevar a la boca con los *dedos arrimados*, *masticar* y *consumir*.

c) De pozo en la tierra.

Introducir los dedos dentro de un pozo, retirarlos en posición *arrimados* y sosteniendo un ítem alimentario, *llevar a la boca*, *masticar* y *consumir*.

Se observó la utilización de esta técnica para extraer lombrices.

16. Frotar

Tomar un objeto, *sostenerlo* y *apoyarlo* sobre otro objeto, una parte del cuerpo o un sector del entorno. Sujetándolo con una o ambas manos en posición prona, *extender* y *replegar* el brazo, *deslizándolo* sobre la superficie.

a) Tela. Se observaron dos esquemas de acción.

- i. *Sostener* un trozo de tela, sacarlo a través del alambrado, *apoyarlo* sobre el piso, mantenerlo agarrado y *deslizarlo* moviendo la mano hacia los lados. Ingresarlo por el alambrado, introducirlo en la boca, retirarlo, *sobarlo* y repetir la secuencia.

- ii. *Sostener* un trozo de tela con ambas manos, *apoyarlo* sobre un objeto y *deslizarlo* moviéndolo en sentido antero-posterior.

b) Madera

Sostener un objeto de madera con una mano *apoyarlo* sobre un segundo objeto y *deslizarlo* realizando movimientos hacia los lados. La secuencia puede continuar de dos maneras.

- Introducir el objeto en la boca y repetir la secuencia.
- Abandonar el objeto y cambiar de actividad.

c) Alambre

Sostener un trozo de alambre con una mano, *apoyarlo* sobre un objeto y *deslizarlo* moviéndolo en sentido antero-posterior, alternando el uso de una o ambas manos.

d) Roca

Sostener una piedra, con una o ambas manos, *apoyarla* y *deslizarla* por una rama o tronco realizando movimientos hacia arriba y abajo, en sentido antero-posterior o hacia los lados; pasar la mano por la madera, acercarla a la boca y *lamerla* y/o lamer la superficie de contacto de la piedra. Repetir la secuencia. En ocasiones se ha observado que *golpea* la piedra contra la madera antes de frotarla.

e) Alimento

Sostener con una mano una galletita, hoja, manzana, cáscara de huevo o trozo de zanahoria, *apoyarlo* contra un tronco, el piso, la pared o el alambrado y *deslizarlo* realizando movimientos hacia arriba y abajo, en sentido antero-posterior o hacia los lados (Fig. 3.38).

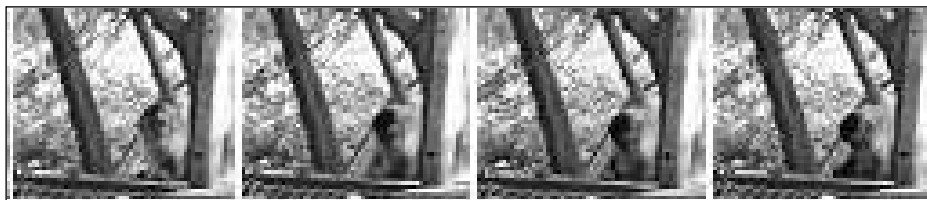


Figura 3.38. Frotar un trozo de alimento contra el piso.

17. Hacer palanca

Tomar un objeto alargado (palo, trozo de corteza, tabla de madera), *sostenerlo* e insertarlo. Manteniendo el objeto inserto, moverlo hacia un lado o hacia abajo hasta que quede trabado. El sujeto puede abandonar el objeto en esta disposición; pararse sobre el objeto inserto o seguir moviéndolo hasta quebrarlo (ver Quebrar por palanca).

18. Impactar

Golpear un objeto contra un objeto fijo o contra el sustrato.

- a) Palo. *Tomar* un palo con una mano, mantener el segmento 2 del brazo paralelo o perpendicular al plano frontal, *flexionar* y *extender el brazo* elevando y descendiendo el objeto, *golpeándolo* en forma repetida contra una superficie. El sujeto puede permanecer parado o sentado.
- b) Piedra.
 - i) Unimanual. Parado o sentado. Tomar una piedra con una mano, mantener el segmento 2 paralelo o perpendicular al plano frontal, *flexionar* y *extender el brazo* elevándola y descendiéndola, *golpeándola* en forma repetida contra una superficie.
 - ii) Bimanual.
 - (1) Parado. *Tomar* una piedra con ambas manos, elevar los brazos sobrepasando la línea media de la cabeza, bajar los brazos y *golpearla* contra una superficie, en forma repetida.
 - (2) Sentado. *Tomar* una piedra con ambas manos, *flexionar* y *replegar* los brazos acercándola a la zona superior del tronco, *extender* y bajar los brazos *golpeándola* contra una superficie, en forma repetida.
- c) Alambre. *Tomar* un trozo de alambre con una mano, *flexionar* y *extender el brazo*, elevando y descendiendo el objeto en disposición oblicua y *golpeando* el extremo contra una superficie.
- d) Ítem alimentario. *Tomar* una pieza de alimento con una mano, mantener el segmento 2 del brazo paralelo o perpendicular al plano frontal, *flexionar* y *extender el brazo*, *golpeándola* en forma repetida contra una superficie.

A partir de aquí puede: repetir la secuencia, sustraerle la cáscara, consumir el ítem, o realizar alguna combinación de estos patrones; o abandonar la pieza y cambiar de actividad (Fig. 3.39).



Figura 3.39. Secuencia Impactar un ítem alimentario (nuez).

19. Ingerir banana (con cáscara).

- a) *Tomar* una rodaja de banana y acercarla a la boca, inclinar la *cabeza hacia atrás*, *morder* la cáscara en un sector, cortar una porción, regresar la cabeza a *posición media* y *dejar caer* la cáscara. *Morder* la cáscara en otro sector hacer girar la rodaja con las manos, repitiendo la secuencia hasta pelarla por completo. Introducir la pulpa en la boca y *consumir*.
- b) *Tomar* una rodaja de banana, con una mano *sostenerla* y con la otra sustraer la cáscara y *dejarla caer*; *consumir* la pulpa.
- c) *Tomar* un fragmento de cáscara, *lamer* la pulpa adherida y *consumir*.

20. Ingerir bromeliáceas

- a) Tallo. *Tomar* una planta con ambas manos, acercarla a la boca, *morder* una hoja, *tironear* y desprenderla, *abrir la boca* y *dejarla caer*. Sustraer las hojas de afuera hacia adentro hasta llegar al centro. Acercar la base del tallo pelado (zona blanca) a la boca, *morder* una porción, *masticar* y *consumir*.
- b) Inflorescencias. *Tomar* una planta, sustraer inflorescencias, con las manos o la boca y *consumirlas*. En ocasiones las impactan contra ramas antes del consumo.

21. Ingerir choclo

Se observaron tres patrones diferentes.

- a) *Sostenerlo* con las manos por ambos extremos, *mordisquearlo* en sectores con granos, *masticar* y *consumir*; ir girándolo y repetir la secuencia.

- b) Impactarlo contra el techo de la jaula o contra el suelo, utilizando una o ambas manos, llevar a la boca, *mordisquear, masticar y consumir*.
- c) Amasarlo contra el piso, llevar a la boca, *mordisquear, masticar y consumir*.

22. Ingerir cítricos (naranjas, mandarinas y pomelos)

- a) Extracción de cáscara. Se observaron diferentes modalidades.
 - i) *Apoyar* un trozo de cítrico sobre el suelo, con la cáscara hacia abajo. Sustraer usando los dedos. Con una mano *tomar* la cáscara de los extremos, *tironear* hacia afuera, retirarla y *dejarla caer*; con la otra, sujetar la pulpa a medida que se va separando de la cáscara.
 - ii) *Apoyar* un gajo de naranja sobre un tronco o el borde del bebedero, con la cáscara en contacto con la superficie. El eje longitudinal del gajo se dispone perpendicular al eje longitudinal del objeto. *Tomar* los dos extremos de la cáscara y *tironear* hacia abajo, separándola de la pulpa.
 - iii) *Tomar* un gajo con cáscara, *sostenerlo* con ambas manos por los extremos y acercarlo a la boca. *Morder* la pulpa y manteniéndola sujeta por la boca, llevar la *cabeza hacia atrás* y las manos hacia abajo, *tironeando* y desprendiendo la cáscara.

Se ha observado que luego de utilizar las técnicas i) o ii), y en caso de quedar restos de cáscara en el gajo, los sujetos aplicaban la técnica iii) para terminar de sustraerla.

- iv) *Tomar* un gajo con cáscara, *sostenerlo* y sustraerla, *tironeando* alternadamente con manos y dientes.
- b) Consumo de gajos sin cáscara. Se observaron tres modalidades.
 - i) Introducir una porción o un gajo completo, en la boca, *masticar* y manteniendo la *cabeza en posición media*, alternativamente abrir la boca y *dejar caer* restos de hollejo y semillas.
 - ii) Introducir una porción o un gajo completo en la boca, inclinar la *cabeza hacia atrás* y *masticar*. Llevar la *cabeza hacia abajo*, acercando las manos a la boca, abrirla, introducir los dedos y *tomar* restos de hollejo y semillas. *Dejarlos caer*.
 - iii) Acercar el gajo a la boca, apoyarlo sobre los labios, inclinar la *cabeza hacia atrás*, *estrujarlo*, *consumir* el jugo y *dejar caer* las semillas.

En todas las secuencias se ha observado el escurrimiento de jugo por la boca.

c) Consumo de hollejos. En ocasiones los sujetos recuperan los hollejos descartados durante el consumo de gajos. La secuencia de procesamiento es la siguiente. *Tomar* hollejo con una mano, introducirlo en la boca, *masticar* y *consumirlo* o *masticarlo* y *dejarlo caer*.

d) Consumo de trozos con cáscara.

i) Acercar el fruto a la boca, con la cáscara hacia afuera y la pulpa hacia sí, apoyarlo sobre los labios, inclinar la *cabeza hacia atrás*, *estrujarlo*, *consumir* el jugo y *dejar caer* las semillas, repetir y dejar caer la cáscara con restos de pulpa.

ii) Acercar el fruto a la boca, con la cáscara hacia afuera y la pulpa hacia sí, apoyarlo sobre la arcada dentaria inferior y *deslizarlo* hacia abajo, alejarlo, volver a apoyar y repetir la secuencia (Fig. 3.40). Para descartar el hollejo, con la *cabeza en posición media*, *abre la boca* y *saca la lengua*, dejándolo caer.



Figura 3.40. Secuencia de Ingerir cítrico con cáscara. Macho adulto pasándolo contra la arcada dentaria inferior.

iii) *Tomar* el fruto con una mano, acercarlo a la boca, con la cáscara hacia afuera y la pulpa hacia sí, *morder* la pulpa, *tironear* y desprender una porción, *masticar* y *consumir* (Fig. 3.41)



Figura 3.41. Secuencia de Ingerir cítrico con cáscara. Macho adulto realizando la variante (iii).

23. Ingerir frutos de laurel (*Nectandra megapotamica*)

Arrancar un fruto con la mano, llevarlo a la boca, *masticar, consumir y dejar caer* fragmentos.

24. Ingerir frutos de Pereskia (*Pereskia* sp.; fruto carnoso con pequeñas espinas)

Arrancar el fruto con una mano, *sostenerlo* con una y con la otra sustraer parte de las espinas, pasarlo a la otra mano y sustraer con la mano contraria las espinas que quedan. Luego con ambas manos *sostener* el fruto y acercarlo a la boca, *mordisquear* en distintos sectores, haciéndolo girar con una de sus manos, *masticar, consumirlo* en parte y *dejarlo caer*.

25. Ingerir frutos de Pindó (*Syagrus romanzoffiana*)

Se observaron dos modalidades.

- a) Unimanual. Arrancar el fruto y *sostenerlo* con una mano, llevarlo a la boca, *morderlo* en un extremo, *masticar y consumir*; girarlo, *morder* el extremo opuesto, *masticar y consumir*; repetir la secuencia hasta *dejarlo caer*.

Se observó a uno de los individuos *apoyar* los frutos sobre el segmento 2 del brazo dispuesto paralelo al sustrato, ir tomándolos de a uno con la mano libre y *consumirlos* según la modalidad unimanual.

- b) Bimanual. Arrancar el fruto y *sostenerlo* con ambas manos, llevar la *cabeza hacia abajo*, ubicar la boca entre las manos, *morder, masticar y consumir*; repetir la secuencia hasta *dejarlo caer*.

26. Ingerir hojas

Arrancar una hoja y llevarla a la boca; a partir de aquí la secuencia puede continuar de distintas maneras.

- a) Introducirla completa en la boca, *masticar y consumir*.
- b) *Sostener* la hoja con una o ambas manos, acercar la boca a la lámina, *mordisquear y consumir*.
- c) *Morder* una porción y desgarrar, *masticar y consumir*. El resto de la lámina puede *sostenerlo* o *dejarlo caer*.
- d) *Sobar*, introducir en la boca y *consumir* una porción, *mordisquear* el pecíolo, *estrujarla*, llevar a la boca, *morder, masticar y consumir*.

27. Ingerir huevo crudo

Se observaron cuatro técnicas de procesamiento.

- a) Impactar el ápice del huevo contra el suelo y sustraer parte de la cáscara con dedos y dientes hasta producir un orificio. *Sostener* el huevo con ambas manos, llevarlo a la boca apoyando el orificio sobre los labios, inclinar la *cabeza hacia atrás*, manteniendo el contacto y volcar yema y albúmina dentro de la boca, mientras baja y sube los brazos. *Consume* el huevo hasta vaciarlo (Fig. 3.42).



Figura 3.42. Ingerir huevo crudo. Macho adulto sosteniéndolo con ambas manos, mientras lo lleva a la boca, lo apoya sobre los labios e inclina la cabeza hacia atrás.

- b) Sustraer usando dedos y dientes la cáscara de un extremo del huevo. Desprender la mitad superior. *Sostener* la media cáscara a la altura de la boca, del pecho o *apoyar* y mantenerla *tomada* a nivel del suelo. Llevar la *cabeza hacia abajo* hasta contactar yema y albúmina con la boca; *lamer* y *consumir*.
- c) Amasar el huevo contra una superficie sólida, sumergirlo en agua, sustraer parte de la cáscara con los dedos, acercar la boca y *lamer* el contenido a medida que fluye dentro del agua.
- d) *Tomar* cáscara de huevo vacío, acercarla a la boca, mordisquearla *dejando caer* la cáscara y *consumir* la membrana.

28. Ingerir lechuga

Tomar una la hoja de lechuga por el pecíolo o la lámina, *estrujarla* y *morder* una porción, desgarrar y separar. *Masticar* y *consumir* la porción separada, mientras *sostiene* el resto. Repetir la secuencia hasta *consumirla* por completo (Fig. 3.43).



Figura 3.43. Secuencia de Ingerir lechuga.

29. **Ingerir maní** (con cáscara)

Tomar un maní y llevarlo hacia la boca, introducir una parte *sosteniéndolo* con la mano, *mordisquear* la cáscara en diferentes sectores y *dejar caer* el fruto y los trozos de cáscara sobre el segmento 2 del brazo, dispuesto paralelo al plano frontal, a la altura del vientre, y con la palma hacia arriba. Acercar la boca al fruto, *morderlo*, *masticar* y *consumirlo* y dejar caer los restos de cáscara.

30. **Ingerir manzana** (con cáscara)

Se observaron cuatro modalidades.

- a) *Tomar* un trozo de manzana, introducirlo en la boca, *masticar* y *consumir*.
- b) *Tomar* un trozo de manzana, introducirlo en la boca y *masticar dejando caer* porciones de cáscara, *consumir*.
- c) *Tomar* un trozo de manzana, acercarlo a la boca, *mordisquear* la cáscara *dejando caer* fragmentos. Sustraerla completa e introducir la pulpa en la boca.
- d) *Tomar* un trozo de manzana, acercarlo a la boca, con la cáscara hacia afuera y la pulpa hacia sí, ir *mordiendo* porciones de pulpa y *consumir*.

31. **Ingerir níspero**

Sostener un fruto con la mano, llevarlo a la boca, introducirlo, *masticar*, inclinar la *cabeza hacia atrás*, regresar la cabeza a *posición media*, introducir la mano en la boca, retirar el níspero, *sostenerlo* con una mano, acercarlo a la boca y *lamerlo*, volverlo a introducir en la boca, inclinar la *cabeza hacia atrás*, *masticar*, regresar la cabeza a *posición media* abrir la boca y *dejar caer*.

32. **Ingerir nuez** (con cáscara)

Se observaron cuatro modalidades.

- a) *Tomar* una nuez y *sosteniéndola* con una o ambas manos, impactarla contra una superficie sólida hasta que la cáscara se rompe, sustraer la cáscara con los dedos, *tomar* porciones de endosperma, introducirlas en la boca, *masticar* y *consumir*.
- b) *Tomar* una nuez con una o ambas manos, impactarla contra una superficie sólida, introducir parte en la boca, *morderla*. Repetir la secuencia hasta que la cáscara se rompe. Sustraerla con los dedos, *tomar* porciones de endosperma, introducirlas en la boca, *masticar* y *consumir*.
- c) *Tomar* una nuez con una o ambas manos, *morder* la cáscara en forma repetida hasta romperla, introducir porciones en la boca y *masticar dejando caer* restos sobre el segmento 2 del brazo, dispuesto paralelo al plano frontal, a la altura del vientre, y con la palma hacia arriba. Dirigir la cabeza hacia los restos de endosperma, y *tomarlos* con la boca, *Masticar* y *consumir*.
- d) *Tomar* una nuez, *apoyarla* sobre una superficie de cemento y martillarla con una piedra *sostenida* por una mano, romper la cáscara, sustraerla, *tomar* el endosperma y *consumirlo*. Durante la secuencia el individuo permanece en posición sentado y *toma*, aleja de la superficie y vuelve a *apoyar* la nuez, con una o ambas manos, antes de cada golpe.

33. Ingerir pera

Tomar un trozo de pera, llevarlo hacia la boca, inclinar la *cabeza hacia atrás* e introducirlo. A partir de aquí, la secuencia puede finalizar según dos modalidades diferentes.

- a) *Masticarlo* y *consumirlo*.
- b) Regresar la cabeza a *posición media*, abrir la boca, retirar la fruta con las manos, *lamerse* las manos, reintroducir el trozo de pera en la boca, *masticar* y *consumir*.

34. Ingerir quinoto

Se observaron cuatro modalidades.

- a) *Tomar* un quinoto e introducirlo en la boca. *Masticar*, abrir la boca, retirarlo con la mano y volver a introducirlo. Repetir la secuencia hasta *dejarlo caer*.
- b) *Tomar* un pedazo de quinoto e introducir la punta de los dedos en la pulpa, retirarlos y *lamerlos*.

- c) *Tomar* un pedazo de quinoto, sustraer cáscara con los dedos y *lamer* la mano de ambos lados.
- d) *Tomar* un trozo de cáscara, introducirla en la boca, *masticar* y *consumir*.

35. Ingerir semillas de araucaria (*Araucaria angustifolia*)

Se observaron diferentes técnicas.

- a) *Sostener* semilla con la mano, sustraer la cubierta usando los dedos y los dientes, *morder* el endosperma, *masticar* y *consumir*.
- b) *Sostener* semilla con una mano, retirar cubierta impactándola contra el piso, *morder* el endosperma, *masticar* y *consumir*.
- c) (Semilla apoyada sobre el alambrado el techo de la jaula). Sujetarse del alambrado del techo con manos pies y cola, colgando con el vientre hacia arriba. Acercar la boca a la semilla, *morder* y *tironear* hacia abajo. Sacar una mano por el alambrado y *apoyarla* sobre la semilla, seguir *tironeando* con la boca. *Tomar* con la mano los trozos que se van desprendiendo, llevar a la boca, *masticar* y *consumir*.

36. Ingerir semillas de azota caballo (*Luehea divaricata*)

Estos frutos presentan una gran cantidad de semillas de tamaño aproximado a 1cm de diámetro.

Arrancar y *sostener* el fruto con ambas manos, llevarlo a la boca, *morder* la punta, retirarlo, liberar una mano y mantenerlo sujeto con la otra, abrirlo con los dedos, llevar nuevamente a la boca y *consumir* las semillas.

37. Ingerir uvas

Se observaron dos técnicas diferentes.

- a) Introducir la uva entera, con cáscara, en la boca, inclinar la *cabeza hacia atrás* y *masticar*. Llevar la *cabeza hacia abajo*, acercando las manos a la boca, abrirla y *tomar* con los dedos la cáscara y semillas. *Dejarlos caer*.
- b) *Tomar* restos de cáscaras y semillas de uvas masticadas y amasarlas contra una superficie. Llevar la masa compacta a la boca, introducirla, *masticar* y retirar de la boca con las manos. Repetir la secuencia.

38. Ingerir zanahoria

Se observaron dos técnicas de procesamiento.

- a) *Tomar* una rodaja de zanahoria con la mano, acercarla a la boca, mantenerla en posición horizontal e introducir una parte, *morder*, *masticar* y *consumir*.
- b) *Tomar* una rodaja de zanahoria con la mano, acercarla a la boca, mantenerla en posición vertical u horizontal, *morder* una porción del borde, abrir la boca y *dejarla caer*. Repetir la secuencia e ir girando la rodaja con las manos, hasta sustraer un sector del borde, o completar el perímetro de la rodaja; *consumir* la porción central.

39. Ingerir zapallito (con cáscara)

Se observaron dos técnicas de procesamiento.

- a) *Tomar* un trozo de zapallito y acercarlo a la boca, con la cáscara hacia fuera y la pulpa hacia sí. *Morder* en la mitad superior del mismo. *Tomar* el trozo con ambas manos de la mitad inferior y moverlo alejándolo medio giro, hacia afuera y hacia arriba, *tironear* mientras se lo mantiene sujeto con la boca, y desprender un trozo. *Consumir* la porción separada y repetir la secuencia. Puede usar las manos para sustraer parte de la cáscara.
- b) Introducir un trozo entero en la boca, *masticar* y *consumir*.

40. Ingresar un objeto por el alambrado

Sacar una mano o mano y brazo, por abertura del alambrado, contactar un objeto por fuera del recinto. *Tomar* el objeto y *replegar* el brazo hasta que todo o parte del objeto entre por una abertura.

A partir de aquí, para el ingreso de palos, se han observado distintas modalidades.

- a) Seguir *sosteniendo* palo y dar pasos hacia atrás con su consiguiente ingreso
- b) Permanecer en el lugar y continuar *replegando* el brazo hasta ingresarlo completamente.
- c) Usar ambas manos e ir *replegando* los brazos, adelantando las manos para sujetarlo; el palo va ingresando por un costado del cuerpo
- d) Modalidades b y c, usando también la boca para sujetarlo.

41. Insertar objeto

Sostener una rama o alambre, dirigirlo hacia un espacio entre dos objetos, introducirlo y encajarlo.

A partir de aquí, el sujeto puede abandonar el objeto encajado, continuar con una secuencia de hacer palanca, o retirarlo y abandonarlo.

42. **Inspeccionar**

Explorar un objeto o el sustrato. *Dirigir la mirada* hacia un objeto o un sector del entorno, manteniendo una distancia entre el plano facial y la superficie explorada, menor o igual al alcance del brazo extendido. Se observaron diferentes modalidades.

- a) Acercar el plano facial a un objeto fijo o sector del entorno y mantener la *mirada dirigida* hacia este. El sujeto puede realizar movimientos con la cabeza, sin desviar la mirada, al mismo tiempo que pasa la mano, *golpetea*, *palmea*, o *apoya la boca cerrada* sobre la superficie.
- b) *Tomar* un objeto suelto, *sostenerlo* y acercarlo al plano facial; o *tomar* un objeto fijo pendiente, y sin arrancarlo, acercarlo al plano facial. Mantener la *mirada dirigida* hacia el objeto. El sujeto puede mover el objeto siguiéndolo con la mirada, al mismo tiempo que *pasa la mano* o *apoya la boca cerrada* sobre la superficie.
- c) Acercar el plano facial y *dirigir la mirada* hacia una mata de hojas pendientes, pasto o vegetación suelta apoyada sobre el suelo. Contactar un sector con las manos o puntas de los dedos y pasarlas por la superficie moviéndolas del centro hacia afuera sin perder el contacto, alejándolas entre sí, en forma simultánea o alternada, y apartando el material hacia los lados (Figura 3.44).



Figura 3.44. Secuencia de Inspeccionar vegetación suelta apoyada sobre el suelo.

A partir de aquí, el sujeto puede:

- Detener el movimiento, elevar las manos y acercarlas regresando a la posición inicial para repetir la secuencia.

- Tomar parte del material, acercarlo al plano facial, apoyarlo sobre la *boca cerrada* y *dejarlo caer*.

43. **Machacar vegetación**

Tomar palo con una mano y *sostenerlo* en disposición oblicua al suelo. Manteniendo el brazo flexionado y el segmento 2 perpendicular al plano frontal, elevar y descender la mano sólo levantando y bajando el extremo distal del objeto y impactándolo en forma repetida contra la vegetación. Si la vegetación es externa, previo a la realización de esta secuencia el sujeto saca el palo por el alambrado hasta que la mano quede por fuera del recinto. Entre los posibles cambios de actividad posteriores al abandono de la herramienta se registraron conductas hacia la vegetación, como arrancar y *consumir*.

44. **Manipular avispero**

Pasar la mano por la superficie de un avispero, *dirigiendo la mirada* hacia la región contactada.

45. **Manipular espina**

Tomar una espina de caña yatevó (*Bambusa trinii*) con la mano, arrancarla y llevarla a la boca. Introducir el extremo romo en la boca, *sostener* entre los labios y luego *dejar caer*.

46. **Manipular frutos de liana**

Arrancar fruto, *sostenerlo* con una mano e impactarlo en forma repetida contra un tronco, detenerse y *dejar caer* (no se ha observado el consumo de este fruto).

47. **Martillar**

Golpear, en forma reiterada, un objeto contra un segundo objeto que el sujeto *sostiene* o que está apoyado sobre una superficie horizontal. Finalizada la secuencia puede *consumir* porciones del segundo objeto o abandonarlo (Figura 3.45).



Figura 3.45. Secuencia Martillar. El macho adulto (ejemplar de la derecha) sostiene una piedra que golpea contra una nuez apoyada sobre el piso.

48. Mojar alimento

Introducir un ítem alimentario (pan, fruta, verdura, etc.) en un cuerpo de agua.

Para sumergir el alimento en el agua se han observado diferentes patrones.

- a) *Sostenerlo* por encima del cuerpo de agua y *dejarlo caer*.
- b) Sumergir una mano en el agua *sosteniendo* el ítem.
- c) *Dejarlo caer* en el agua, sumergir las manos y *sobarlo* dentro del agua.
- d) (En el caso de rodajas de pan). *Sostenerla* por encima del cuerpo de agua, *dejarla caer*, *tomarla con una mano*, darla vuelta y mojarla de ambos lados.

Una vez mojado el ítem, la secuencia puede continuar de diferentes maneras:

- *Tomar* el ítem del agua, retirarlo y consumirlo.
- *Tomar* el ítem del agua, retirarlo y abandonarlo.
- Abandonar el ítem dentro del agua.

49. Palmear objetos

Acercar la mano a un objeto y *palmearlo* en diferentes sectores, *dirigiendo la mirada* hacia la superficie contactada. La secuencia puede continuar de diferentes maneras: alejarse del objeto y cambiar de actividad o extraer alimento/agua del objeto.

50. Pasar la mano

Dirigir la mirada y la mano hacia un objeto, parte del cuerpo o sector del entorno, *apoyar* palma y dedos sobre la superficie, y manteniendo la mano abierta con los dedos separados o arrimados, *extender* y *replegar* el brazo, *deslizándola* sobre la superficie.

51. Perfumarse

Tomar un trozo de fruta (pomelo, quinoto o naranja) con una mano, *sostenerlo*, llevarlo a la boca y *morderlo*. *Apoyar* la pulpa de la fruta sobre una superficie corporal y frotarla. En forma alternada, alejar la fruta del pelaje y *sostenerla* mientras *pasa la mano* libre por la zona; repetir la secuencia. Se observó ungió de este modo la espalda, los brazos y las patas; como resultado el pelaje quedó húmedo.

52. Puntear vegetación

Tomar palo con una mano, *sostenerlo* en disposición perpendicular al plano frontal. *Extender el brazo* y dirigir la punta del palo, en posición oblicua, hacia la base de una planta. Mover la herramienta hacia adelante y hacia atrás, *replegando* y *extendiendo el brazo*, impactando la base en forma repetida, y produciendo el desenterramiento total o parcial de la planta.

53. Quebrar

Partir un palo/rama en dos partes. Se han observado diferentes modalidades.

- a) Por palanca. Hacer palanca y una vez que el objeto ha quedado trabado la secuencia puede continuar de dos formas,
 - i. Moverlo hacia los lados o hacia arriba y abajo, hasta separarlo en dos partes.
 - ii. Acercar la boca al objeto, *mordisquearlo* en un sector hasta debilitarlo y luego terminar de partirlo realizando el patrón i.
- b) Apoyado. *Apoyar* la superficie media del objeto sobre un borde horizontal saliente, ubicarse en forma de que dicho apoyo quede perpendicular al plano frontal, *tomarlo* por ambos extremos, mantenerlo sujeto y *replegar* los brazos dirigiendo los codos hacia abajo hasta separarlo en dos partes.
- c) Suspendido. *Tomar* un palo por ambos extremos, *sostenerlo* y *replegar* los brazos dirigiendo los codos hacia adentro (el objeto se arquea hacia arriba), hasta separarlo en dos partes. Esta técnica puede implicar también el uso de la boca. En ese caso, el sujeto mientras mantiene el objeto *tomado* con las manos por ambos extremos, acerca la boca al centro, lo *mordisquea* y continúa con la secuencia de movimientos descripta.
- d) Clavando. Clavar palo contra el sustrato en disposición perpendicular. Mantenerlo sujeto y *replegar* los brazos dirigiendo los codos hacia abajo (el palo

se arquea hacia un lado), subir los codos y nuevamente *replegar* los brazos.

Repetir la secuencia hasta romperlo en dos partes.

Finalizado el esquema de acción, el sujeto puede continuar *consumiendo* la médula.

54. Rayar

Pasar la punta de un objeto por una superficie dejándole surcos. *Tomar* una rama/alambre con una mano, o con ambas disponiéndolas a diferente altura. *Apoyar* la punta contra el suelo o contra un objeto manteniéndolo en disposición oblicua o perpendicular a la superficie; sin levantar la punta, *deslizarla* hacia los lados o arriba-abajo, describiendo una trayectoria lineal o semicircular. El sujeto puede permanecer *parado* o *sentado*.

55. Sacar objeto por el alambrado

Tomar un objeto con la mano, *sostenerlo* y acercarlo a una abertura del alambrado, sacar el extremo y luego, manteniéndolo agarrado, *extender el brazo* hacia afuera hasta que la mano contacte con el alambrado o quede por fuera de éste (Fig. 3.46).

A partir de éste momento el sujeto puede realizar una secuencia de movimientos con el objeto por fuera del alambrado (alcanzar, machacar, puntear, frotar, etc.), abrir la mano y *dejarlo caer*, dejarlo a medio salir o reintroducirlo al recinto.



Figura 3.46. Macho juvenil Sacando objeto por el alambrado (palo) dentro de una secuencia de U de H.

56. Sacudir

Parado o *sentado* frente a un objeto, *tomarlo* con una mano o con ambas manos (una de cada lado); manteniéndolo sujeto *replegar* los brazos, acercándolo al pecho, y *extenderlos* en forma repetida. El sentido del movimiento es perpendicular al plano frontal.

57. **Sobar**

Posicionar un objeto entre las manos y manteniéndolas *abiertas* y con los *dedos arrimados*, *deslizarlas* en sentido opuesto, de modo que los dedos de una mano sobrepasan la punta de los dedos de la otra; sin perder el contacto entre ambas y conservando el objeto entre las palmas.

A partir de aquí, la secuencia deviene en diferentes esquemas de acción.

- Introducir parte del objeto en la boca, *morderlo y/o estrujarlo y consumir*.
- Introducir el objeto en la boca, *masticar y consumir*.
- *Dejarlo caer*.

58. **Sustraer**

Morder o *tomar* con los dedos partes componentes de un objeto, *tironear* y removerlas.

a) Sustraer corteza de una rama suelta.

- i) *Tomar* un palo, *sostenerlo* con las manos, acercarlo a la boca, abrirla y *morder* una porción de corteza. Manteniendo la corteza sujeta, *extender* o *replegar* el brazo moviendo el objeto en dirección contraria a la boca, *tironeando* y desprendiendo tiras de corteza.
- ii) *Tomar* un palo, acercar la boca y *sostenerlo* en posición fija con las manos (a veces complementan con los pies), *morder* una porción de corteza y, manteniéndola sujeta, mover la cabeza en dirección contraria al objeto *tironeando* y desprendiendo tiras de corteza.

El sujeto puede combinar ambos patrones y eventualmente utilizar los dedos para retirar restos de corteza.

b) Sustraer corteza de un tronco.

- i. Con la boca. Acercar la boca al tronco, abrirla y *morder* una porción de corteza, manteniéndola sujeta, mover la cabeza en dirección contraria al tronco, *tironear* y desprenderla.

- ii. Con la mano. Acercar la mano al tronco, *tomar* una porción de corteza, y manteniéndola sujeta, *replegar* el brazo y *tironear* hacia abajo desprendiendo porciones.
- c) Sustraer lámina de una hoja. Con una mano, *tomar* una hoja del pecíolo y *sostenerla*. Uniendo dos dedos de la otra mano, *tomar* la base de la lámina, y manteniéndola sujeta, mover la mano hacia arriba y hacia el costado, *tironeando* y desprendiendo porciones de la lámina. Repite la secuencia hasta dejar sólo el pecíolo.
- d) Sustraer brácteas. *Sostener* una piña con ambas manos, acercarla a la boca, *morder* una bráctea, *tironear*, desprenderla, abrir la boca y *dejarla caer*.
- e) Sustraer ramas secundarias y hojas. *Sostener* una rama con una o ambas manos, acercar la boca a una rama secundaria u hoja, *morder* y *tironear*; o sostenerla con una mano y con la otra *tomar* una rama secundaria/hoja, *tironear* y desprender. Dentro de la misma secuencia puede combinar el uso de manos y boca.
- f) Sustraer cáscaras de frutos. *Sostener* el fruto con una o ambas manos, acercarlo a la boca y *morder* una porción de cáscara o acercar la mano y tomar una porción de cáscara; *tironear*, desprenderla y *dejarla caer* (Figura 3.47).



Figura 3.47. Secuencia Sustraer (modalidad f) realizada por un macho adulto.

59. Tantear

Acercar la mano a un objeto y *golpetearlo* con la punta de los dedos o los pulpejos en diferentes sectores, *dirigiendo la mirada* hacia la superficie manipulada.

A partir de aquí la secuencia puede continuar de diferentes maneras.

- Alejarse del objeto y cambiar de actividad.

- Pasar la mano por la superficie manipulada.
- *Lamer* la superficie manipulada.
- *Dirigir la mirada* hacia la superficie manipulada.
- *Tomar* el alimento alojado adentro o apoyado sobre el objeto.
- Realizar incisiones en el objeto con los dientes o los dedos y extraer insectos, agua o trozos de corteza.

60. Transportar

Trasladar un objeto manteniéndolo suspendido. *Tomar y sostener* un objeto usando una mano, la cola o la boca, y desplazarse sin soltarlo.

La descripción de las 60 secuencias del etograma y sus variantes fueron sintetizadas en seis categorías funcionales generales, con el objetivo de facilitar la comprensión de las etapas ideográfica y sistemática. Para cada secuencia se indica entre paréntesis el número y están ordenadas alfabéticamente.

1- Acceso: secuencias de actos que resultan en el contacto seguido de prensión, acercamiento o captura de objetos inicialmente a distancia o separados por una barrera física del sujeto.

Incluye: Alcanzar (1), Arrancar (3), Atrapar (6), Cazar (10), Extraer (15) e Ingresar objeto por el alambrado (40).

2- Exploración: secuencias de actos dirigidos hacia sectores puntuales de objetos o sustratos, precedidas por acceso, mediadas por contacto o remoción superficial de material, con acercamientos reiterados del plano facial y dirección constante de la mirada hacia el área-objetivo.

Incluye: Inspeccionar (42), Manipular avispero (44), Palmear objetos (49), Pasar la mano (50) y Tantear (59).

3- Modificación: secuencias de actos que resultan en algún tipo de cambio de los objetos y/o sustratos manipulados. Estos cambios se observaron en términos de la estructura, condición y/o volumen

Incluye: Amasar (2), Barrer vegetación (8), Clavar objeto (11), Desgarrar (12), Desprender astillas (13), Escarbar (14), Frotar (16), Impactar (18), Machacar vegetación (43), Manipular espina (45), Manipular frutos de liana (46), Martillar (47), Mojar alimento (48), Perfumarse (51), Puntear vegetación (52), Quebrar (53), Rayar (54), Sobar (57) y Sustraer (58).

4- Traslado: secuencias de actos que resultan en el acarreo o el desplazamiento de un objeto que al inicio está en contacto con el sujeto.

Incluye: Arrastrar (4), Arrojar (5), Sacar objeto por el alambrado (55) y Transportar (60).

5- Vinculación: secuencias de actos que resultan en algún tipo de cambio temporal o permanente con respecto al acoplamiento entre objetos o entre objetos y sustratos, sin modificarlos.

Incluye: Balancear (7), Hacer palanca (17), Insertar objeto (41) y Sacudir (56).

6- Forrajeo: secuencias de manipulación de ítems alimentarios específicos durante su ingestión.

Incluye: Beber (9), Ingerir banana (19), Ingerir bromeliáceas (20), Ingerir choclo (21), Ingerir cítricos (22), Ingerir frutos de laurel (23), Ingerir frutos de Pereskia (24), Ingerir frutos de Pindó (25), Ingerir hojas (26), Ingerir huevo crudo (27), Ingerir lechuga (28), Ingerir maní (29), Ingerir manzana (30), Ingerir níspero (31), Ingerir nuez (32), Ingerir pera (33), Ingerir quinoto (34), Ingerir araucaria (35), Ingerir semillas de azota (36), Ingerir uvas (37), Ingerir zanahoria (38) e Ingerir zapallito (39).

3.3.1.3. Parámetros de saturación: método de la asíntota

El etograma, si bien se considera un inventario provisorio por definición, importa una decisión por parte del observador quien debe evaluar cuando detenerse. Esto es, determinar en qué momento, aumentar el número de sesiones de observación no redundará necesariamente en la ampliación del inventario.

a) En cautiverio: *Sapajus cay*

Se llevaron a cabo 114 sesiones de observación y se describieron 52 secuencias de comportamiento.

Para los estudios en cautiverio con *S. cay*, la asíntota se estabilizó en la sesión número 105 acumulando el 87% (52/60) del total de secuencias descriptas en el etograma. El 13% (8/60) no observado en este contexto, estuvo condicionado por restricciones ambientales (ingerir: Bromeliáceas, laurel, pereskia, pindó y azota caballo; manipular: avispero, espina y frutos de liana). Se continuó registrando por nueve sesiones más y se dio por finalizado el registro (Figura 3.48).

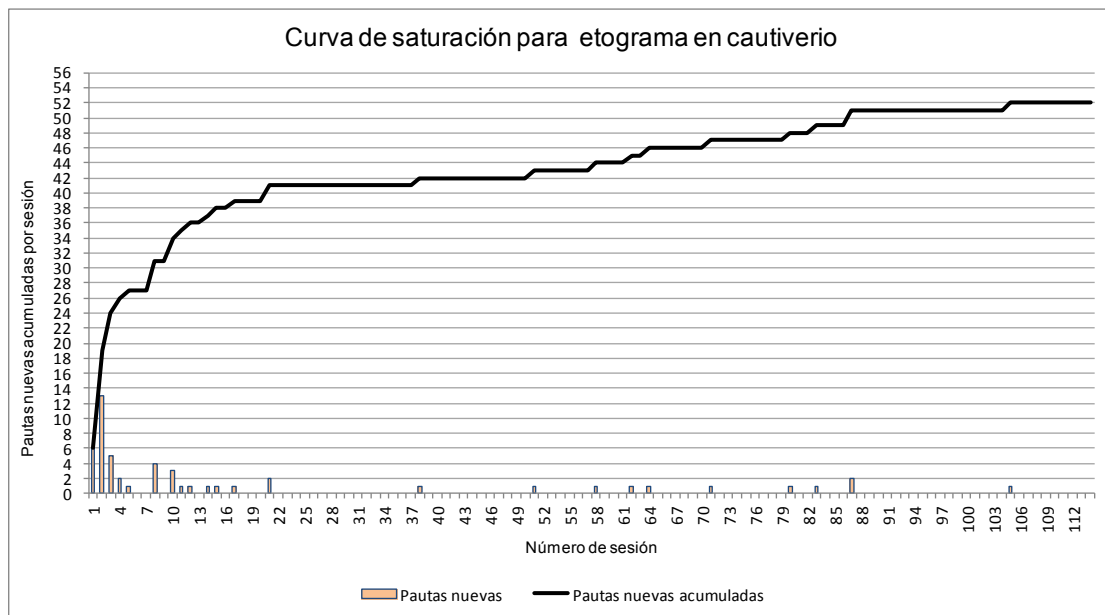


Figura 3.48. Curva de saturación para la especie en cautiverio *Sapajus cay*. Se calculó sobre el total de secuencias registradas para los tres ambientes.

b) En Parque Iguazú: *Sapajus nigritus*

La curva de saturación para las observaciones en PNI (*Sapajus nigritus*) se estabilizó a partir de la sesión número 69, habiendo acumulado para ese momento el 60% (36/60) del total de secuencias descriptas en el etograma. De las secuencias ausentes, el 25% (15/60) no evidenció ocurrencia por restricciones ambientales (alcanzar, barrer, ingerir: choclo, cítricos, lechuga, maní, nuez, pera, quinoto, semillas de araucaria, uvas,

zanahoria y zapallito; ingresar un objeto por el alambrado y sacar objeto por el alambrado). No obstante, ninguna pauta del 15% (9/60) restante (arrastrar, clavar objeto contra el sustrato, ingerir huevo crudo, insertar objeto, machacar vegetación, martillar, mojar alimento, puntear vegetación y rayar) se sumó al acumulado durante las treinta y dos sesiones que se agregaron (Figura 3.49).

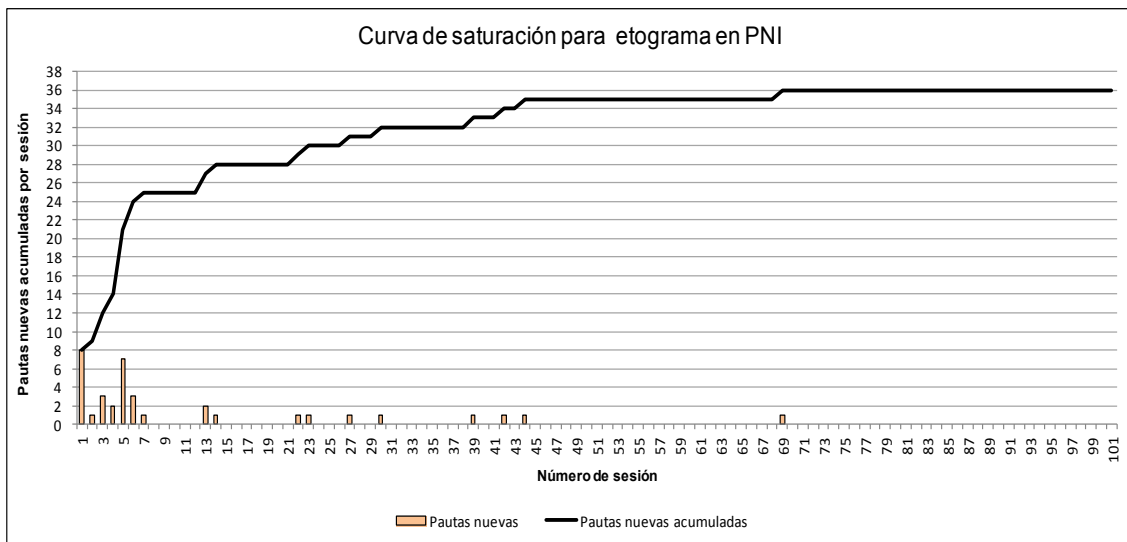


Figura 3.49. Curva de saturación para la especie en libertad *Sapajus nigritus*. Se calculó sobre el total de secuencias registradas en Parque Nacional Iguazú.

Al realizar este análisis se consideró que ambos etogramas estaban completos, ya que a partir de lo logrado con la curva de saturación la continuación de las observaciones no redundaría en el registro de nuevas conductas.

3.3.1.4. Secuencias de manipulación de objetos y de uso de herramientas

Las secuencias de acción descritas en el etograma fueron clasificadas (Tabla 3.1) según correspondiesen a manipulaciones (conductas dirigidas hacia un objeto o superficie) o uso de herramientas (conductas dirigidas hacia un objeto para producir un cambio en un segundo objeto o superficie).

Se encontraron 13 secuencias de uso herramientas de ocurrencia espontánea y en 4 casos (*beber*, *escarbar*, *frotar* e *ingerir muez*) también ejecutaron variantes (modalidades) que correspondieron a manipulaciones. Las secuencias *arrojar* y *perfumarse* fueron registradas para las dos especies, también *balancear*, *hacer palanca*

y *sacudir* que formaron parte de manipulaciones espontáneas de objetos durante la fase descriptiva mientras que en la fase de experimentos naturales fueron realizadas dentro de secuencias de uso de herramientas.

	Manipulación del objeto	Uso del objeto como herramienta
1. Alcanzar objeto	-	X
2. Amasar	X	-
3. Arrancar	X	-
4. Arrastrar	X	-
5. Arrojar	-	X
6. Atrapar	X	-
7. Balancear	Modalidad a	Modalidad b*
8. Barrer vegetación	-	X
9. Beber	Modalidades a- c	Modalidades d-f
10. Cazar	X	-
11. Clavar objeto	-	X
12. Desgarrar	X	-
13. Desprender astillas	X	-
14. Escarbar	Modalidad a	Modalidad b
15. Extraer	X	-
16. Frotar	Modalidades a-c, e	Modalidad d
17. Hacer palanca	X	X*
18. Impactar	X	-
19. Ingerir banana	X	-
20. Ingerir bromeliáceas	X	-
21. Ingerir choclo	X	-
22. Ingerir cítricos	X	-
23. Ingerir laurel	X	-
24. Ingerir pereskia	X	-
25. Ingerir Pindó	X	-
26. Ingerir hoja	X	-
27. Ingerir huevo	X	-
28. Ingerir lechuga	X	-
29. Ingerir maní	X	-
30. Ingerir manzana	X	-
31. Ingerir níspero	X	-
32. Ingerir nuez	Modalidades a-c	Modalidad d
33. Ingerir pera	X	-
34. Ingerir quinoto	X	-
35. Ingerir araucaria	X	-
36. Ingerir azota	X	-
37. Ingerir uva	X	-
38. Ingerir zanahoria	X	-
39. Ingerir zapallito	X	-
40. Ingresar objeto	X	-
41. Insertar objeto	X	-
42. Inspeccionar	X	-
43. Machacar vegetación	-	X
44. Manipular avispero	X	-
45. Manipular espina	X	-
46. Manipular frutos liana	X	-
47. Martillar	-	X
48. Mojar alimento	X	-
49. Palmear	X	-
50. Pasar la mano	X	-
51. Perfumarse	-	X
52. Puntear	-	X
53. Quebrar	X	-
54. Rayar	-	X
55. Sacar objeto	X	-
56. Sacudir	X	X*
57. Sobar	X	-
58. Sustraer	X	-
59. Tantear	X	-
60. Transportar	X	-

Tabla 3.1. Clasificación de las secuencias espontáneas dirigidas a objetos. Modalidad se refiere a variantes de una misma secuencia que corresponden a manipulación o a uso de objetos. Los asteriscos señalan secuencias de manipulación de objetos que durante la fase experimental resultaron en uso de herramientas.

Se analizó la presencia/ausencia de cada secuencia de acción (N=60) para cada especie *S. cay* y *S. nigritus*, en cautiverio y a campo, respectivamente (Tabla 3.2).

	<i>S. cay</i> (cautiverio)	<i>S. nigritus</i> (silvestres)		<i>S. cay</i> (cautiverio)	<i>S. nigritus</i> (silvestres)
Alcanzar	X		Ingerir níspero	X	X
Amasar	X	X	Ingerir nuez	X	
Arrancar	X	X	Ingerir pera	X	
Arrastrar	X		Ingerir quinoto	X	
Arrojar	X	X	Inger. s. araucaria	X	
Atrapar	X	X	Ingerir s. azota		X
Balancear	X	X	Ingerir uvas	X	
Barrer	X		Ingerir zanahoria	X	
Beber	X	X	Ingerir zapallito	X	
Cazar	X	X	Ingresar objeto	X	
Clavar	X		Insertar	X	
Desgarrar	X	X	Inspeccionar	X	X
Desprender astillas	X	X	Machacar	X	
Escarbar	X	X	Mp. Avispero		X
Extraer	X	X	Mp. Espina		X
Frotar	X	X	Mp. Liana		X
Hacer palanca	X	X	Martillar	X	
Impactar	X	X	Mojar alimento	X	
Ingerir banana	X	X	Palmear	X	X
Ingerir brome.		X	Pasar la mano	X	X
Ingerir choclo	X		Perfumarse	X	X
Ingerir cítricos	X		Puntear	X	
Ingerir laurel		X	Quebrar	X	X
Ingerir Pereskia		X	Rayar	X	
Ingerir Pindó		X	Sacar objeto	X	
Ingerir hojas	X	X	Sacudir	X	X
Ingerir huevo	X		Sobar	X	X
Ingerir lechuga	X		Sustraer	X	X
Ingerir maní	X		Tantear	X	X
Ingerir manzana	X	X	Transportar	X	X

Tabla 3.2. Secuencias comportamentales registradas en los inventarios de uso y manipulación de *Sapajus cay* y *S. nigritus*. La presencia de la secuencia se indicó con una X y la ausencia con espacio vacío. (Mp.: manipulación)

De un total de 60 secuencias (S_2), 24 se observaron sólo en *S. cay* en cautiverio, 8 sólo en *S. nigritus* en PNI y 28 en ambas especies.

Las secuencias observadas en las dos especies de monos capuchinos *S. cay* y *S. nigritus* fueron: amasar, arrancar, arrojar, atrapar, balancear, beber, cazar, desgarrar, desprender

astillas, escarbar, extraer, frotar, hacer palanca, impactar, ingerir bananas, ingerir hojas, ingerir manzanas, ingerir nísperos, inspeccionar, palmear, pasar la mano, perfumarse, quebrar, sacudir, sobar, sustraer, tantear y transportar; y su ocurrencia se registró tanto para la condición de silvestría como para los individuos en cautiverio.

3.3.1.5. Comparación de secuencias de acción entre diferentes grupos de *Sapajus cay* en cautiverio: ECAS vs Zoológico de FV vs Zoo LP.

Se analizó la presencia/ausencia de cada secuencia de acción para *S. cay* en las tres condiciones de cautiverio (ECAS y zoológicos de Florencio Varela y La Plata) (Tabla 3.3.).

Se encontraron diferencias en cuanto a la presencia de las pautas: 34 secuencias estuvieron presentes en los tres recintos, 8 estuvieron presentes solo en dos y 10 se observaron solo en uno.

Las diferencias para las secuencias 21-Ingerir choclo, 28-Ingerir huevo crudo, 29-Ingerir maní, 31-Ingerir níspero, 32-Ingerir nuez, 33-Ingerir pera, 34-Ingerir quinoto, 35-Ingerir semillas de araucaria y 37-Ingerir uvas se relacionan con diferencias ambientales en cuanto a la disponibilidad de ítems alimentarios en los recintos.

Las diferencias para las secuencias 1-Alcanzar, 11-Clavar objeto, 14-Escarbar, -Machacar vegetación y 52-Puntear vegetación se relacionan con diferencias ambientales con respecto a la estructura de cada recinto:

Las secuencias 1-Alcanzar, 43-Machacar y 52-Puntear, estuvieron ausentes en el zoológico de LP. Este recinto presenta piso de cemento y un zócalo de 0,74 m de alto como base para el alambrado; por fuera una vereda perimetral de cemento con una reja que la separa del césped; esto no permite el acceso a la vegetación externa. En cambio, estuvieron presentes en ECAS y en FV. En ECAS el recinto presenta piso de tierra con vegetación interior y también exterior asequible a través del alambrado que se extiende desde el nivel del suelo. En el zoológico de FV, si bien el piso es de cemento, el alambrado se eleva desde el nivel del suelo, posibilitando el acceso a la vegetación externa más allá de la vereda perimetral

Las secuencias 11-Clavar objeto contra el sustrato y 14-Escarbar, no se registraron ni en el zoológico de FV ni en el zoológico de LP, en ambas instituciones el piso del recinto es de cemento.

N°	Nombre de la secuencia	Ecas	FV	LP	N°	Nombre de la secuencia	Ecas	FV	LP
1	Alcanzar	X	X		31	Ingerir níspero		X	
2	Amasar	X	X	X	32	Ingerir nuez		X	
3	Arrancar	X	X	X	33	Ingerir pera		X	
4	Arrastrar	X	X	X	34	Ingerir quinoto		X	
5	Arrojar	X	X	X	35	Ingerir semillas de araucaria			X
6	Atrapar	X	X	X	37	Ingerir uvas		X	
7	Balancear	X	X	X	38	Ingerir zanahoria	X	X	X
8	Barrer vegetación	X	X	X	39	Ingerir zapallito	X	X	X
9	Beber	X	X	X	40	Ingresar por alambrado	X	X	X
10	Cazar		X	X	41	Insertar objeto	X	X	X
11	Clavar objeto	X			42	Inspeccionar	X	X	X
12	Desgarrar	X	X	X	43	Machacar vegetación	X	X	
13	Desprender astillas	X	X	X	47	Martillar	X	X	X
14	Escarbar	X			48	Mojar alimento	X	X	X
15	Extraer	X	X	X	49	Palmeaar objetos	X	X	
16	Frotar	X	X	X	50	Pasar la mano	X	X	X
17	Hacer palanca	X	X	X	51	Perfumarse		X	
18	Impactar	X	X	X	52	Puntear vegetación	X	X	
19	Ingerir banana	X	X	X	53	Quebrar	X	X	X
21	Ingerir choclo		X		54	Rayar	X	X	X
22	Ingerir cítricos	X	X	X	55	Sacar por alambrado	X	X	X
23	Ingerir lechuga	X	X	X	56	Sacudir	X	X	X
27	Ingerir hojas	X	X	X	57	Sobar		X	X
28	Ingerir huevo crudo	X	X		58	Sustraer	X	X	X
29	Ingerir maní		X	X	59	Tantear		X	
30	Ingerir manzana	X	X	X	60	Transportar	X	X	X

Tabla 3.3. Secuencias comportamentales registradas en el etograma de uso y manipulación de *S. cay*. Comparación entre los tres recintos del cautiverio.

También se encontraron diferencias para las secuencias 49-Palmear objetos, 51-Perfumarse, 57-Sobar y 59-Tantear. En este caso, no se encontraron restricciones ambientales para su manifestación.

La secuencia 49-Palmear objetos se registró en ECAS en una sola oportunidad en la que un individuo transportó viruta de madera, la apoyó sobre un tronco y luego la palmeó. En el zoológico de FV (N=5) esta conducta fue dirigida al dispositivo experimental. La secuencia 59-Tantear sólo fue observada en FV y siempre dirigida al dispositivo experimental. Ambos patrones parecerían estar vinculados a la identificación de ítems alimentarios, previo a su recuperación/obtención.

La ausencia de las secuencias 51-Perfumarse en ECAS y LP y 57-Sobar en ECAS, respectivamente, no parece responder a ningún condicionamiento ambiental o situacional. Sin embargo, su presencia en ambos contextos: cautiverio (FV) y silvestre, permite atribuir su ausencia a la falta de oportunidades de observación en los otros dos recintos.

3.3.1.6. Comparación entre etogramas

Se compararon etogramas totales y parciales, a campo y en cautiverio, que incluyen descripciones de secuencias espontáneas dirigidas a objetos en monos capuchinos. La comparación se estableció según dos criterios: metodológico (Tabla 3.4) y estructural (Tabla 3.5), ambos se desarrollan a continuación.

a) *Comparación entre diferentes etogramas: análisis de los aspectos metodológicos*

	Este estudio	Otoni & Mannu (2001)	Serbena & Monteiro-Filho (2002)	Giudice & Pavé (2007)	Freitas & Bicca-Marques (2009)	Tujague (2013)	Machado, Costa & Ribeiro (2014)	Smith (2017)
Ambiente/ Horas de observación y registro	Cautiverio: 199 horas 06 minutos Tropa libre: 100 horas	Tropa semi-libre: 122 horas	Cautiverio: 90 horas	Cautiverio: 1232 horas	Cautiverio: 100 horas	Cautiverio: 140 horas A campo: 2080 horas	Cautiverio: 120 horas	Tropa libre: 6 horas
Especies observadas	<i>Sapajus nigritus</i> <i>Sapajus cay</i>	<i>Cebus apella</i> (<i>Sapajus</i> sp)	<i>Cebus apella</i> (<i>Sapajus</i> sp.)	<i>Cebus paraguayanus</i> (<i>Sapajus cay</i>)	<i>Cebus nigritus</i> (<i>Sapajus nigritus</i>)	<i>Cebus apella</i> (<i>Sapajus cay</i> y <i>Sapajus nigritus</i>)	<i>Sapajus nigritus</i>	<i>Sapajus cay</i>
N Individuos	Cautiverio: 21 individuos, distribuidos en 5 recintos y una isla (ECAS, Zoo LP y Zoo FV) Tropa libre: Grupo Macuco PNI (Argentina), número total variable.	18 individuos en Ecological Park of the Tietê River (Brasil)	Número de individuos variable distribuidos en dos islas en Iguaçu Municipal Park (Brasil).	51 individuos alojados en cuatro instituciones: Zoo B.A, Zoo L.P, Ecas, EZE.	5 individuos en el Zoológico Sapucaia do Sul (Brasil).	2 grupos cautiverio (N=16). Zoo LP 3 grupos (N=12-19; N= 20-23; N= 27-32) en PNI (Argentina)	6 individuos distribuidos en dos islas en Centro de Biodiversidade da Usipa (Brasil).	18 individuos (Grupo O) Rancho Laguna Blanca (Paraguay)
Método	Ad libitum, Animal focal y Muestreo de ocurrencia de pautas. Notas de campo, fotografías y filmaciones. Se observaron individuos de	Muestreo de ocurrencia de pautas. No especifican el sistema de registro. Observaron individuos de todas las edades.	Ad libitum y Muestreo secuencial. No especifican el sistema de registro. Solo observaron juveniles.	Grupo focal y Ad libitum en intervalos de 30 minutos. No especifican los sistemas de registro. Observaron individuos de todas las edades.	Registro continuo. No especifican técnica de observación. Ocurrencia espontánea durante las primeras 50 hs y luego con	Ad libitum y Animal focal. Notas de campo, planillas, fotografías y filmaciones. Observó individuos de todas las edades.	Grupo focal con muestreo instantáneo cada 5 minutos, Ad libitum y Animal focal. No especifican el sistema de registro. Observaron	Observaban los episodios con binoculares, a 150 m de distancia y durante 30-45 minutos. No detallan las técnicas de observación ni el

	todas las edades.				aprovisionamiento de palos que retiraban al finalizar cada sesión.		adultos y sub-adultos.	sistema de registro.
Tipo de inventario/ N total de patrones descriptos	Etograma Parcial (N=88)	Descripción de la quiebra de nueces (N=2)	Etograma total (N=21)	Etograma total (N=9)	Etograma parcial (N= 5)	Etograma parcial (N=74)	Etograma total (N=23)	Etograma parcial (N=2). Comunicación breve de un estudio preliminar.
Número de secuencias dirigidas a objetos	60 secuencias (ordenadas según tres ejes: función, estructura y segmento operador)	2 secuencias (quiebra de nueces mediada por herramientas y quiebra de nueces sin usar herramientas).	7 secuencias (categorías: alimentación y juego solitario)	7 secuencias	5 secuencias	19 secuencias (categorías: contacto de la mano/ cola con objetos y alimentación)	7 secuencias (categorías: alimentación y preparación)	2 secuencias (técnicas 1 y 2)
Criterio de terminación	Método de la asíntota.	No	No	No	No	Índice de cobertura	No	No
Etapas sistemática	Seis categorías funcionales, cuatro categorías estructurales y cuatro categorías según los segmentos corporales operadores. Todas las categorías definidas.	Distinguen dos categorías: quiebra de nueces y manipulación inepta de martillos y yunques.	Cuatro categorías funcionales: alimentación (alimentación y alimentación con herramienta), juego (social y solitario), contacto y alerta. Solo definen la categoría contacto.	No	No	Cuatro categorías: contacto de la mano/cola con objetos, posiciones, alimentación y desplazamientos.	Cinco categorías funcionales: alimentación, locomoción, socialización, inactividad y preparación de alimento. Agrupan, pero no definen las categorías.	Distinguen dos técnicas de procesamiento de las semillas protegidas dentro de la categoría manipulación de objetos de primer orden.
Términos de	Cambios de	Describen	Mencionan	Mencionan	Definen los	Describe	Mencionan	Menciona

la descripción	postura y posición de las partes del cuerpo (segmentos, recintos, configuraciones, estados y eventos codificados).	algunos cambios de postura y configuraciones pero no codifican. No segmentan el observable. Complementan con esquemas de posturas.	segmentos corporales y configuraciones, pero no codifican. Describen solo algunos cambios de postura.	segmentos corporales, pero no codifican. Definen los comportamientos nombrando patrones incluidos en las secuencias y dando ejemplos.	comportamiento s por denominación sin especificar los cambios de postura y posición involucrados. No mencionan ni codifican segmentos corporales.	cambios de postura y posición y recurre a denominaciones de patrones. Segmentación del observable, recintos y áreas. Codificación de nombres de comportamientos.	segmentos corporales y configuraciones, pero no codifican. En términos generales, reemplazan la descripción de los patrones conductuales por sus nombres. En algunos casos recurren a definiciones circulares (ej. frotar).	segmentos corporales y configuraciones, pero no codifica. Describe solo algunos cambios de postura.
----------------	--	--	---	---	---	--	---	---

Tabla 3.4. Comparación entre los aspectos metodológicos (técnicas de observación y sistema de registro) de etogramas de este estudio y de otros autores sobre uso y manipulación de objetos. En las especies observadas se indica el nombre que aparece en la publicación y entre paréntesis la correspondencia con la taxonomía actual (Lynch Alfaro et al, 2012a, b y 2014).

Teniendo en cuenta las diferencias operacionales encontradas en cuanto a: las técnicas de observación, los sistemas de registro, los criterios en la elaboración de las descripciones y la sistematización de los registros, se hallaron similitudes en la estructura de varias secuencias de acción y se identificaron cuáles descripciones son equivalentes a las presentadas en el etograma de este estudio.

A continuación, se detallan las congruencias entre descripciones encontradas para cada inventario analizado y los patrones descritos en el etograma de la presente tesis.

Para facilitar la lectura, los nombres de las secuencias descritas en el *etograma parcial de conductas dirigidas a objetos en individuos del género Sapajus sp*, cautivos y silvestres de Argentina se resaltarán en negrita.

b) *Comparación entre etogramas: análisis estructural de los cambios de postura y posición descriptos.*

El análisis comparado se abordó a partir del eje descriptivo, tomando como unidad de comparación las pautas de acción (Nissen, 1958) y haciendo énfasis en los aspectos estructurales de los etogramas: cambios de postura y posición consignados.

Comparación con las descripciones del estudio de Ottoni & Mannu (2001)

- La secuencia de *quiebra de nueces* (mediante herramientas) descrita en la publicación presenta elementos en común con la secuencia ***ingerir nuez*** (modalidad d) del etograma de conductas dirigidas a objetos.

Las diferencias entre ambos patrones se relacionan con:

- La naturaleza del yunque.

Caracterizan al yunque como una piedra con superficie horizontal apoyada sobre el sustrato mientras que en las secuencias observadas para el etograma de la tesis usaron como yunque superficies de cemento (piso o escalinata). Sin embargo, mencionan que en pocas ocasiones los monos de Tietê usaron como yunque un trozo de pavimento semienterrado.

- El uso de las manos para sostener el martillo.

Describen que lo sostienen con ambas manos aclarando que es el modo usual en que lo hacen. En las observaciones para el etograma de este estudio se evidenció el uso de una sola mano. El uso del término “usual” por estos autores no permite descartar que también hayan observado algún patrón realizado con una sola mano.

- La postura del individuo.

Los monos de Tietê se mantenían en posición bípeda y usaban la cola como tercer punto de apoyo incluso cuando realizaban un salto previo a la quiebra. Esta es la diferencia más clara ya que en todas las secuencias de ingerir nuez los individuos mantenían la posición sentado.

Las dos últimas diferencias probablemente se deben al tamaño de las rocas usadas como martillo que según lo expresan Ottoni & Mannu (2001) parecían ser muy pesadas para los monos.

Describen otra secuencia de *quiebra de nueces* (sin uso de herramientas) que realizó una hembra adulta solo en dos oportunidades. El patrón descrito presenta similitudes estructurales con las secuencias *arrancar* (a o b; no aclaran con qué segmento corporal toman la nuez), *impactar* (modalidad d), *sustraer* (modalidad e) y *beber* (modalidad b).

Comparación con el etograma de Serbena & Monteiro-Filho (2002)

A partir del análisis comparado se encontraron correspondencias parciales entre seis secuencias de alimentación del inventario de Serbena & Monteiro-Filho y once secuencias del etograma de conductas dirigidas a objetos. Así mismo se observan similitudes entre una de las secuencias de juego solitario de estos autores y un patrón observado una sola vez en cautiverio que no forma parte del etograma.

1. *Captura de hormigas (Ant catching)* presenta similitudes con las secuencias: ***arrancar*** (modalidad b), ***atrapar*** (modalidad a) e ***inspeccionar***.
2. *Alimentarse de pasto (Feeding on grass)* presenta similitudes con ***arrancar*** (modalidad b) y ***desgarrar*** (modalidad a).
3. *Golpear con las manos (Beating with hands)* presenta similitudes con ***impactar*** (modalidad d), ***ingerir nuez*** (modalidad b) y ***sustraer*** (modalidades e y g).

4. *Atrapar moscas (Fly catching)* se correspondería con **cazar**, pero la falta de detalle descriptivo no permite establecer a qué modalidad pertenece el patrón observado.
5. *Martillo y yunque (Hammer and anvil)* se corresponde con **martillar**.
6. *Sondear (Probe)* presenta similitudes con **escarbar** (modalidad b) y probablemente **rayar**.
7. *Lanzar (Throwing up)* presentaría elementos en común con un patrón observado y registrado por única vez en el Zoológico de FV y que por la imposibilidad de mejorar por redundancia el nivel detalle descriptivo de la secuencia -arrojar hacia arriba y atajar- no fue incluido en el etograma.

Se transcriben a continuación: a) la descripción de *Lanzar* (traducido de Serbena & Monteiro-Filho (2002) y b) la nota de registro del patrón observado en el Zoo de FV.

- a) El mono en cuclillas arrojó un trozo de comida, siguiéndolo con la mirada hasta que cayó al suelo. Lanzar se repitió varias veces antes de que el animal comiera la comida.
- b) Macho tomó un trozo de pan tostado y sentado lo arrojó hacia arriba con una mano, lo atajó con las dos, lo tiró con una y atajó con la otra, se lo pasó por la espalda, lo volvió a tirar y repitió la secuencia.

Comparación con el etograma de Giudice & Pavé (2007)

De la comparación entre el etograma de Giudice & Pavé y el etograma de esta tesis surgen algunas correspondencias.

1. Comportamiento de caza (*Hunting behavior*) presenta similitudes con **atrapar**, **cazar** y **extraer** (modalidades b y c) y la referencia que hacen los autores a un *proceso de búsqueda activa (an active search process)* se relacionaría con **inspeccionar**.
2. Uso de herramientas (*Tool use*). Si bien recurren a definiciones generales del patrón, los ejemplos que mencionan tienen elementos en común con las secuencias **alcanzar un objeto**, **barrer vegetación**, **puntear vegetación**, **rayar**, **insertar objeto**, **escarbar** (modalidad b), **martillar** y **hacer palanca**.

3. Forrajeo (*Foraging*). Según la definición y los ejemplos que dan los autores, este patrón se realiza sobre recursos vegetales no incluidos en la dieta provista por las instituciones y su obtención no es mediada por el uso de herramientas, por lo tanto, sería comparable a **ingerir hojas**.
4. Eventos manipulativos (*Manipulative events*) los ejemplos que mencionan los autores tienen elementos en común con las secuencias **impactar**, **sobar**, **amasar** y **frotar**.
5. Toque de exploración (*Tap scanning*) presenta similitudes con **tantear**.
6. Frotar la piel (*Fur rubbing*) es comparable a **perfumarse**. La diferencia es que durante la secuencia perfumarse no se observó la aplicación de sustancias con los pies o la cola.

En cuanto al patrón beber (introducir la mano y el brazo en una fuente de agua, mojar los pelos y luego lamer el agua que escurre del brazo o la mano) descrito por los autores, no se hallaron correspondencias con ninguna de las seis modalidades de *beber* y sus respectivas variantes presentadas en el etograma de la tesis.

Comparación con el etograma de Freitas & Bicca-Marques (2009)

Los autores recurren a denominaciones y no detallan ningún elemento descriptivo que permita afirmar la existencia de patrones en común, aclaran que no observaron patrones de uso o fabricación de herramientas. No obstante, las congruencias que se infieren al comparar el etograma de Freitas & Bicca-Marques (2009) con el de esta tesis, se enumeran a continuación.

1. Golpeteo (*Banging*) presentaría similitudes con **Impactar** (modalidades a y b).
2. Lavado (*Washing*) sería comparable a **Mojar alimento**.
3. Fregado (*Scrubbing*) tendría elementos en común con **Frotar**.
4. Manipulación (*Handling*) podría equipararse con **Palmear objetos**, **Tantear** y **Pasar la mano**.
5. Morder (*Biting*) remitiría a las secuencias **Desgarrar** (modalidades a y b) y **Desprender astillas**.

Comparación con el etograma de Tujague (2013)

Varias secuencias dirigidas a objetos del etograma de Tujague (2013) se corresponden con secuencias descritas en el etograma de esta tesis.

1. *Tomar agua* del lago y del suelo o de un bebedero presenta similitudes con la secuencia **beber** (modalidad a_i); de hoyo de árboles se relaciona con la secuencia **beber** (modalidad c_i) y de caña remite a dos secuencias: **palmear objetos** y **beber** (modalidad b).
2. *Buscar en hojarasca* presenta elementos en común con **inspeccionar** (modalidad c).
3. *Romper nueces con piedras* equivale a **ingerir nuez** (modalidad d).
4. *Forrajear*. La definición general presenta similitudes con **inspeccionar**.
 - *Forrajear invertebrados* (variante i) tiene elementos en común con **arrancar**, **sustraer** y **atrapar**; (variante ii) se relaciona con **tantear** y **extraer** (modalidades a_i y a_{iv}) y la (variante iv) se corresponde con **cazar** (modalidades a y c).
 - Consumir frutos (variante i) se relaciona con **ingerir frutos de pindó** (modalidad a) y la (variante v) es posible equipararla con **ingerir cítricos** (modalidad a_i).
 - *Consumir vertebrados* (aves). Se observan similitudes entre este patrón y una secuencia, registrada por única vez en cautiverio, de manipulación y consumo de una paloma y que no forma parte del etograma. Se transcriben a continuación la descripción de: a) *consumir vertebrados* (Tujague, 2013) y b) la nota de registro del patrón observado en el Zoo de FV.
 - a) Desde posición parado o sentado, toma el ave con una o ambas manos, cola en posición horizontal o colgando. Se lleva el ave a la boca o la apoya contra el sustrato al mismo tiempo que coloca la cabeza hacia abajo. Muerde la piel del ave en la zona del cuello y el vientre, con la cabeza girada hacia un lado del eje longitudinal del cuerpo, retirando pedazos de piel y plumas con las manos y la boca. Muerde, mastica y traga. Separa las plumas hacia los lados usando las manos. Contacta sus manos contra el sustrato realizando movimientos ascendentes y descendentes para retirar la sangre que tiene sobre las mismas. Con las manos y la boca toma las vísceras, muerde, mastica y traga. Separa la cabeza de los restos del cuerpo del ave, y tomando con una mano el pico del ave y con la otra la zona occipital de la cabeza muerde, mastica y traga.

b) El macho toma la paloma. Sostiene con la mano izquierda y mordisquea debajo del cuello. Sustrae con la boca las plumas de esa región y va desprendiendo la cabeza; le va imprimiendo mordiscones, mastica y consume. Sustrae la cabeza, sostiene del pico (con mano derecha) y consume los restos de carne. El cuerpo lo sostiene con la mano izquierda. Deja caer la cabeza y sube al dormidero. Apoya la paloma y la manipula. Abre las alas, mordisquea la base de las alas. Sustrae plumas y pasa la mano contra el dormidero. Apoya la paloma contra un tronco y mantiene el cuerpo tomado contra éste, al mismo tiempo, muerde un sector del ala y tironeado con las manos la va desgarrando. Remueve porciones de las alas de este modo. Abre el estómago con dientes y manos, extrae semillas de maíz del buche y las consume. Mantiene la mano apoyada sobre el cuerpo, introduce la mano y va extrayendo maíz. Despluma toda la región del vientre: sustrae las plumas con la boca, luego abre la boca y las deja caer. Sustrae con manos y dientes las plumas de la cola. Muerde las patas y tironea con las manos, sustrayéndolas. Toma la paloma de los dedos y mordisquea, mastica y consume porciones del muslo. Desgarra una porción de codo y parte de la pechuga, usando manos y dientes y extrae las vísceras con los dientes. Se desplaza con la comida hacia un tronco, la transporta con la mano, y sentado sobre el tronco consume. Consumió porciones de pigostilo, alas, pechuga, patas, cabeza, buche y codo. No consumió las vísceras. (duración de la secuencia de consumo: 25 min 53s).

Ambas secuencias presentan un mismo esquema general de manipulación y procesamiento del ave. Las diferencias halladas se relacionan con el tipo de material consumido. La autora observó la ingestión de vísceras por parte de los monos y no menciona la extracción de semillas del buche; la situación contraria se ha registrado para este caso único en el marco de la presente tesis.

Comparación con el etograma de Machado et al, (2014)

A partir del análisis del etograma de Machado et al, (2014) se intenta establecer una comparación entre seis secuencias agrupadas en las categorías alimentación y preparación y secuencias del etograma de conductas dirigidas a objetos. La falta de

nivel de detalle descriptivo y su reemplazo por denominaciones limita las posibilidades de establecer dichas correspondencias.

1. Forrajeo de frutas (*Fruit foraging*) podría presentar similitudes con alguna de las modalidades de las secuencias que describen ingestión de frutos. Dado que el etograma de Machado et al, (2014) solo menciona que la llevan a la boca y mastican, sin describir los movimientos o discriminar el tipo de fruta consumida, no es posible comparar los patrones.
2. Forrajeo de invertebrados (*Invertebrate foraging*) podría tener similitudes con *atrapar*, *cazar* y *extraer*. Se trata de una posibilidad ya que los autores se limitan a caracterizarlo como un patrón en el que los monos obtienen los invertebrados manualmente y sin usar herramientas.
3. Morder ramas (*Biting branches*). Los autores recurren a una definición circular describiéndolo como un patrón en el que muerden hierbas in situ o tomándolas en su boca de un árbol o tronco. En principio podría presentar similitudes con *arrancar* y *sustraer*.
4. Frotar (*Rubbing*) se relacionaría con *pasar la mano*.
5. Golpear alimento (*Striking food*) presenta similitudes con *impactar* (modalidad d).
6. Cavar (*Digging*), solo aclaran que se trata de una excavación activa (sic). Sería comparable a *escarbar* y al no tener más detalles del patrón de acción, siendo que los autores explicitan no haber observado uso de herramientas, se asume que corresponde a la modalidad a).

Comparación con las descripciones del estudio preliminar de Smith (2017)

Del análisis estructural de las dos secuencias de primer orden descritas en el estudio de Smith surgen similitudes con secuencias del etograma de conductas dirigidas a objetos. La *técnica 2* y el segundo golpe de la *técnica 1* presentan elementos en común con las secuencias: *impactar* (modalidad d) y *sustraer* (modalidad e); también ambas técnicas comparten elementos con las modalidades a y b de la secuencia *ingerir nuez*.

Para la primera técnica, Smith da cuenta de la configuración corporal: parado en postura bípeda/ agachado, omite la descripción en el caso de la segunda técnica y solamente menciona que el individuo inicia el patrón aferrado a una rama; cabe aclarar

que durante las secuencias *impactar*, *sustraer* e *ingerir nuez* los sujetos permanecían parados (que incluye agachado según codificación del etograma de la tesis) o sentados.

Comparación con otro patrón de acción mencionado en la bibliografía

Fragaszy, et al. (2004, pp: 102-104) describen un patrón denominado *anointing* o *fur-rubbing* en el que monos capuchinos aplican una sustancia vegetal o tejidos de invertebrados sobre una porción de su cuerpo, usando las manos y cola. La secuencia *perfumarse*, del etograma de conductas dirigidas a objetos, presenta similitudes con el patrón *anointing*, a excepción de que no se observó el uso de la cola como órgano de manipulación.

Las equivalencias establecidas se representan en la Tabla 3.5, tomando como eje de comparación al etograma de la presente tesis.

A partir del análisis comparado se encontraron 30 secuencias con correlatos en la bibliografía analizada: *Alcanzar objeto*, *Amasar*, *Arrancar*, *Atrapar*, *Barrer vegetación*, *Beber*, *Cazar*, *Desgarrar*, *Desprender astillas*, *Escarbar*, *Extraer*, *Frotar*, *Hacer palanca*, *Impactar*, *Ingerir cítricos*, *Ingerir frutos de pindó*, *Ingerir hojas*, *Ingerir nuez*, *Insertar objeto*, *Inspeccionar*, *Martillar*, *Mojar alimento*, *Palmear objetos*, *Pasar la mano*, *Perfumarse*, *Puntear vegetación*, *Rayar*, *Sobar*, *Sustraer* y *Tantear*. Cabe aclarar que en varios casos, por falta de detalle descriptivo de las definiciones, no pudieron establecerse las modalidades involucradas.

Los patrones *throwing up* (Serbena & Monteiro-Filho, 2002) y *consumir vertebrados* (aves) (Tujague, 2013) presentan congruencias con dos secuencias registradas una sola vez en condiciones de cautiverio. Si bien estas dos secuencias no cumplen con el criterio de redundancia y en tal sentido no forman parte del etograma, se presentaron los registros pertinentes y se identificaron los elementos en común.

Este estudio	Otoni & Mannu (2001)	Serbena & Monteiro-Filho (2002)	Giudice & Pavé (2007)	Freitas & Bicca-Marques (2009)	Tujague (2013)	Machado et al, (2014)	Smith (2017)
<i>Sapajus cay</i> y <i>Sapajus nigritus</i> Cautiverio y Tropa libre	<i>Cebus apella</i> (<i>Sapajus</i> sp) Tropa semi-libre	<i>Cebus apella</i> (<i>Sapajus</i> sp.) Cautiverio	<i>Cebus paraguayanus</i> (<i>Sapajus cay</i>) Cautiverio	<i>Cebus nigritus</i> (<i>Sapajus nigritus</i>) Cautiverio	<i>Cebus apella</i> (<i>Sapajus cay</i> y <i>Sapajus nigritus</i>) Cautiverio y Tropa libre	<i>Sapajus nigritus</i> Cautiverio	<i>Sapajus cay</i> Tropa libre
<i>Alcanzar objeto</i>			<i>Uso de herramientas</i>				
<i>Amasar</i>			<i>Eventos manipulativos</i>				
<i>Arrancar</i>	<i>Quiebra de nueces (sin u de h)</i>	<i>Captura de hormigas</i> <i>Alimentarse de pasto</i>			<i>Forrajear invertebrados</i>	<i>Morder ramas*</i>	
<i>Atrapar</i>		<i>Captura de hormigas</i>	<i>Comportamiento de caza</i>		<i>Forrajear invertebrados</i>	<i>Forrajeo de invertebrados</i>	
<i>Barrer vegetación</i>			<i>Uso de herramientas</i>				
<i>Beber</i>					<i>-Tomar agua (del lago y del suelo o de un bebedero; de hoyo; de caña)</i> <i>Tomar agua (de caña)</i>		
<i>Cazar</i>		<i>Atrapar moscas</i>	<i>Comportamiento de caza</i>			<i>Forrajeo de invertebrados</i>	
<i>Desgarrar</i>		<i>Alimentarse de pasto</i>		<i>Morder*</i>			
<i>Desprender astillas</i>				<i>Morder*</i>			

<i>Escarbar</i>		<i>Sondear</i>	<i>Uso de herramientas</i>			<i>Cavar*</i>	
<i>Extraer</i>			<i>Comportamiento de caza</i>		<i>Forrajear invertebrados</i>	<i>Forrajeo de invertebrados</i>	
<i>Frotar</i>			<i>Eventos manipulativos</i>	<i>Fregado*</i>			
<i>Hacer palanca</i>			<i>Uso de herramientas</i>				
<i>Impactar</i>	<i>Quiebra de nueces (sin u de h)</i>	<i>Golpear con las manos</i>	<i>Eventos manipulativos</i>	<i>Golpeteo*</i>		<i>Golpear alimento</i>	<i>Técnica 2 y segundo golpe de la técnica 1</i>
<i>Ingerir cítricos</i>					<i>Consumir frutos</i>		
<i>Ingerir frutos de Pindó</i>					<i>Consumir frutos</i>		
<i>Ingerir hojas</i>			<i>Forrajeo</i>				
<i>Ingerir nuez</i>	<i>Quiebra de nueces (u de h)</i>	<i>Golpear con las manos</i>			<i>Romper nueces con piedras</i>		<i>Técnica 1 y 2</i>
<i>Insertar objeto</i>			<i>Uso de herramientas</i>				
<i>Inspeccionar</i>		<i>Captura de hormigas</i>	<i>Comportamiento de caza*</i>		<i>Buscar en hojarasca</i>		
<i>Martillar</i>	<i>Quiebra de nueces (u de h)</i>	<i>Martillo y yunque</i>					
<i>Mojar alimento</i>			<i>Uso de herramientas</i>	<i>Lavado*</i>			
<i>Palmear objetos</i>				<i>Manipulación*</i>	<i>Tomar agua (de caña)</i>		
<i>Pasar la mano</i>				<i>Manipulación*</i>		<i>Frotar</i>	

<i>Perfumarse</i>			<i>Frotar la piel</i>				
<i>Puntear vegetación</i>			<i>Uso de herramientas</i>				
<i>Rayar</i>		<i>Sondear*</i>	<i>Uso de herramientas</i>				
<i>Sobar</i>			<i>Eventos manipulativos</i>				
<i>Sustraer</i>	<i>Quiembra de nueces (sin u de h)</i>	<i>Golpear con las manos</i>			<i>Forrajear invertebrados</i>	<i>Morder ramas*</i>	<i>Técnica 2 y segundo golpe de la técnica 1</i>
<i>Tantear</i>			<i>Toque de exploración</i>	<i>Manipulación</i>	<i>Forrajear invertebrados</i>		

Tabla 3.5. Comparación entre los aspectos estructurales (estructura de los cambios de postura y posición) de etogramas de este estudio y de otros autores sobre uso y manipulación de objetos. En las especies observadas se indica el nombre que aparece en la publicación y entre paréntesis la correspondencia con la taxonomía actual (Lynch Alfaro et al, 2012a, b y 2014). Los asteriscos señalan las secuencias que presentaron mayores problemas para establecer correspondencias por carecer de elementos descriptivos en sus definiciones.

3.4. Discusión

Los resultados de este estudio obtenidos durante la etapa descriptiva o ideográfica (Lorenz, 1993) se analizaron estableciendo comparaciones entre los etogramas elaborados para las dos especies *Sapajus cay* y *S. nigritus* y con estudios descriptivos de otros autores.

No existe pauta alguna que sea compartida por todos los repertorios conductuales analizados, sin embargo los estudios publicados presentan una serie de pautas de uso y manipulación equivalentes a las descriptas en el etograma parcial de conductas dirigidas a objetos de esta investigación (Tabla 3.5.).

Las secuencias observadas en *S. cay* (cautiverio) para las que se encontraron congruencias con las mencionadas bibliografía fueron *Alcanzar objeto*, *Amasar*, *Barrer vegetación*, *Cazar*, *Desgarrar*, *Desprender astillas*, *Escarbar*, *Frotar*, *Hacer palanca*, *Ingerir hojas*, *Insertar objeto*, *Mojar alimento*, *Pasar la mano*, *Puntear vegetación*, *Rayar* y *Sobar*; y en el caso de los *S. nigritus* silvestres se hallaron equivalencias para *Ingerir frutos de pindó* y *Palmear objetos*. También se pudieron establecer correspondencias para las pautas *Arrancar*, *Atrapar*, *Beber*, *Extraer*, *Impactar*, *Ingerir cítricos*, *Ingerir nuez*, *Inspeccionar*, *Martillar*, *Perfumarse*, *Sustraer* y *Tantear*, descriptas para ambos ambientes y especies (*S. cay* y *S. nigritus*). En cuanto a las secuencias *Alcanzar objeto* e *Ingerir frutos de pindó* es posible explicar su ocurrencia en un ambiente y no en otro por diferencias entre ambos: la primera pauta ocurre a través de un alambrado, situación que se da en cautiverio y la segunda depende de la presencia del recurso mencionado, que en este caso ocurrió en el ambiente silvestre. Para el resto de las secuencias, no se relaciona su ausencia en un ambiente con las características del mismo, sino con el tipo de recorte o nivel descriptivo de los etogramas comparados que, a diferencia del elaborado en esta tesis, uno solo (Freitas & Bicca-Marques, 2009) tuvo como objetivo describir conductas dirigidas a objetos.

A partir del análisis de las diferencias encontradas entre los inventarios parciales de *S. cay* y *S. nigritus* elaborados en esta tesis (Tabla 3.2), se propone que la ausencia de ciertas pautas en el contexto de cautiverio (*S. cay*): *Ingerir bromeliáceas*, *Ingerir fruto pereskia*, *Ingerir fruto pindó*, *Ingerir hojas*, *Ingerir semillas de azota caballo*, *Manipular avispero*, *Manipular espina* y *Manipular liana*, se debe a una cuestión ambiental de

disponibilidad de recursos; en ninguno de los recintos estuvieron presentes los objetos a los que éstas son dirigidas (bromeliáceas, frutos de laurel, frutos de pereskia, frutos de pindó, avispero, semillas de azota caballo, espina o frutos de liana). Sin embargo, los eventos codificados (*apoyar, consumir, dejar caer, masticar, morder, mordisquear, sostener y tironear*) y secuencias de actos (sustraer, impactar y arrancar) que forman parte de estos patrones, no resultan ausentes para los *S. cay*, pues se encuentran incluidos en los esquemas de acción de las pautas registradas.

Para explicar la ausencia de ciertas pautas en *S. nigrinus* silvestres, se postulan tres factores: restricciones ambientales, preferencias alimentarias y distribución vertical. Las restricciones ambientales pueden deberse a la configuración espacial del entorno (*Alcanzar, Barrer, Ingresar y Sacar objeto*) o a la disponibilidad de objetos (*Ingerir choclo, Ingerir lechuga, Ingerir maní, Ingerir nuez, Ingerir pera, Ingerir quinoto, Ingerir araucaria, Ingerir uvas, Ingerir zanahoria, Ingerir zapallito*). La ausencia de *Ingerir cítricos*, se interpreta en principio vinculada a preferencias alimentarias (*Limoneros cuyos frutos no eran consumidos por los monos*, F. Silva, Com. Pers.). Las pautas restantes: *Arrastrar, Clavar, Insertar, Machacar, Martillar, Puntear y Rayar* generalmente se realizan a nivel del suelo o sobre un sustrato estable. Al analizar el uso vertical del espacio de esta especie se observó un mayor porcentaje de distribución en estratos a partir del E2 y esto estaría condicionando la ocurrencia de las secuencias mencionadas. Por último, con respecto a las otras dos secuencias ausentes *Ingerir Huevo y Mojar Alimento*, los eventos (*consumir, dejar caer, masticar, morder, lamer, mordisquear, sostener y sobar*) y secuencias de actos (sustraer, impactar y amasar) que las constituyen, se encuentran incluidos en esquemas de acción presentes en esta especie, aunque dirigidos a otros objetos/sustratos y organizados en diferentes combinaciones.

La comparación entre los repertorios conductuales evidenció secuencias de acción en común para los *S. cay* (cautiverio) y *S. nigrinus* (campo) lo que demuestra la presencia de patrones conductuales que no son especie/ambiente-dependientes. Además, al compararlos con trabajos realizados por otros autores, varios de estos fueron previos a la reclasificación taxonómica seguida en esta tesis (Lynch Alfaro 2012a y b), por tanto, cualquier afirmación de especie-especificidad quedará a título especulativo.

Aplicando la definición operacional de uso y manipulación de objetos (Capítulo 2) y el tipo de acción combinatoria manual ejecutada (Fragaszy et al, 2004) se encontró que las conductas dirigidas a objetos de los monos capuchinos estudiados en esta tesis se pueden agrupar del siguiente modo.

Secuencias de primer orden en que establecían una relación entre un objeto con otro objeto o con una superficie y en las que el segundo objeto y la superficie resultaban modificados por la manipulación del primero. Dentro de este grupo se incluyen *Alcanzar objeto*, *Arrojar*, *Balancear* (modalidad b), *Barrer*, *Beber* (modalidades d-f), *Clavar objeto*, *Escarbar* (modalidad b), *Frotar* (modalidad d), *Hacer palanca*, *Ingerir nuez* (modalidad d), *Machacar vegetación*, *Martillar*, *Perfumarse*, *Puntear vegetación*, *Rayar* y *Sacudir*. Estas pautas pertenecen a la categoría de uso de herramientas. Todas las secuencias o modalidades de secuencias de uso de herramientas descritas en el etograma fueron registradas para los monos en cautiverio *S. cay*. Los *S. nigritus* silvestres utilizaron herramientas en las secuencias *Arrojar*, *Balancear*, *Perfumarse* y *Sacudir*; las secuencias *Beber*, *Escarbar*, *Frotar*, y *Hacer palanca* estuvieron presentes en este grupo pero los cambios en los objetos eran producidos en forma directa (manipulación de objetos), la ausencia de las secuencias *Alcanzar*, *Clavar objeto*, *Ingerir nuez*, *Machacar vegetación*, *Martillar*, *Puntear* y *Rayar* se pueden interpretar a partir de restricciones debidas a la configuración espacial del entorno, la disponibilidad de objetos y la distribución vertical de la tropa.

Secuencias de primer orden en que establecían una relación entre un objeto con otro objeto o con una superficie y en las que producían un cambio en el objeto manipulado o primer objeto, el segundo objeto o la superficie no eran modificados. Dentro de este grupo se incluyen *Amasar*, *Arrastrar*, *Cazar* (modalidad a), *Desprender astillas* (modalidad b), *Extraer* (modalidad a.ii), *Frotar* (modalidades a, b, c, e), *Hacer palanca*, *Impactar*, *Ingerir bromeliáceas* (modalidad b), *Ingerir choclo* (modalidad a), *Ingerir cítricos* (modalidades a: i, ii), *Ingerir huevo crudo* (modalidades a y c), *Ingerir nuez* (modalidades a y b), *Ingerir semillas de araucaria* (modalidad b), *Ingerir uvas* (modalidad b), *Ingresar un objeto por el alambrado*, *Insertar objeto*, *Manipular frutos de liana*, *Mojar alimento*, *Quebrar* (modalidades a-b, d-e) y *Sacar objeto por el alambrado*.

Secuencias de orden cero en que manipulaban un objeto o una superficie y les producían una modificación sin establecer combinaciones con otro objeto o superficie. Dentro de este grupo se incluyen *Arrancar*, *Atrapar*, *Balancear*, *Beber* (modalidades a-c), *Cazar* (modalidades b y c), *Desgarrar*, *Desprender astillas* (modalidad a y c), *Escarbar* (modalidad a), *Extraer* (modalidad a: i, iii, iv, b y c), *Ingerir banana*, *Ingerir bromeliáceas* (modalidades a y b), *Ingerir choclo* (modalidades b y c), *Ingerir cítricos* (modalidades a: iii, iv, b, c, d), *Ingerir frutos de laurel*, *Ingerir frutos de pereskia*, *Ingerir frutos de pindó*, *Ingerir hojas*, *Ingerir huevo crudo* (modalidad b y d), *Ingerir lechuga*, *Ingerir maní*, *Ingerir manzana*, *Ingerir nuez* (modalidad c), *Ingerir pera*, *Ingerir quinoto*, *Ingerir semillas de araucaria* (modalidades a y c), *Ingerir semillas de azota caballo*, *Ingerir uvas* (modalidad a), *Ingerir zanahoria*, *Ingerir zapallito*, *Inspeccionar*, *Manipular avispero*, *Manipular espina*, *Palmear objetos*, *Pasar la mano*, *Quebrar* (modalidad c), *Sacudir*, *Sobar*, *Sustraer*, *Tantear* y *Transportar*.

El primer grupo corresponde a secuencias de uso de herramientas y los dos siguientes corresponden a manipulación de objetos. En algunas de las secuencias, se observó que la modificación del mismo objeto/superficie podían realizarla usando herramientas o manipulándolo en forma directa: *Beber*, *Escarbar* e *Ingerir nuez*.

Las secuencias *Balancear*, *Hacer palanca* y *Sacudir* fueron incluidas dentro de las manipulaciones y también podrían adjudicarse a uso de herramientas. Durante la fase observacional en ambas especies *S. cay* y *S. nigritus*, estas conductas formaron parte de manipulaciones espontáneas pero en el contexto experimental estuvieron dirigidas hacia los dispositivos provisionados (primer objeto) y provocaron un cambio en la disposición de los ítems alimentarios (segundo objeto).

La ocurrencia de conductas dirigidas a objetos, ya sean de uso o manipulación, supone la capacidad de generar mapas del entorno, transformar esa información sensorial en conocimiento del mismo y ejecutar ese conocimiento de manera flexible (Real, 1991; Vauclair, 1996; De Waal, 2016; Lazaro & Ferrari, 2020). Las variantes en la ejecución para una misma secuencia de acción o para pautas diferentes, en cuanto al número de relaciones entre objetos y superficies (orden cero /primer orden) se interpreta como evidencia de aplicación flexible del conocimiento del entorno en los monos capuchinos.

Capítulo 4

Estudios experimentales sobre conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos *Sapajus cay* en cautiverio: experimento preliminar

4.1 Introducción

Un experimento natural consiste en la manipulación de una o pocas variables en el ambiente de los sujetos de estudio, alterando la probabilidad de ocurrencia de un determinado comportamiento. Es un procedimiento que inicia como continuación de una fase de observaciones controladas (Klimovsky, 1997), en la que fueron descritas las pautas comportamentales: etapa idiográfica (Lorenz, 1993).

Tinbergen (1958) es un buen exponente de esta manera de orientar la observación para la puesta a prueba de hipótesis. La idea es sencilla y elegante: localizado un individuo en su medio natural, definidas las pautas a observar, se implementa una modificación del hábitat para observar y medir cómo la variación introducida por el investigador influye en la aparición, ejecución, frecuencia y estructura de las pautas en cuestión. Uno de sus experimentos naturales emblemáticos lo realizó con la avispa cavadora *Phillantus triangulum* con el propósito de estudiar cómo se orientaba para regresar al nido.

El proceder de Tinbergen en este ejemplo se puede organizar en una serie de pasos.

Empezó con una pregunta causal sobre un fenómeno observado.

Desarrolló una hipótesis para explicar lo que vio.

Generó predicciones o resultados esperados.

Realizó una prueba para esas predicciones (experimento natural).

Alcanzó una conclusión científica.

Lehner (1979) caracteriza a la investigación etológica como un continuo que va desde los estudios descriptivos a campo hasta los experimentos en laboratorio. Sin

embargo, estudio observacional/descriptivo y manipulación experimental, no son sinónimos de campo y laboratorio, respectivamente; ni son mutuamente excluyentes. Cualquiera de las dos herramientas metodológicas puede aplicarse en los diferentes ambientes en que se encuentren los animales. Muchos estudios parten de observaciones a campo y progresan a través de experimentos mensurativos (medición de efectos de las fluctuaciones que ocurren naturalmente en el ambiente) hasta llegar a manipulaciones artificiales del animal o de su entorno. Las manipulaciones artificiales consisten en un tipo de abordaje orientado al estudio de las causas y efectos del comportamiento, en el que se toma el control de variables y se las modifica; esto puede ocurrir tanto en un ambiente silvestre como en el laboratorio, o cualquier otro tipo de contexto (ej. zoológico) que se encuentre entre ambos. La alteración del ambiente biótico o abiótico para estudiar el efecto resultante en el comportamiento va desde experimentos con alto nivel de perturbación hasta cambios sutiles de uno o unos pocos estímulos. A lo largo de su trabajo se puede ver como Tinbergen se inclinaba a esto último, concentrarse en cambios ambientales sutiles para estudiar sus efectos sin causar grandes disturbios en las actividades habituales de los animales. Una vez producido este cambio, no se interfiere con el resto de las condiciones del ambiente habitual de los sujetos, y no se fuerza a los individuos a participar de la tarea propuesta. Los sujetos pueden sustraerse de responder o, exhibir variantes conductuales no restringidas por diseño. Este enfoque permite comprender mejor el acople de los individuos con su entorno habitual e inferir de forma más directa el significado de la diferencia encontrada, en términos de mecanismos causales y efectos en la supervivencia y adaptación (Tinbergen, 1963). La falta de presiones adicionales para lograr su cooperación con el diseño posibilita analizar su estado motivacional, las influencias del entramado social, las posibles evaluaciones que median su toma de decisiones, los mecanismos cognitivos que movilizan y la relevancia ecológica del protocolo experimental aplicado.

La manipulación experimental mediante la alteración de características del medio, del aspecto del animal, o del comportamiento, permite evaluar el valor adaptativo o la función de la conducta (Del Claro, 2004). Snowdon (2017) remarca la necesidad de realizar estudios de campo innovadores sobre una mayor variedad de especies para desarrollar una descripción integral de la cognición de los primates.

El experimento natural, en comparación con el experimento en sentido estricto, reduce las interrupciones causadas a los sujetos; y se ajusta mejor a toda la problemática de la ética en la investigación animal. El experimento en sentido estricto es entendido como manipulaciones deliberadas y repetibles de un fenómeno donde solo se permite variar a la vez a uno o unos pocos factores de interés y de una manera controlada, mientras que el resto de los factores se mantienen constantes (Grier & Burk 1992). Sin embargo, cualquier tipo de intervención induce algún nivel de perturbación en el medio que puede afectar a los animales (Martin & Bateson, 1986; Cuthill, 1991).

La manipulación ambiental no debe ser altamente disruptiva o persistente, dado que esos efectos pueden durar más allá de la finalización del trabajo. Se recomienda realizar investigaciones piloto para evaluar los efectos potenciales sobre el ambiente, monitorear los animales fuera del contexto experimental y realizar seguimientos para estimar la persistencia de las consecuencias de la manipulación una vez terminada.

Respecto de estos pilotos, Dawkins (2007) pone de relieve la importancia de las pruebas preliminares para evaluar la factibilidad del protocolo y realizar las modificaciones necesarias. Considera que luego de comprobar que cumple con los requisitos de un buen diseño se debe dar un siguiente paso: contactarse con otras personas afectadas por el estudio (ej. grupos de investigación en el mismo sitio) para que lo evalúen, obtener los permisos necesarios para su ejecución, estimar la disponibilidad de los animales con los que se va a trabajar, y analizar cualquier otro aspecto que permita confirmar su implementación en la práctica.

El objetivo de los experimentos presentados en el presente capítulo fue realizar un estudio experimental preliminar (piloto) sobre conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos *Sapajus cay* para evaluar la factibilidad, ajustar el protocolo experimental e implementar mejoras en el diseño de experimentos naturales no invasivos aplicables a grupos silvestres y en condiciones de cautiverio.

4.2 Materiales y métodos

Para la elaboración de los diseños se tomaron en cuenta los resultados obtenidos durante la fase observacional (ver Capítulo 3, Etograma).

Se trabajó con monos capuchinos en cautiverio en la Estación de Cría de Animales Silvestres (ECAS). Los diseños generados en esta etapa fueron posteriormente aplicados en estudios realizados en el Zoológico de Florencio Varela (Capítulo 5) y en el Parque Nacional Iguazú (Capítulo 6).

Los experimentos realizados cumplieron con los principios básicos de replicación y aleatorización, planteados por Dean et al. (2017). El diseño aplicado en este estudio, en el que los propios sujetos pudieron decidir operar sobre los ítems alimentarios o no hacerlo, garantizó su participación fuera de cualquier posible sesgo del experimentador. A lo anterior se suma que la única variable que se controló fue la presentación de las recompensas y la distancia a la que fueron ubicadas, es por esto que el procedimiento se identifica como experimento natural. Para evitar fuentes de variación, al inicio de cada ensayo se implementó una selección por sorteo para determinar el orden de aplicación de los diferentes tratamientos.

4.2.1 Sujetos y lugar de estudio

El estudio se realizó con cinco individuos de monos capuchinos (*Sapajus cay*) (1 macho adulto, 1 hembra adulta y tres machos juveniles) en la Estación de Cría de Animales Silvestres (E.C.A.S, Camino Parque Centenario, Reserva Ecológica Parque Pereyra Iraola, Berazategui, provincia de Buenos Aires) (descripción en 3.2.1.1).

4.2.2 Diseño experimental

Se realizaron 25 observaciones experimentales² piloto, durante 13 horas y 40 minutos, año 2001, comenzando las sesiones a las 10.00 horas y finalizando a las 17.00 horas (Jaula 1, descrita en 3.2.1.1.). En cada tratamiento se presentó una hilera de trozos de alimento por fuera de la jaula y a cierta distancia del alambrado: entre 0 m (contra el alambrado) y 0,65

² La observación experimental consiste en producir y controlar lo que se observa (Klimovsky, 1997).

m, y se registraron todos los patrones de comportamiento dirigidos hacia las recompensas. La presentación de las recompensas (alimentos) se realizó a tres intervalos de distancia (D) por fuera del alambrado perimetral:

D1: contra el alambrado (0 m).

D2: intervalo entre 0,25 m - 0,35 m del alambrado.

D3: intervalo entre 0,55 m - 0,65 m del alambrado.

Para los tratamientos D2 y D3 se establecieron intervalos de distancia para probar el alcance de los individuos y definir la separación máxima del alambrado que les permitía establecer contacto directo con las recompensas. Los alimentos presentados fueron zapallo, manzana, naranja y galleta. Los individuos disponían de acuerdo con la rutina diaria de la institución, de alimento y agua *ad libitum* en el interior del recinto. Los objetos que usaron durante los ensayos para realizar secuencias de uso de herramientas, los obtenían del interior de la jaula, tomaban palos de diferentes longitudes y los transportaban hasta el área experimental. En todos los ensayos estuvieron presentes los cinco individuos.

4.2.3 Técnicas de observación y sistemas de registro

Los registros comportamentales de los monos capuchinos se realizaron utilizando la combinación de las técnicas grupo focal y muestreo de ocurrencia de pautas (Altmann, 1974). Los datos fueron registrados en forma continua (Martin y Bateson, 1986), por escrito en block de notas y se tomaron fotografías (Kodak EasyShare C533-5,0 MP). Para cada ensayo se observó y registró: el tipo de alimento ofrecido y el número de trozos presentado, la distancia al ítem alimentario desde el alambrado y el sector en que se realizaba la presentación, la descripción detallada de la secuencia de obtención del alimento e identidad de los actores, la naturaleza de la herramienta (en caso de uso), si la secuencia de uso finalizaba con el ingreso del ítem (recuperación) o si era abandonado fuera de la jaula, el tiempo total empleado para la recuperación³ de todo el alimento o el tiempo total que se dejaba presentado cuando no actuaban en el área de experimentación, los patrones motores

³ Para que un ítem se considerara –recuperado- debía ser ingresado al recinto.

realizados en el área experimental, si había interacciones sociales y datos contextuales sobre la rutina de la institución (llegada de personal, aprovisionamiento de alimento, etc.).

4.2.4 Nivel de actividad en los ensayos

De acuerdo con la presencia o ausencia de actividad, los ensayos fueron clasificados en dos categorías:

- Sin actividad (S/A): ensayos en que los individuos no se hicieron presentes en el área experimental.
- Con actividad (C/A): ensayos en que los individuos estuvieron presentes en el área experimental y dirigieron patrones motores hacia las recompensas: intentos, manipulaciones y/o uso de herramientas.

4.2.5 Secuencias dirigidas a las recompensas

Las secuencias fueron descritas y clasificadas en cinco categorías:

1. IMA: intentos con la mano. Secuencias de movimientos dirigidos hacia las recompensas que consisten en sacar la mano, o la mano y el brazo, a través del alambrado y manteniéndola suspendida o contactando el suelo, realizar movimientos hacia los laterales y/o hacia adelante, flexionando y extendiendo los dedos; orientándola en dirección a las recompensas. Puede existir, o no, contacto con la recompensa, pero en ningún caso esta es ingresada a través del alambrado. En estas secuencias no se observa recuperación de la recompensa.

2. MPA: manipulación directa de la recompensa. Secuencias de movimientos dirigidas hacia las recompensas en las que los individuos sacan la mano, o la mano y el brazo, a través del alambrado, contactan, toman e ingresan la recompensa directamente con la mano. Estas secuencias de movimientos finalizan con la recuperación de la recompensa.

3. MPP: manipulación de palos/objetos. Secuencias dirigidas hacia un objeto que incluyen golpear, hacer palanca, ingresar por el alambrado, mordisquear, martillar, sostener o transportar, y sacarlo por el alambrado dentro del área experimental. Los individuos luego

de sacarlo por el alambrado pueden, manipularlo y orientarlo hacia las recompensas sin llegar a establecer contacto con los ítems alimentarios, o dejarlo caer.

4. UHA: uso de herramientas sin recuperación de la recompensa. Secuencias de movimientos realizadas con una herramienta (palo) y dirigidas hacia un ítem alimentario, que consisten en contactarlo o contactarlo y desplazarlo, sin agarrarlo. En estas secuencias no se observa recuperación de la recompensa.

5. UHR: uso de herramientas con recuperación de recompensa (UHR). Secuencias de movimientos dirigidas hacia la herramienta (palo) y con ésta hacia el ítem: contactarlo, desplazarlo y acercarlo, y finalmente tomarlo con la mano e ingresarlo al recinto. Estas secuencias finalizan con la recuperación de los ítems.

4.2.6 Intentos de recuperación

Las secuencias se clasificaron en dos categorías, según el segmento corporal u objeto con el que trataban de contactar las recompensas:

- d) Intentos con mano: secuencias en las que la mano o la mano y el brazo son sacados a través del alambrado y dirigidos hacia los ítems presentados, pudiendo establecer, o no, contacto; sin recuperación de la recompensa (IMA).
- e) Intentos con palo: secuencias en las que los sujetos orientan el objeto hacia las recompensas, pudiendo establecer, o no, contacto; sin recuperación de las mismas (MPP, UHA).

4.2.7 Clasificación de ensayos según presencia y combinación de intentos

Los ensayos fueron clasificados en cuatro categorías, según las secuencias de intentos que se habían registrado o la ausencia de intentos. Se observaron las siguientes combinaciones:

Mano: ensayos en los que solo se observaron secuencias en las que intentaron alcanzar las recompensas con la mano (IMA).

Palo: ensayos en los que solo se observaron secuencias en las que intentaron alcanzar las recompensas con palos (MPP y/o UHA).

Mano–palo: ensayos en los que se observaron secuencias en las que intentaron alcanzar las recompensas con la mano y con palos (IMA + MPP y/o UHA).

No intentaron: ensayos en los que no se observaron secuencias de intentos de recuperación de recompensas.

4.2.8 Clasificación de ensayos según modalidades de recuperación

Los ensayos se clasificaron según las modalidades de recuperación, en tres categorías:

1. Recuperación con mano: ensayos en los que todas las recompensas recuperadas fueron alcanzadas, tomadas e ingresadas directamente con la mano (MPA).
2. Recuperación con herramienta: ensayos en los que la recuperación de las recompensas fue mediada por el uso de palos (UHR) y no hubo recuperación directa con la mano.
3. Recuperación mano-herramienta: ensayos en los que algunas recompensas se recuperaron directamente con la mano y otras mediante el uso de palos (MPA+UHR).

4.3 Resultados

Para estudiar los patrones de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos se realizaron un total de 25 ensayos preliminares presentando recompensas alimentarias a uno de los tres intervalos de distancia descritos anteriormente (D1, D2 y D3). Los ensayos estuvieron distribuidos de la siguiente forma: distancia D1 (N=4; 16%), intervalo de distancia D2 (N=11; 44%) e intervalo de distancia D3 (N=10; 40%).

4.3.1 Ensayos con actividad vs sin actividad para cada intervalo de distancia.

Se analizó la presencia/ ausencia de actividad en el área experimental⁴, durante cada ensayo.

Sobre el total de ensayos (N=25) realizados, no se registró actividad en el área experimental (N=7) para las distancias D2 (N=2) y D3 (N=5). En el resto de los ensayos (N=18) se registró actividad a las distancias: D1 (N=4), D2 (N=9) y D3 (N=5) (Fig. 4.1).

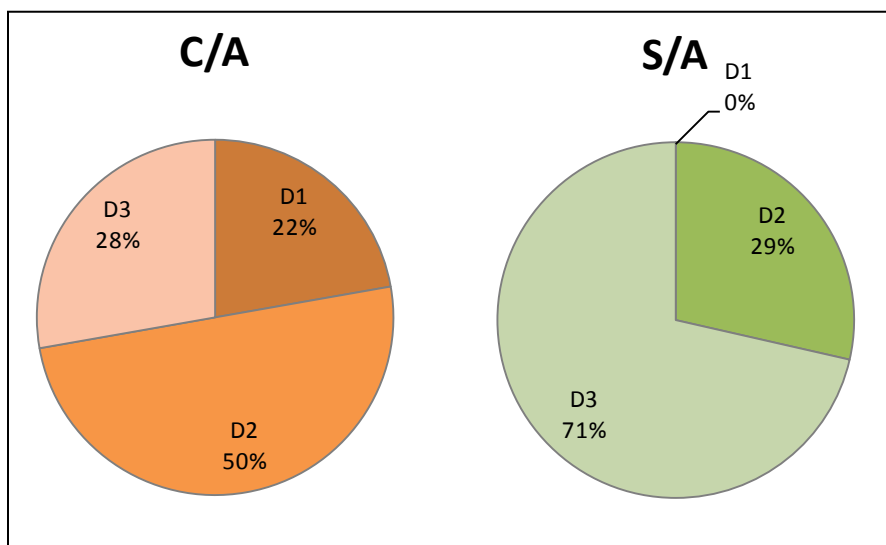


Figura 4.1. Porcentajes de ensayos según el nivel de actividad registrada vs distancia. C/A: ensayos con actividad; S/A: ensayos sin actividad.

Al evaluar las frecuencias de actividad dentro de cada distancia se encontró una disminución del porcentaje de actividad con el aumento de la distancia de presentación de las recompensas, para la distancia D1 en el total de los ensayos se registró actividad, a distancia D2 en el 82% y para la distancia D3 en el 50% (Fig. 4.2).

⁴ Se definió como *área experimental* al sector, en el interior del recinto, a una distancia menor o igual a un metro del alambrado y que quedaba frente a la línea de presentación de recompensas.

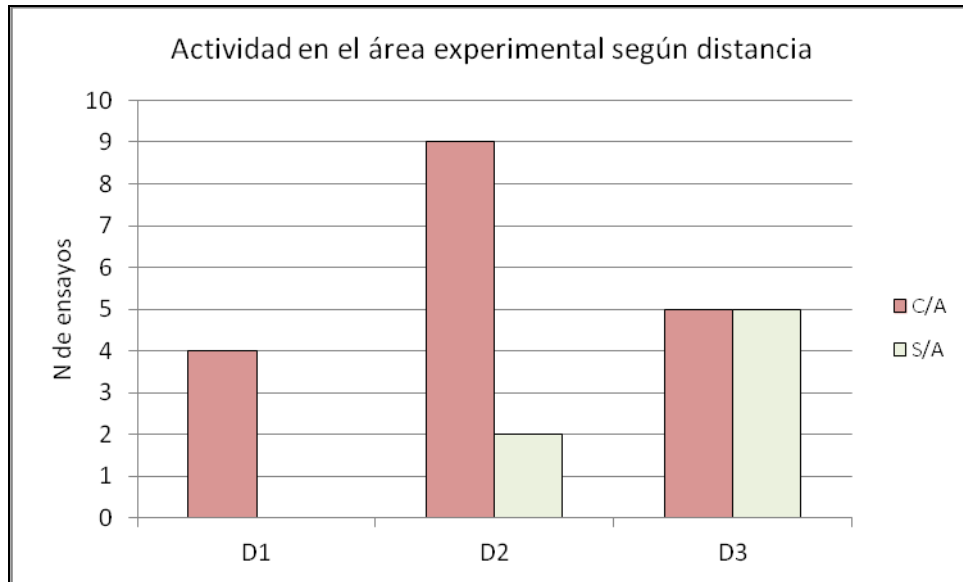


Figura 4.2. Comparación del nivel de actividad. C/A: con actividad vs S/A: sin actividad) registrado dentro de cada distancia. D1: contra el alambrado; D2: entre los 0,25 y 0,35 m del alambrado; D3: entre los 0,55 y 0,65 m del alambrado.

4.3.2 Secuencias dirigidas hacia las recompensas

Durante cada ensayo, se registró la ocurrencia y tipo de secuencias dirigidas hacia las recompensas que ejecutaban los sujetos de estudio cuando se encontraban en el área experimental.

D1: para los ensayos en que las presentaciones se realizaban contra el alambrado (0 m) todas las secuencias observadas pertenecieron a la categoría MPA (N=22). Los sujetos sacaban la mano por el alambrado, contactaban el ítem, lo tomaban y lo ingresaban al recinto (Fig. 4.3).

D2: en los ensayos con las recompensas presentadas entre los 0,25 m y 0,35 m del alambrado (N=11), se observaron: intentos con la mano IMA, 3% (N=2); recuperación directa con la mano MPA, 6% (N=4); manipulación de palos MPP, 22% (N=15); uso de herramientas sin recuperación UHA, 7% (N=5) y recuperación de recompensas mediante herramientas UHR, 62% (N=43) (Fig. 4.3).

D3: en los ensayos con presentaciones de recompensas entre los 0,55 m y 0,65 m del alambrado (N=10), se observaron: manipulación de palos MPP, 60% (N=21); uso de

herramientas sin recuperación UHA, 29% (N=10) y recuperación de recompensas mediante herramientas UHR, 11% (N=4) (Fig. 4.3).

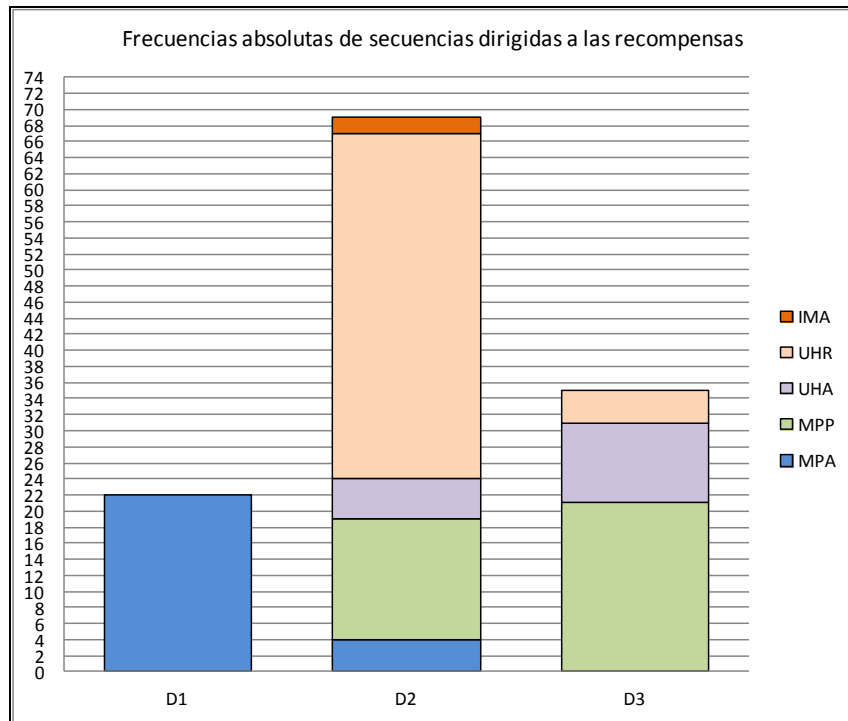


Figura 4.3. Categorías de secuencias registradas: IMA: intentos con la mano; MPA: manipulación directa de la recompensa; MPP: manipulación de palos sin contactar la recompensa; UHA: uso de herramientas sin recuperación de la recompensa; UHR: uso de herramientas con recuperación de recompensa. D1: contra el alambrado; D2: entre los 0,25 y 0,35 m del alambrado; D3: entre los 0,55 y 0,65 m del alambrado.



Figura 4.4. Macho adulto dirigiendo palo hacia una recompensa.

4.3.3 Intentos de recuperación

- i. Se analizó la frecuencia de las secuencias orientadas hacia las recompensas, con y sin contacto, que no finalizaron con la recuperación de los ítems; para las tres distancias. El análisis incluyó los 18 ensayos en los que se observaron interacciones en el área experimental.

Se registraron un total de 53 intentos, el 41.5% a distancia D2 y el 58.5% a distancia D3.

A la distancia D1 no se registraron secuencias de intentos de recuperación.

Para el intervalo de distancia D2 se registraron: intentos con la mano IMA (N=2), manipulaciones de palos sin contactar las recompensas MPP (N=15) y uso de herramientas sin recuperación UHA (N=5) (Figura 4.5).

Para el intervalo de distancia D3 se registraron solo secuencias de intentos con palos: manipulaciones sin contactar las recompensas MPP (N=21) y uso de herramientas sin recuperación UHA (N=10) (Figura 4.5).

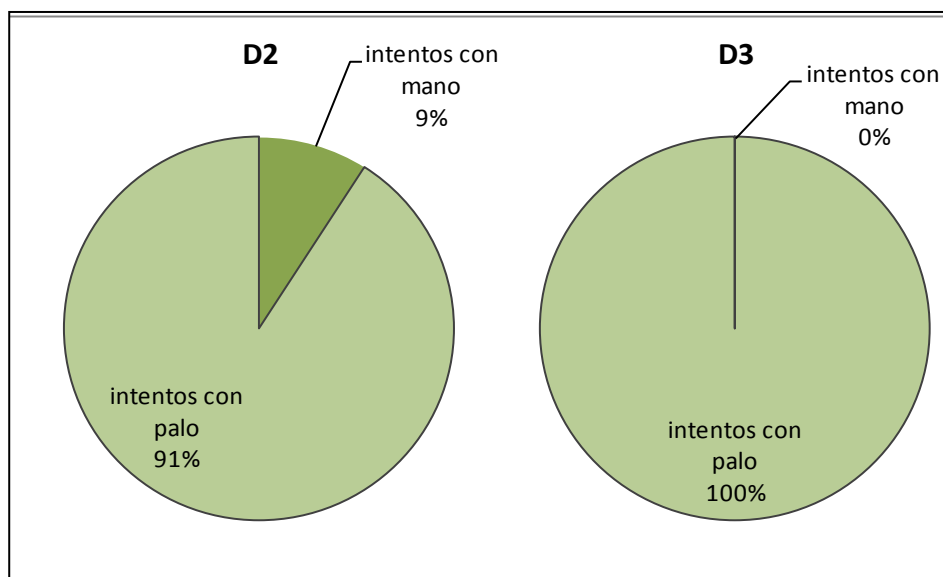


Figura 4.5. Distribución de las frecuencias porcentuales de secuencias de intentos con la mano vs intentos con palo, para cada una de las distancias de presentación: D2 (entre los 0,25 y 0,30 m del alambrado) y D3 (entre los 0,50 y 0,80 m del alambrado). La distancia D1 no se representó: no hubo intentos.

- ii. Se analizó la frecuencia de ensayos (N=18) clasificados según las diferentes combinaciones de intentos o la ausencia de los mismos (Figura 4.6).

Para la distancia D1 no se registraron intentos de recuperación. Cuando los sujetos sacaban la mano por el alambrado, tomaban un ítem y lo ingresaban.

A la distancia D2, se registraron: ensayos-mano (N=2), ensayos-palo (N=5), ensayos-mano/palo (N=2) y ensayos-sin intentos (N=2).

A la distancia D3 solo se registraron ensayos- palo (N=5).

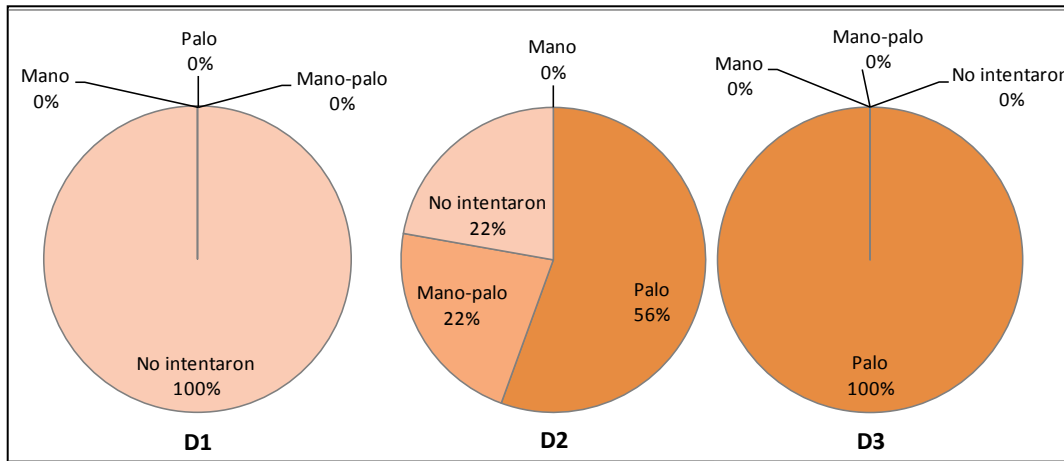


Figura 4.6. Clasificación de los ensayos según la presencia (y combinaciones) de intentos de recuperación para los tres intervalos de presentación: D1 (contra el alambrado) D2 (entre los 0,25 y 0,35 m del alambrado) y D3 (entre los 0,55 y 0,65 m del alambrado).

4.3.4 Modalidades de recuperación de recompensas

Se analizaron los patrones de recuperación por ensayo para cada intervalo de distancia (Figura 4.7).

D1. Durante los ensayos en que las recompensas fueron presentadas contra el alambrado, el total de las recuperaciones las realizaron alcanzando el alimento directamente con la mano (N=4), no habiéndose registrado intentos.

D2. Durante los ensayos en que las recompensas fueron presentadas entre 0,25 m-0,35 m del alambrado (N=11) se observaron las siguientes estrategias. Ensayos en los que

todos los episodios de recuperación de ítems implicaron uso de herramientas (N=7). Ensayos en los que tomaron algunas recompensas directamente con la mano y otras las recuperaron usando herramientas (N=2). Ensayos sin recuperación de recompensas (N=2).

D3. En los ensayos con recompensas presentadas entre 0,55 m y 0,65 m del alambrado (N=10), se registraron dos modalidades. Ensayos en los que las recuperaciones solo se realizaron mediante uso de herramientas (N=2). Ensayos sin recuperación de recompensas (N=8).

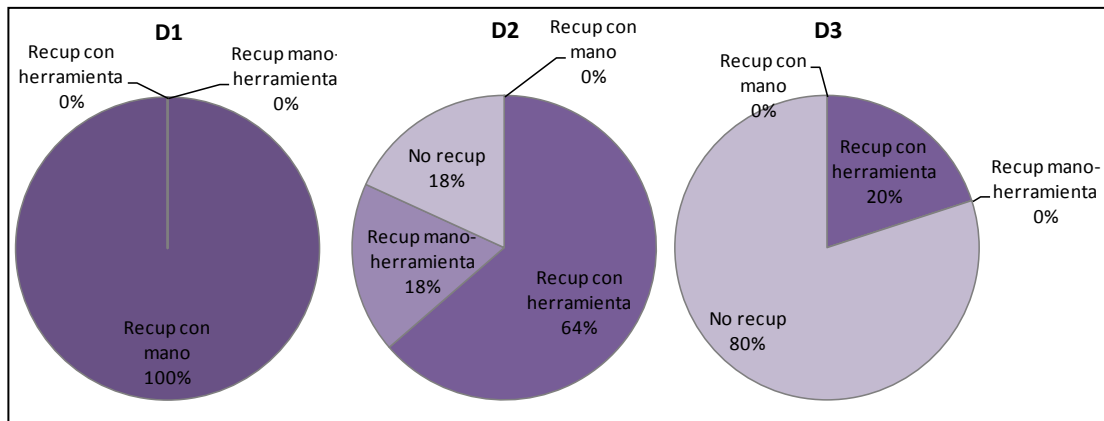


Figura 4.7. Frecuencia porcentual de ensayos para cada distancia (D1, D2 y D3) según las modalidades de recuperación observadas: con la mano, con herramienta, con la mano y con herramientas o sin recuperación.



Figura 4.8. Macho juvenil (derecha) realizando una secuencia de Uso de Herramientas (UHR).

4.3.5 Uso de herramientas con recuperación vs intentos con palos sin recuperación

Para las presentaciones de recompensas alejadas del alambrado (distancias D2 y D3) en las que hubo actividad en el área experimental (N=14) se comparó el número de ensayos en los que hubo secuencias mediadas por uso de herramientas con recuperación de ítems alimentarios (UHR) vs ensayos con intentos con palos sin recuperación (UHA y MPP) (Figura 4.9).

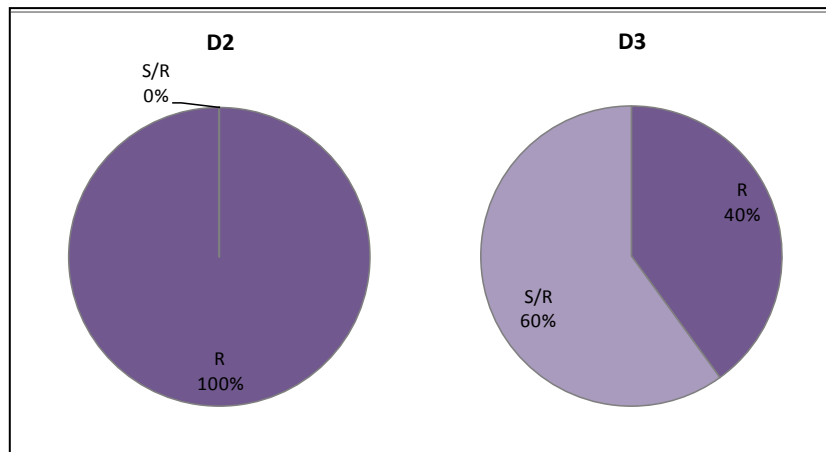


Figura 4.9. Porcentaje de ensayos en los que se registró uso de herramientas con recuperación de recompensas (R) vs ensayos con intentos con palos sin recuperación (S/R) para las distancias D2 y D3.

Para la distancia D2 (0,25 m a 0,35 m del alambrado) en todos los ensayos usaron herramientas y recuperaron ítems alimentarios (N=9)

Para la distancia D3 (0,55 m - 0,65 m del alambrado) se registraron ensayos con uso de herramientas y recuperación de ítems alimentarios (N=2) y ensayos en los que se registraron secuencias de manipulación de palos y/o de uso de herramientas dirigidas hacia los ítems pero que se interrumpieron antes de ingresarlos al recinto (N=3).

4.3.6 Secuencias UHR a distancias D2 vs D3

Del total de secuencias de uso de herramientas para los intervalos de distancias D2+D3 (N=47), se analizó la proporción que corresponde a cada uno (Fig. 4.10).

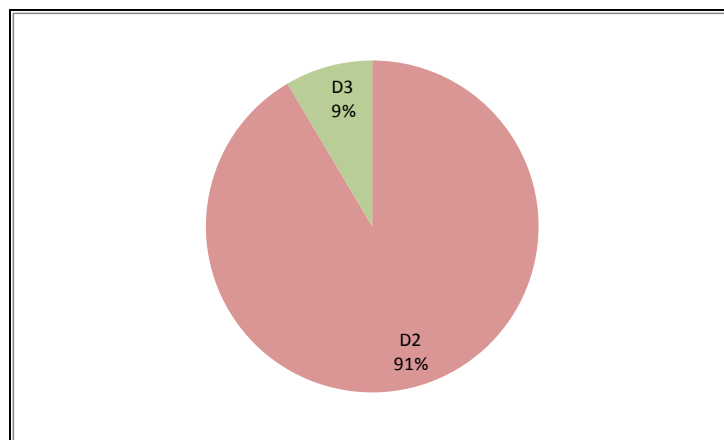


Figura 4.10. Porcentaje de ocurrencia de UHR para la recuperación de recompensas a las distancias D2 (N=43) vs D3 (N=4).

4.3.7 Estructura temporal de los ensayos vs distancia

Se analizó la duración de los ensayos teniendo en cuenta si hubo recuperación (total o parcial) o no de los ítems alimentarios⁵, y los casos en que, sin haber recuperado todos los ítems, los individuos cesaron su actividad o abandonaron el área experimental (Fig. 4.11).

La duración de los ensayos (N=25) fluctuó entre 4 y 40 minutos.

A la distancia D1 (N=4), tres ensayos finalizaron a los 4 min cuando los individuos recuperaron todos los ítems presentados y uno se interrumpió a los 5 minutos porque al mismo tiempo en que fueron presentadas las recompensas, arribó la camioneta con alimentos y los sujetos abandonaron el área experimental sin regresar.

A la distancia D2 (N=11), la duración se extendió entre 10 y 25 minutos. Hubo ensayos (N=2) sin recuperación de recompensas, ni acercamiento al área experimental. Ambos fueron posteriores a la llegada de la camioneta con comida para aprovisionar el recinto. En el primero las recompensas se dejaron presentadas durante 25 minutos y en el segundo 10 minutos. Los sujetos no se acercaron al área de experimentación y continuaron consumiendo en otros sectores la comida aprovisionada por los cuidadores. En los ensayos

⁵ La recuperación de la recompensa (ingreso del ítem al recinto) incluye secuencias de uso de herramientas (UHR) y de manipulación directa (MPA).

restantes (N=9) los individuos recuperaron parte de las recompensas y luego abandonaron el área. Se interrumpieron cuando ya no quedaban individuos en el área experimental.

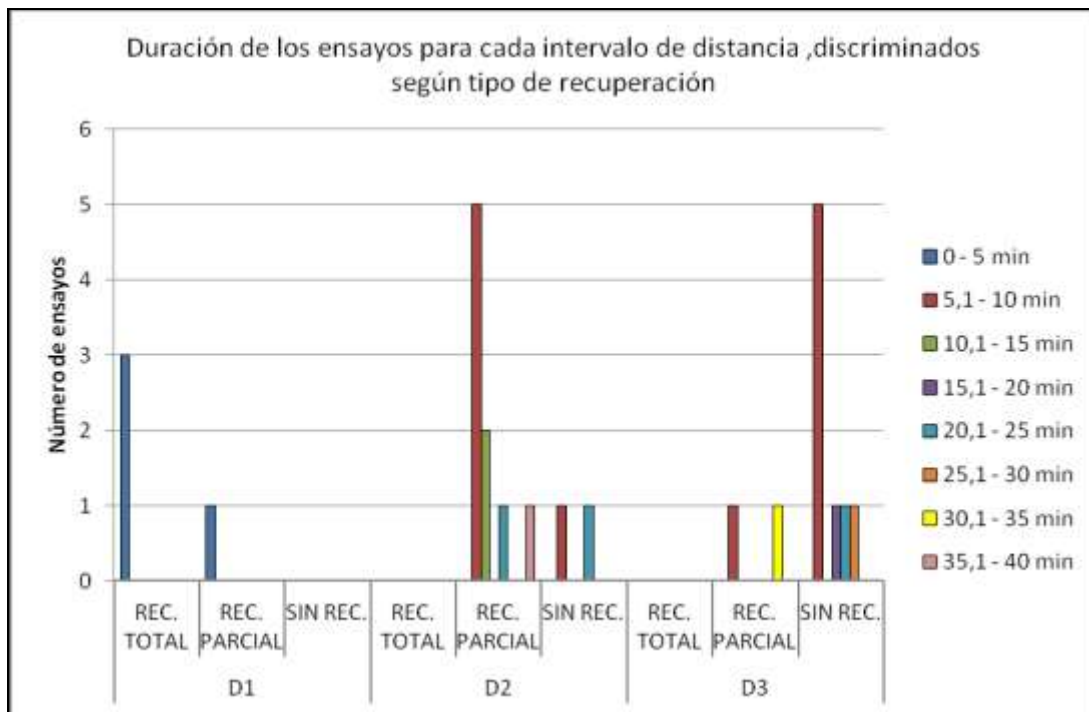


Figura 4.11. Distribución de la duración de los ensayos, agrupados en intervalos cada 5 minutos vs la distancia de presentación vs la proporción de recompensas recuperadas.

A la distancia D3 (N=10), la duración de los ensayos fue entre 10 y 35 minutos. Se registraron ensayos con recuperación parcial de recompensas (N=2) y el corte se estableció cuando los sujetos dejaron de realizar secuencias dirigidas a objetos en el lugar y abandonaron el área experimental. Hubo ensayos (N=3) en que los individuos se acercaron al sector de experimentación y realizaron intentos sin recuperar recompensas. Fueron interrumpidos cuando todos los individuos habían abandonado el área experimental. En el resto (N=5) no se registró actividad en el área experimental. No hubo acercamiento a la zona de presentación y todos se interrumpieron a los 10 minutos de haberse iniciado el experimento.

4.3.8 Síntesis de resultados de la fase preliminar

A continuación, se resumen los resultados preliminares (Tabla 4.1).

Datos registrados		Distancias de presentación		
		D1	D2	D3
Ensayos	Número total	4	11	10
Nivel de actividad	Con actividad	100%	82%	50%
	Sin actividad	-	18%	50%
Secuencias	Número total	22	69	35
Secuencias de actividad	IMA	-	3%	-
	MPA	100%	6%	-
	MPP	-	22%	60%
	UHA	-	7%	29%
	UHR	-	62%	11%
Ensayos con actividad	Con intentos	-	78%	100%
	Sin intentos	100%	22%	-
Intentos	Número total	-	22	31
Intentos	Con la mano	-	9%	-
	Con palos	-	91%	100%
Ensayos con recuperación	Solo con la mano	100%	-	-
	Solo con palo	-	64%	20%
	Con mano y con palo	-	18%	-
	Sin recuperación	-	18%	80%
Secuencias de uso de herramientas	Con recuperación	-	90%	29%
	Sin recuperación	-	10%	71%
Proporción de recuperación	Recuperados/presentados	83%	33%	8%
Ensayos	Promedio de duración	4 min	13 min	15 min

Tabla 4.1. Síntesis de resultados de la etapa experimental preliminar.

Este piloto, permitió obtener la información necesaria para diseñar los dos experimentos siguientes.

4.4. Discusión

Los sujetos lograron recuperar recompensas para las tres distancias, encontrándose una disminución en la proporción de ensayos con recuperación a medida que la presentación se alejaba del alambrado (en los siguientes experimentos, Zoológico de F. Varela, *Sapajus cay* y Parque Nacional Iguazú *Sapajus nigritus*, se midió la eficacia de recuperación mediante un índice que relacionó los ítems recuperados y los presentados en cada tratamiento).

En todos los ensayos a distancia D2 y D3, en que hubo interacciones con el área experimental, los individuos realizaron secuencias dirigidas a palos, ya sea de manipulación de objetos (MPP) o de uso de herramientas (UHA y UHR). A la distancia D1 (contra el alambrado), los sujetos no usaron herramientas en el área experimental; las recuperaciones las realizaron mediante contacto corporal directo (MPA) con los ítems alimentarios. Para las distancias que dificultaban o impedían el acceso directo (D2 y D3), se observaron solo cuatro episodios de recuperaciones directas con la mano MPA, distribuidos en dos ensayos ejecutados a la distancia D2. En el primero (N=3) la distancia fue de 0,25 m y permitía el contacto con la punta de los dedos. En el segundo (N=1) la distancia fue de 0,30 m y la recompensa había sido acercada mediante herramientas en un episodio anterior.

En las instancias en las que no era necesario recurrir a una herramienta para lograr el alcance (D1), no las usaron ni manipularon. No intentaron con la mano o con un objeto, para recuperar la recompensa sacaban la mano por el alambrado y directamente la tomaban. Del mismo modo, cuando fueron presentadas a la distancia D3, en ningún caso sacaron el brazo a través del alambrado extendiendo la mano en dirección a las recompensas. Directamente recurrían a una herramienta (MPP; UHA; UHR).

Las diferencias encontradas, al comparar las tres distancias, con respecto al número de ensayos con recuperación de recompensas, con interacciones en el área experimental y con intentos de recuperación, muestran un aumento en el nivel de dificultad al incrementarse la distancia de presentación. No obstante, la pequeña proporción de recuperaciones a distancia D3 evidencia la capacidad potencial de los sujetos para ajustar los patrones de uso de herramientas a distancias que exigen un mayor control de los movimientos.

En cuatro de los cinco ensayos sin interacción a la distancia D3, se registró la llegada de la camioneta de aprovisionamiento a las inmediaciones del recinto, minutos previos o al tiempo del inicio de estos cuatro ensayos. Esta variable contextual pudo estar influyendo en la falta de interés de los sujetos por las recompensas presentadas.

La definición de la secuencia de acción MPP en este estudio piloto excluyó las manipulaciones en que los palos no eran orientados hacia las recompensas. Para mejorar la sensibilidad del registro, en los siguientes experimentos (Zoológico de F. Varela, *Sapajus cay* y Parque Nacional Iguazú *Sapajus nigritus*) se redefinió MPP para incluir

manipulaciones de palos en el área experimental que no eran orientadas hacia los ítems alimentarios y se agregó IPA agrupando los intentos de recuperación de las recompensas mediante palos.

Para la elección de los intervalos de distancia se consideraron las posibilidades de alcance de los individuos, con el propósito de definir dentro de cada rango una única distancia representativa. Dado que en el intervalo D2, aún a 0,25 m se observó recuperación directa facilitada por el alcance con la mano, en los siguientes ensayos se consideró dificultar el acceso aumentando la distancia en 0,05 m. Con respecto al intervalo de distancia D3, se estableció como distancia, la que se mantuvo durante los dos ensayos en los que se observaron secuencias de recuperación (0,60 m). Entonces, las distancias que se definieron para la siguiente etapa experimental son:

D1: contra el alambrado. Distancia de acceso corporal directo.

D2: a 0,30 m del alambrado. Distancia a la que estirando los brazos alcanzarían el alimento con la punta de los dedos (dependiendo de longitud del brazo extendido).

D3: a 0,60 m del alambrado. Distancia que no permite contacto corporal directo.

Los ensayos en los que no se registró actividad en el área experimental (N=7) se interrumpieron, seis a los 10 minutos y uno a los 25 minutos de inactividad, para observar si el acercamiento de los individuos dependía del tiempo de espera. De acuerdo con estas observaciones preliminares, cuando los sujetos no se acercaban al área experimental en los primeros minutos previos a la presentación de recompensas, extender la duración de los ensayos no influía en la probabilidad de que interactúen. Aquellos ensayos en los que los monos se acercaron al área experimental, recuperando parte o ninguna de las recompensas, se interrumpieron en el momento en que el último individuo abandonaba el área o 5 minutos después de que se había alejado. Por tanto, se consideró necesario establecer un criterio de finalización para aplicar de manera sistemática en la etapa de experimentación formal. Teniendo en cuenta el tiempo que transcurría desde un último contacto con el área experimental, la presencia/ausencia de individuos y la presencia/ausencia de recompensas, un ensayo se consideró finalizado cuando durante 5 minutos no se registraban conductas dirigidas hacia las recompensas en el área experimental, o en el momento en que era recuperado el último ítem alimentario presentado.

La aplicación de este protocolo preliminar no interfirió con la rutina habitual de la institución ni de los sujetos de estudio.

El experimento se realizó en un contexto de libre elección, en el que el uso de herramientas no fue condición para obtener alimento, la situación experimental podía ser evitada y contaban con alimento disponible en el interior recinto. La presentación de las recompensas sobre el suelo dificultó evitar la interferencia de los individuos y ubicar los trozos de alimento en forma simultánea, esto también complicó el registro de los patrones de acción inmediatos. Además, resultó difícil mantener constante la extensión de la arena de operación y seguir la trayectoria de los trozos de alimento cuando eran movidos de su ubicación. Todo esto se tuvo en cuenta al momento de diseñar un aparato experimental práctico, transportable, sencillo de manipular y útil en la toma confiable de mediciones.



Capítulo 5

Estudios experimentales sobre conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos *Sapajus cay* en cautiverio

5.1 Introducción

A partir de los resultados obtenidos en la etapa descriptiva (Capítulo 3) y los de la fase experimental preliminar (Capítulo 4), se continuó la investigación sobre conductas dirigidas a objetos en monos capuchinos utilizando un experimento natural (Capítulo 4; Introducción) diseñado para *Sapajus cay* en cautiverio.

Dado que las secuencias de uso de herramientas en *S. cay* descritas en la bibliografía corresponden a observaciones de conductas espontáneas y no se han hecho estudios experimentales referidos a uso de herramientas en capuchinos de Argentina, el objetivo de esta investigación fue evaluar la respuesta de los monos capuchinos *S. cay* en cautiverio frente a un dispositivo experimental que presentaba un recurso alimentario cuya accesibilidad estaba restringida por la distancia.

Para ello se tuvieron en cuenta los siguientes objetivos específicos:

1. Estudiar la respuesta de monos capuchinos en un ambiente controlado (cautiverio) frente a un diseño experimental que propiciaba el uso de objetos.
2. Analizar las diferencias entre edades, sexos e individuales de monos capuchinos en cautiverio frente a una contingencia experimental.
3. Evaluar la influencia del contexto social en la manifestación de pautas de uso y manipulación de objetos de monos capuchinos en cautiverio.

5.2 Materiales y métodos

El diseño experimental para el cautiverio consistió en la presentación de una bandeja de madera con suministro alimentario. Se realizaron tres tratamientos: recompensas colocadas

a una de tres distancias del alambrado perimetral, y un control: presentación de la bandeja vacía. La variable independiente fue la presentación del dispositivo con la distancia/control asignada a cada ensayo, y las variables dependientes: la estructura y frecuencia de conductas en el área experimental y las interacciones entre los sujetos de estudio.

La investigación se llevo a cabo conforme a las reglamentaciones vigentes en los lugares de estudio. El dispositivo fue colocado por fuera de la jaula sin invadir el espacio físico disponible para los sujetos. Las rutinas diarias del zoológico (tareas de mantenimiento del recinto, aprovisionamiento de agua y comida, manipulación de los animales con fines médicos o de traslado temporal y asistencia de visitantes), se desarrollaban sin alteraciones. Los ítems alimentarios ofrecidos fueron provistos por la institución al comienzo de cada sesión y formaban parte de la dieta que tenían disponible en los comederos durante esa jornada. En ningún momento los observadores tomaron contacto físico con los monos o les dieron comida en forma directa. Todos los implementos utilizados, fueron retirados al finalizar cada sesión.

5.2.1 Sujetos y lugar de estudio

Este estudio se realizó con cinco monos capuchinos (*S. cay*) que se encontraban distribuidos en dos recintos, una jaula octogonal (Grupo 1) con tres individuos, un macho adulto (M), una hembra adulta (H) y una hembra juvenil (J) y en una jaula rectangular (Grupo 2) un macho adulto (M) y una hembra adulta (H) (descripción de los recintos en 3.2.1.1).

Los individuos estaban alojados en el Zoológico de Florencio Varela (Av. Tte. Gral. Perón 800, Florencio Varela, provincia de Buenos Aires) (ver apartado 3.2.1.1).

5.2.2 Diseño experimental

Se realizaron un total de 269 ensayos (Grupo 1: N= 212; Grupo 2: N= 57) distribuidos en 33 sesiones experimentales (Grupo 1: N= 25; Grupo 2: N= 8). El tiempo efectivo de observación experimental y registro fue de 76 horas distribuidas entre las 10.00 y las 17.00

horas, años 2011-2013. Las diferencias en el número de ensayos realizadas en cada grupo se debieron a la disponibilidad ofrecida por la institución.

Se utilizó un dispositivo de madera que consistía en una bandeja de 0,80 m de largo x 0,56 m de ancho con base de placa de tablero duro de fibras (Hardboard) con espesor de 0,0032 m, enmarcada lateralmente y en el extremo distal por listones de madera de pino de 0,02 m x 0,02 m, dejando libre el borde proximal para permitir el acceso de los individuos desde el alambrado. Una regla de 0,05 m de ancho se ajustaba transversalmente para mantener la posición de los ítems a la distancia de presentación seleccionada (Fig. 5.1).

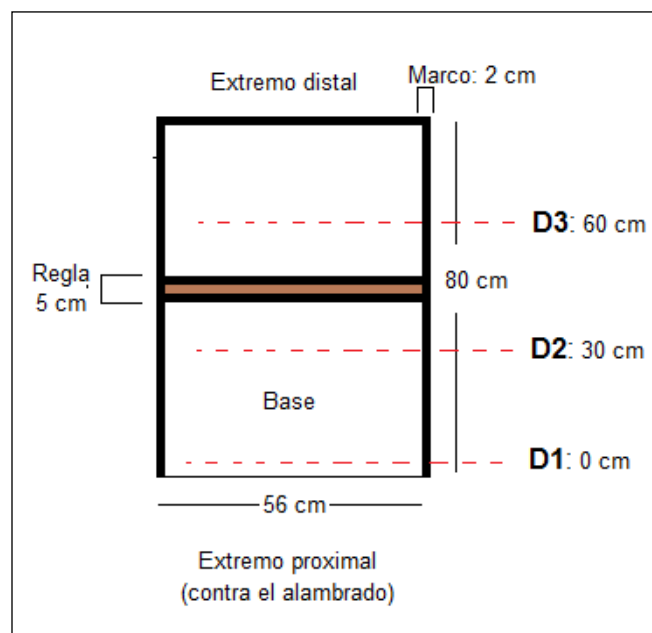


Figura 5.1. Esquema del dispositivo-bandeja con medidas.

Cada ensayo fue clasificado según el tipo de instancia experimental: a) control, b) tratamiento a una de tres distancias: D1, D2 o D3 (Fig. 5.2). Durante el control, la bandeja se presentaba contra el alambrado sin recompensas. Para el tratamiento, los ítems alimentarios se ubicaban a una de tres distancias del alambrado perimetral, D1: contra el alambrado (alineados en el borde proximal de la bandeja); D2: a 0,30 m y D3: a 0,60 m.



Figura 5.2. Dispositivo-bandeja durante una instancia control (izquierda) y con presentación de recompensas a distancia D2 (derecha).

La elección de las distancias se hizo en función de las posibilidades de alcance de los individuos: D1 permitía el acceso corporal directo a las recompensas; D2 permitía el alcance con la punta de los dedos (dependiendo de la longitud del brazo) y D3 quedaban fuera de alcance. Se definió como *área experimental* al sector, en el interior del recinto, a una distancia menor o igual a un metro del alambrado y que quedaba frente al dispositivo experimental.

Se ofrecieron 18 diferentes tipos de alimento, alineados por delante de la regla: manzana, banana, naranja, mandarina, frutilla, zanahoria cruda y hervida, quinoto, pomelo, menudos de pollo, zapallo hervido, pera, tomate, zapallito, nuez, huevo, piña, maní y níspero. El alimento presentado en cada ensayo no fue definido por el investigador, dependía de la dieta diaria prevista por la institución y los ítems alimentarios eran provistos por el zoológico. Los monos tenían libre acceso a los comederos que contenían los mismos alimentos que se ofrecían como recompensas en la bandeja experimental.

En la jaula octogonal, la bandeja se presentó en el sector (S2) (Fig. 3.7), se caló un rectángulo en la defensa a nivel del suelo para poder acercarla y retirarla. En la jaula rectangular, la bandeja se ubicó en el sector L2 (Fig. 3.5).

5.2.3 Técnicas de observación y sistemas de registro

Las observaciones experimentales (Klimovsky, 1997), se realizaron a ojo descubierto y se usaron las técnicas: animal focal, grupo focal y muestreo de ocurrencia de pautas (Altmann, 1974). El tiempo se midió con beeper o cronómetro y se registró en forma continua (Martin y Bateson, 1986), mediante notas, fotografías (Kodak EasyShare C533-5,0 MP), dibujos y filmaciones (JVC HD Everio GZ-HM30, Zoom 40x) (Lenher, 1979).

Para cada ensayo se registró: horario de inicio y finalización, tipo de ensayo (tratamiento o control), presencia/ausencia y tipo de actividad en el área experimental e interacciones entre los monos.

Para los tratamientos además se registró: la distancia de presentación de las recompensas (D1/D2/D3), el número de recompensas colocadas sobre la bandeja, el tipo de alimento presentado y los patrones dirigidos hacia las recompensas (estructura de la secuencia de acción, identidad de los actores, interacción o no con otros individuos, destino final del alimento, si involucraba el uso la manipulación de objetos consignando el tipo de objeto y el número de intentos de recuperación).

Cada ensayo se consideró finalizado en el momento en que la última recompensa era ingresada al recinto o cuando transcurridos cinco minutos de la presentación no se había registrado actividad en el área experimental.

El orden de las distancias de presentación e instancia control fueron al azar. Para esto se utilizó una caja con bolillas de telgopor y cada una tenía anotada una distancia: D1, D2 o D3 o C (control). Antes de cada ensayo se realizaba un sorteo con reposición.

5.2.4 Actividad por ensayo

El nivel de actividad se clasificó en dos categorías.

a. Sin actividad: ensayos en que los individuos no dirigieron patrones conductuales en el área experimental hacia objetos, el dispositivo bandeja o las recompensas.

b. Con actividad: ensayos en que los individuos estuvieron presentes en el área experimental y dirigieron patrones motores hacia objetos, hacia las recompensas y/o el dispositivo. Se registraron secuencias IMA, IPA, MPA, MPP, UHA, UHR y/o MPD (descriptas en 4.2 y en 5.2 ítem 5).

5.2.5 Codificación de secuencias de acción en el área experimental

Se elaboró un código operativo que diferenció siete categorías de secuencias dirigidas hacia las recompensas, dispositivo u objetos presentes en el área experimental. La clasificación de los patrones de acción registrados durante los ensayos fue estructurada según esta codificación.

La descripción de las secuencias consta en el apartado 4.2, solo se aclaran las variaciones relacionadas con el diseño y se describen las nuevas categorías observadas.

1. IMA: intentos con la mano.
2. IPA: intentos con palo. Secuencias de movimientos dirigidos hacia las recompensas que consisten en sacar un palo a través del alambrado, y sosteniéndolo, realizar movimientos en dirección a los ítems alimentarios, ya sea manteniéndolo suspendido o apoyando el extremo distal sobre la superficie del dispositivo. No existe contacto con las recompensas.
3. MPA: manipulación directa de la recompensa.
4. MPP: manipulación de palos/objetos. Secuencias dirigidas hacia objetos presentes en el área experimental: sostener, transportar, sacar/ingresar por el alambrado, introducir/sacar del bebedero, hacer palanca, golpear, mordisquear o martillar, los objetos no son orientados hacia las recompensas; incluye secuencias en que los individuos sacan el palo/objeto por el alambrado y, sin realizar ningún movimiento de orientación, lo dejan caer. En esta secuencia no existe contacto con los ítems alimentarios.
5. UHA: uso de herramientas sin recuperación de la recompensa.
6. UHR: uso de herramientas con recuperación de recompensa.
 - DOBUHR: doble uso de herramientas. Variante que se distinguió dentro de UHR, en la que los individuos contactan, desplazan, acercan e ingresan simultáneamente dos recompensas. La distinción de este patrón se basó en el número de objetos recuperados y no en diferencias en cuanto a la técnica de ejecución comparándolo con secuencias en las que se recuperaba un solo objeto.
7. MPD: manipulación del dispositivo experimental. Secuencias de contacto con la bandeja en las que los sujetos le dirigen conducta (la bandeja es el objeto de su comportamiento). Incluye acciones como: balancear, desprender la regla, golpear con la

punta de los dedos, impactar, levantar usando la mano o usando un palo para hacer palanca, pasar la mano, sacudir y trasladar.

De acuerdo a las acciones inmediatas posteriores, las secuencias MPD, en los ensayos con aprovisionamiento de comida (D1, D2 y D3) se agruparon en dos tipos:

MPD - Tipo 1: Luego de la manipulación del dispositivo, el sujeto recuperó recompensas.

MPD - Tipo 2: Luego de la manipulación del dispositivo, el sujeto ejecutó un comportamiento que no finalizó con la recuperación de ítems alimentarios (intentos con la mano (IMA), intentos con palos (IPA), dirigir mirada hacia las recompensas, interferir a otros individuos, alejarse o cambiar de actividad).

5.2.6 Codificación de de interferencias

Se distinguieron como interferencias a todas las instancias en que las acciones realizadas por un individuo/sujeto focal eran obstaculizadas por otro. El receptor de la interferencia debía estar presente en el área experimental, y podía estar realizando tanto secuencias: IMA, IPA o UHA, como otras actividades que no implicasen dirigir conductas hacia las recompensas (MPD, MPP, comiendo, parado, sentado o desplazándose).

Las interferencias se clasificaron en tres categorías:

1. Suplantación. Un individuo (A) se consideraba suplantado por otro individuo (B) cuando ante la llegada de (B), el sujeto focal cambiaba de actividad o abandonaba el área experimental. No se observó que (B) dirigiera conducta hacia (A).

2. Expulsión. Un individuo (A) se consideraba expulsado por otro individuo (B) cuando abandonaba el área experimental o cambiaba de actividad en respuesta a conductas agonísticas (sin contacto físico) que le dirigía (B): se le abalanzaba (B se desplazaba en dirección a A emitiendo vocalizaciones y/o mostrándole los dientes, y se detenía cuando A abandonaba el área), lo perseguía (B seguía a A mientras este último huía, B podía emitir vocalizaciones y mostrar los dientes o no y la agresión continuaba aún después de que A se alejara del área) o lo amenazaba (B permanecía en un lugar mostrando los dientes y dirigiendo vocalizaciones hacia A, hasta que A se alejaba del área) .

3. Interrupción. Un individuo (A) se consideraba interrumpido por otro individuo (B) cuando (B) obstruía la secuencia de movimientos que el sujeto focal estaba realizando frente al dispositivo o le bloqueaba su acceso: lo empujaba (B apoyaba una o las dos manos sobre el cuerpo de A con los brazos flexionados, luego extendía los brazos y lo alejaba de su ubicación), se interponía (B pasaba por delante de A y quedaba ubicado entre este y el dispositivo), lo tomaba del brazo (B agarraba a A por el brazo y tiraba hacia sí o hacia abajo alejándolo del dispositivo), le robaba la herramienta (B dirigía la mano hacia el palo que sostenía A, lo tomaba y tiraba hacia sí, al tiempo que A lo soltaba) o le robaba la recompensa (B dirigía la mano y tomaba una recompensa que A había acercado o estaba sosteniendo) .

Entonces, (B) dirigía conducta hacia (A) y establecía contacto físico con el sujeto interrumpido o con algún objeto que este sostenía, (A) interrumpía su actividad o abandonaba el área experimental.

5.2.7 Índices de pérdida y de logro

Para el cálculo de la proporción de recompensas perdidas y recuperadas *vs* el total de secuencias dirigidas hacia las recompensas, se construyeron índices de pérdida y de logro con la siguiente fórmula:

$$IP \text{ (índice de pérdida total)} = (N_{ps/i} + N_{pc/i}) / (N_{ps/i} + N_{pc/i} + N_{rt})$$

$$IPi \text{ (índice de pérdida por interferencia)} = (N_{pc/i}) / (N_{ps/i} + N_{pc/i} + N_{rt})$$

$$IPp \text{ (índice de pérdida propia)} = (N_{ps/i}) / (N_{ps/i} + N_{pc/i} + N_{rt})$$

$$IL \text{ (índice de logro)} = (N_{rt}) / (N_{ps/i} + N_{pc/i} + N_{rt})$$

Siendo,

$N_{ps/i}$: número de pérdidas sin interferencia (secuencias dirigidas a las recompensas en las que el operador sin ser interferido no logró el ingreso de la recompensa)

$N_{pc/i}$: número de pérdidas con interferencia (secuencias dirigidas a las recompensas en las que el operador al ser interferido no logró el ingreso de la recompensa)

$N_{ps/i} + N_{pc/i}$: número de pérdidas totales (total de secuencias dirigidas hacia las recompensas que no finalizaron con recuperación)

N_{rt} : número de logros (total de secuencias dirigidas a las recompensas en las que el operador finalizó con la recuperación de la recompensa)

5.2.8 Niveles de recuperación

Se definieron tres niveles de recuperación de acuerdo a las recompensas que habían sido ingresadas al recinto durante cada ensayo.

- *Recuperación total* (RT): al finalizar el ensayo todas las recompensas presentadas fueron tomadas e ingresadas al recinto.
- *Recuperación parcial* (RP): al finalizar el ensayo la cantidad de recompensas tomadas e ingresadas al recinto es menor al total de recompensas presentadas.
- *Sin recuperación* (SR): al finalizar el ensayo todas las recompensas permanecían fuera del recinto.

5.2.9 Eficacia de recuperación

Para el cálculo de eficacia de recuperación (ER) se aplicó la fórmula: $ER = \text{total recuperados} / \text{total ofrecidos}$. Siendo que, el total de recuperados corresponde al número total de recompensas que tomaron del dispositivo e ingresaron al recinto y el total de ofrecidos consiste en el total de ítems alimentarios que se les presentaron sobre la bandeja al inicio de los ensayos.

5.2.10 Análisis estadístico

a) Presencia-ausencia de cada secuencia según grupo (G1/G2) entre instancias (C/D1/D2/D3) (Tabla 5.2).

La presencia/ausencia de cada secuencia (IMA/IPA/MPA/MPD/MPP/UHA/UHR) se comparó estadísticamente entre las cuatro instancias (niveles C/D1/D2/D3), estratificando por grupo de individuos (G1/G2), mediante la prueba de Chi cuadrado. El nivel de significación elegido fue $p < 0,05$.

b) Secuencias de actividad según grupo en función de la instancia e identidad de los individuos (Tablas 5.3 a 5.9).

El ajuste de la distribución de la frecuencia de las secuencias a la distribución normal se evaluó mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y la homocedasticidad de varianzas mediante la prueba de Levene, encontrando ausencia de ajuste ($p < 0,05$). Para validar dichos supuestos se utilizó una transformación de la variable respuesta (frecuencia absoluta) a la raíz cuadrada y se procedió a comparar a través de un ANOVA multivariado, con dos variables factor: instancia (niveles C/D1/D2/D3) e identidad (niveles macho/hembra/hembra juvenil). Todos los ANOVAs se estratificaron por tipo de secuencia (IMA/IPA/MPA/MPD/MPP/UHA/UHR) y grupo de individuos (G1/G2). Como prueba post hoc se utilizó la prueba de Tukey. El nivel de significación elegido fue $p < 0,05$.

c) Presencia-ausencia de cada recuperación según grupo (G1/G2) entre instancias (D1/D2/D3) (Tabla 5.10).

La presencia/ausencia de cada recuperación (RT/RP /SR) se comparó estadísticamente entre las instancias (niveles D1/D2/D3), estratificando por grupo de individuos (G1/G2), mediante la prueba de Chi cuadrado. El nivel de significación elegido fue $p < 0,05$.

d) Eficacia de recuperación porcentual (ER%) según grupo (G1/G2) entre instancias (D1/D2/D3) y Eficacia de recuperación porcentual (ER%) según grupo (G1/G2) entre instancias (D1/D2/D3) y combinaciones de individuos (M/H/J) (Tablas 5.10 y 5.11).

La eficacia de recuperación porcentual (ER%) se calculó para el total de ensayos como:
$$ER\% = (\text{total recuperados} / \text{total ofrecidos}) * 100.$$

Fueron excluidos aquellos casos en los que no se registró recuperación alguna debido a que ningún individuo participó del experimento.

Posteriormente se procedió a comparar la ER% entre las tres instancias (D1/D2/D3) y la composición de individuos (M/H/J) a través de ANOVA multivariado. Se realizó una transformación al Arcoseno de la variable respuesta (ER). Todos los ANOVAs se estratificaron por grupo de individuos (G1/G2). Como prueba post hoc se utilizó la prueba de Tukey. El nivel de significación elegido fue $p < 0,05$.

5.3 Resultados

5.3.1 Presencia/ausencia de actividad en el área experimental

Se evaluó la proporción de ensayos con actividad vs sin actividad en el área de experimentación y se encontró que sobre un total de 269 ensayos (G1+G2), el porcentaje con actividad fue del 96% y sin actividad el 4% (Tabla 5.1).

- i. A partir de las frecuencias absolutas se calculó la frecuencia porcentual de actividad general (G1+G2) discriminada por cada instancia de presentación.

	Con actividad	Sin actividad
C (N= 53)	45	8
D1 (N= 74)	74	0
D2 (N= 82)	82	0
D3 (N= 60)	57	3
Total	258	11

Tabla 5.1. Número de ensayos según presencia/ausencia de actividad discriminado por instancia (C: control, D1: contra el alambrado, D2: 0,3 m del alambrado y D3: 0,6 m del alambrado).

Las dos instancias experimentales en las que se registraron ensayos sin actividad en el área experimental fueron el control (15% de los ensayos) y la distancia D3 (5% de los ensayos) (Fig. 5.3).

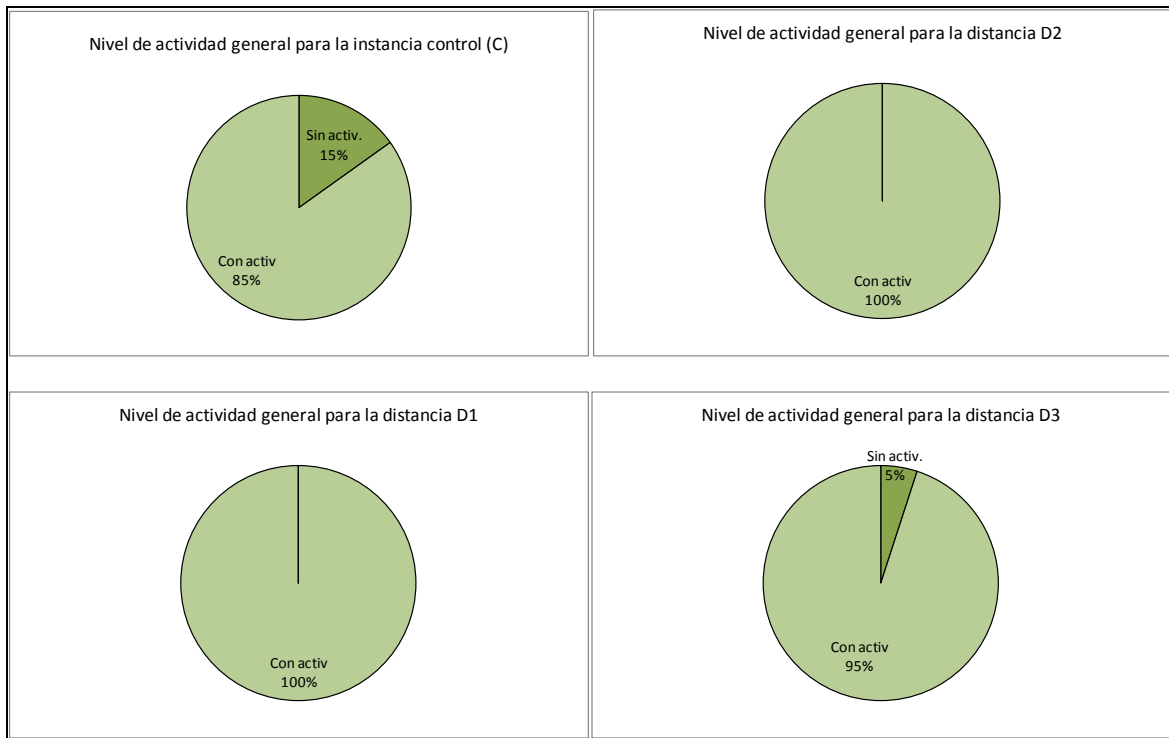


Figura 5.3. Frecuencias porcentuales del nivel de actividad (G1 + G2) para cada instancia (N= 269). C: control (N=53); D1: contra el alambrado(N=74); D2: a 0,30 m del alambrado (N=82); D3: a 0,60 m del alambrado (N=60).

ii. Se calculó la frecuencia porcentual de actividad en cada grupo (G1 y G2).

El porcentaje total de ensayos con actividad fue 97% para el G1 (N=212) y 93% para el G2 (N=57). En ambos grupos (G1 y G2), para todos los ensayos realizados a distancias D1 y D2 los individuos realizaron secuencias de comportamiento en el área experimental. A distancia D3 el nivel de actividad disminuyó (G1= 98% y G2= 86%) encontrándose que el menor porcentaje se registró para la instancia Control (G1= 85% y G2= 83%) (Fig. 5.4 y 5.5).

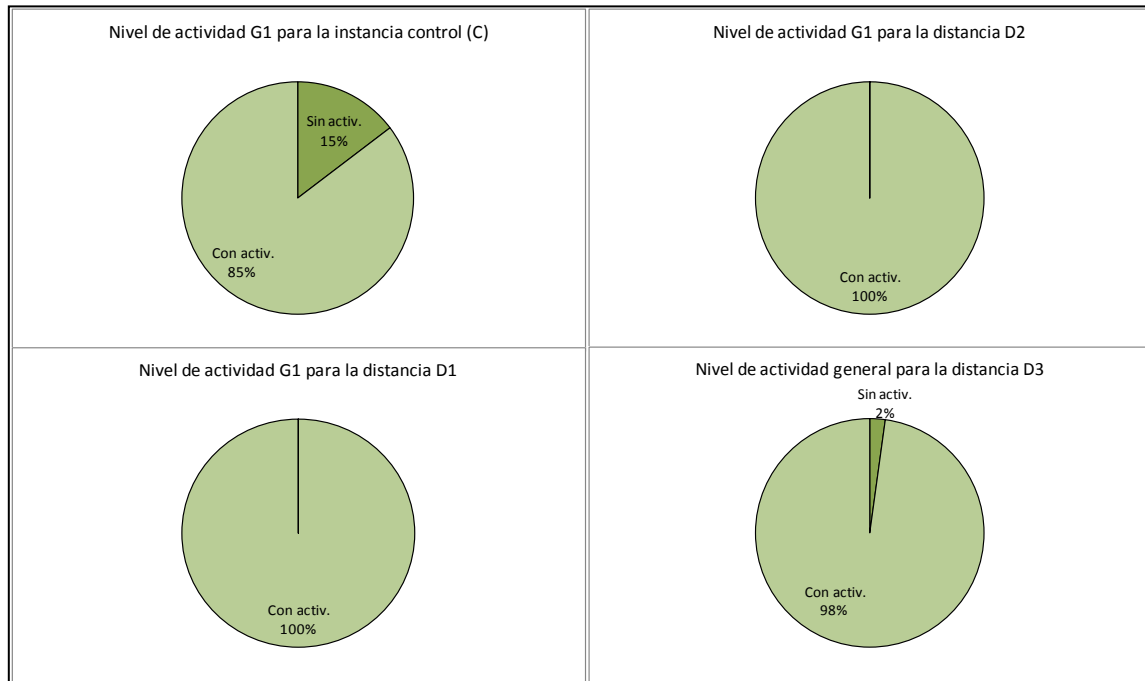


Figura 5.4. Nivel de actividad por ensayo del Grupo 1 (G1) para cada instancia (N= 212). C: control (N=41); D1: contra el alambrado (N=63); D2: a 0,30 m del alambrado (N=62); D3: a 0,60 m del alambrado (N=46).

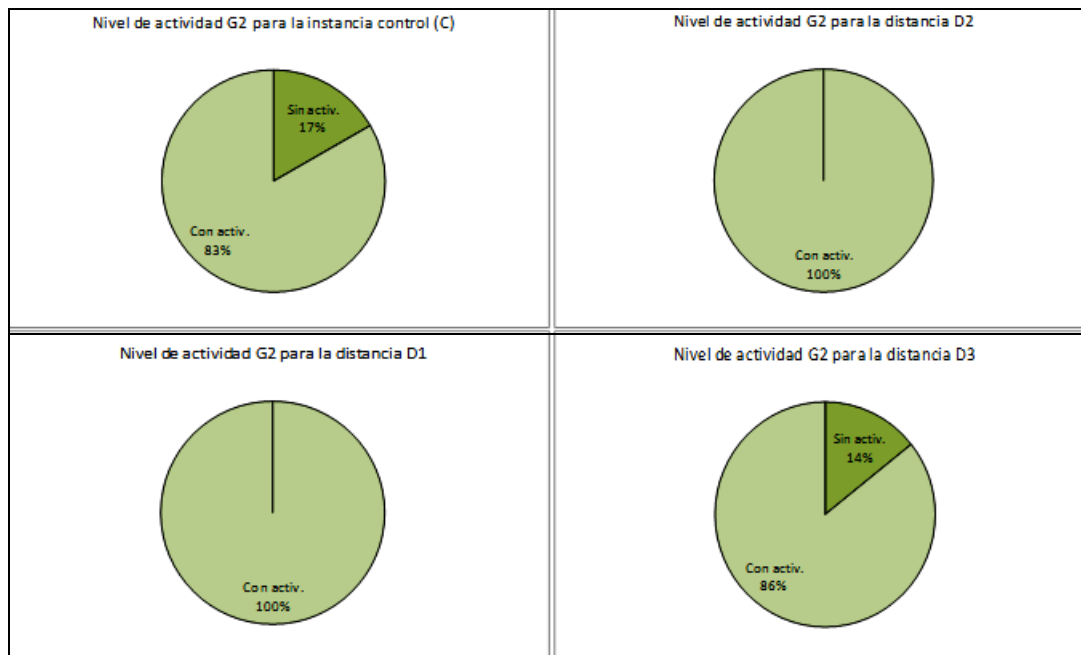


Figura 5.5. Nivel de actividad del G2 para cada instancia (N= 57). C: control (N=12); D1: contra el alambrado (N=11); D2: a 0,30 m del alambrado (N=20); D3: a 0,60 m del alambrado (N=14).

5.3.2 Secuencias de comportamiento realizadas en el área experimental

- i. Se analizó la presencia/ausencia (registro 1/0) de los siete tipos de secuencias de actividad para el total de ensayos (G1+G2) con actividad (N=258) (Fig. 5.6 y 5.7).

Durante la instancia control (N=45) se registraron ensayos con presencia de secuencias de manipulación de palos y de manipulaciones del dispositivo.

A la distancia D1 (N=74) se registraron ensayos con presencia de secuencias de intentos con la mano, toma directa del alimento con la mano, manipulación de palos y manipulación del dispositivo.

A las distancias D2 (N=82) y D3 (N=57), hubo ensayos con presencia de intentos con la mano, intentos con palo, toma directa de alimento con la mano, manipulación de palos, uso de herramientas sin recuperación de recompensas, obtención de recompensas mediante herramientas y manipulaciones del dispositivo experimental.



Figura 5.6. Secuencia de UHR (uso de herramientas con recuperación de recompensas) a distancia D3.

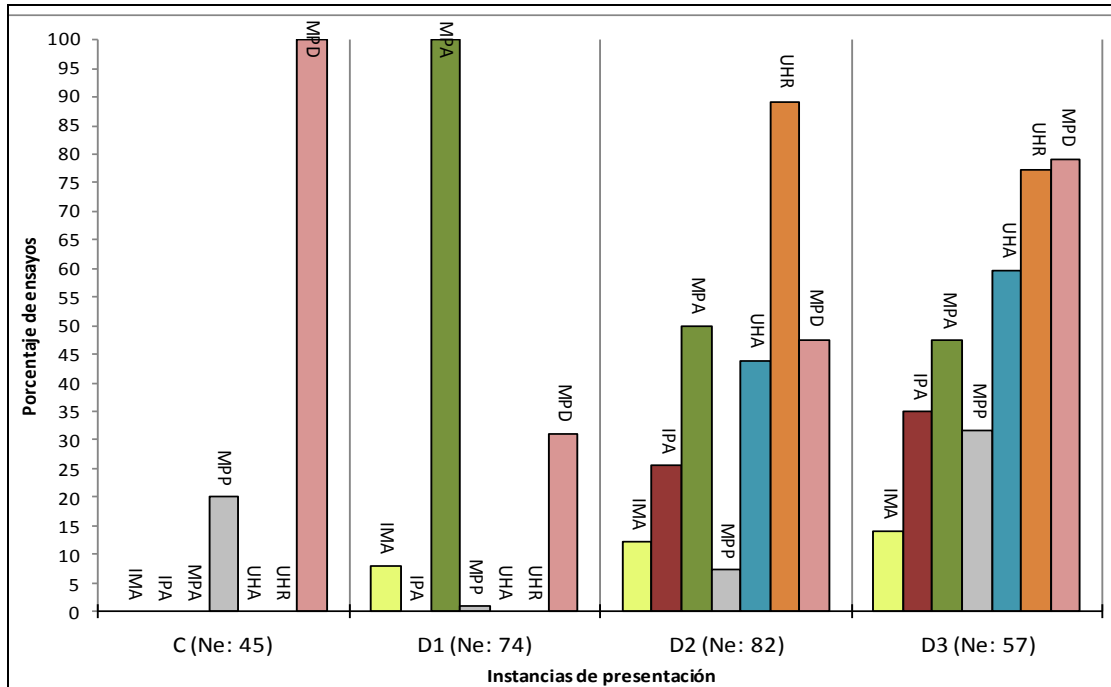


Figura 5.7. Frecuencia porcentual del registro 1/0 de ocurrencia de *secuencias de acción* (G1+G2) por ensayo para cada instancia. C: control (N=45); D1: recompensas contra el alambrado (N=74); D2: recompensas a 0,30m del alambrado (N=82); D3: recompensas a 0,60m del alambrado (N=57). 1. IMA: intentos con la mano; 2. IPA: intentos con palo; 3. MPA: manipulación directa de la recompensa; 4.MPP: manipulación de palos/objetos; 5.UHA: uso de herramientas sin recuperación de la recompensa; 6.UHR: uso de herramientas con recuperación de recompensa; 7.MPD: manipulación del dispositivo experimental.

- ii. Se realizó la comparación entre grupos (G1 y G2) para la presencia/ausencia de patrones en las diferentes instancias por ensayo (registro 1/0) (Fig. 5.8).

Durante la instancia control (C) ambos grupos (G1 y G2) registraron el mismo porcentaje de ensayos con presencia de manipulación de palos (20%) y también de ensayos con manipulación del dispositivo (100%).

A la distancia D1 en todos los ensayos de los dos grupos (G1 y G2) se registró toma directa de alimento con la mano y además en el G1 hubo ensayos con presencia de intentos con la mano (10%), manipulación de palos (2%) y manipulación del dispositivo (37%).

A las distancias D2 y D3 se registró la presencia de las siete secuencias de acción codificadas.

En ambas distancias, el G1 tuvo un mayor porcentaje de ensayos en los que usaron herramientas con recuperación recompensas (D2=97% y D3=93%) que el G2 (D2=65% y D3=17%). El G2 tuvo mayor porcentaje de ensayos con presencia de secuencias de intentos con la mano (D2=25% y D3=33%), con palo (D2=50% y D3=42%) y manipulaciones del dispositivo (D2=75% y D3=92%) que los registrados para el G1 (IMA: D2=8% y D3=9%; IPA: D2=18% y D3=33%; MPD: D2=39% y D3=76%).

Para la distancia D2 ambos grupos registraron el mismo porcentaje de ensayos con presencia de toma directa de alimento con la mano (50%) y el G2 tuvo un mayor porcentaje de ensayos con manipulación de palos (10%) y uso de herramientas sin recuperación (45%) que el G1 (MPP= 6% y UHA= 44%).

A distancia D3 el G1 tuvo mayor porcentaje de ensayos con toma directa de alimento con la mano (51%), manipulación de palos (36%) y uso de herramientas sin recuperación de recompensa (69%) que los registrados para el G2 (MPA= 33%, MPP= 17% y UHA=25%).

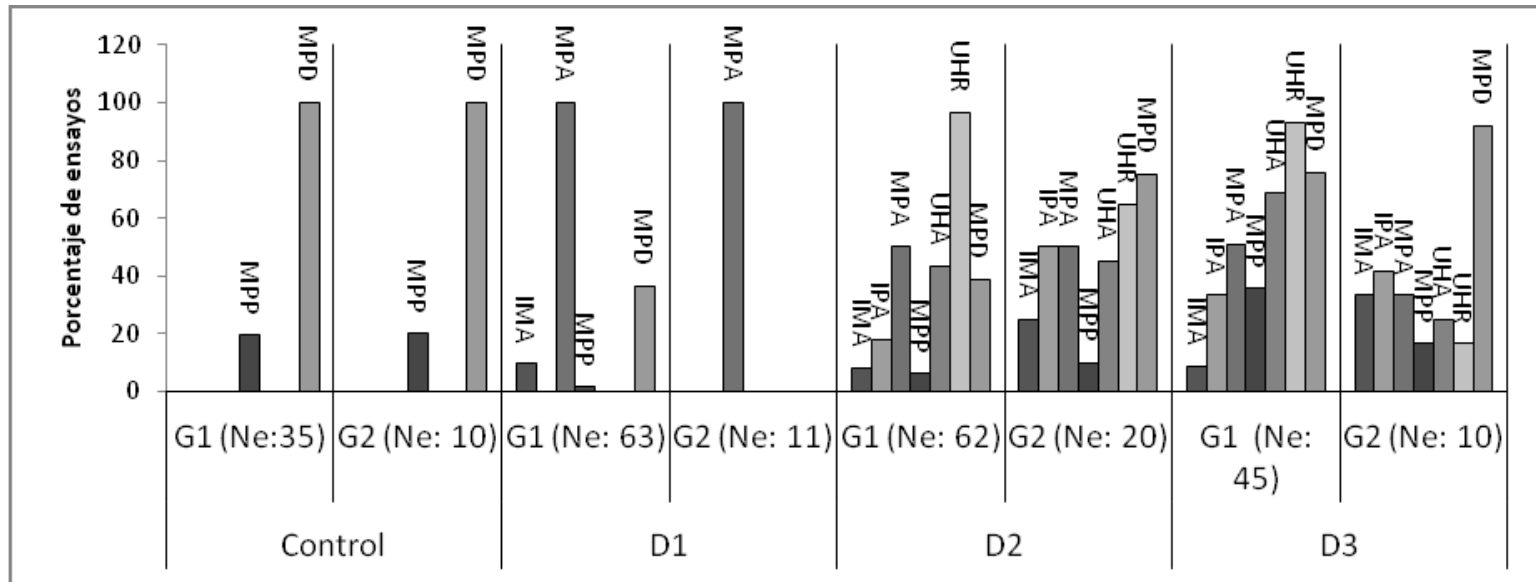


Figura 5.8. Frecuencia porcentual del registro 1/0 de ocurrencia de *secuencias dirigidas hacia las recompensas/dispositivo*. Ne: número total de ensayos con actividad, para cada grupo (G1: grupo 1; G2: grupo 2) en cada instancia (C: control; D1: recompensas contra el alambrado; D2: recompensas a 0,30m del alambrado; D3: recompensas a 0,60m del alambrado). IMA: intentos con la mano; IPA: intentos con palo; MPA: manipulación directa de la recompensa; MPP: manipulación de palos/objetos; UHA: uso de herramientas sin recuperación de la recompensa; UHR: uso de herramientas con recuperación de recompensa; MPD: manipulación del dispositivo experimental.

- iii. La presencia/ausencia de cada secuencia (IMA, IPA, MPA, MPD, MPP, UHA y UHR) obtenida mediante registro 1/0 del total de ensayos con actividad (N=258), se comparó estadísticamente entre las cuatro instancias (C, D1, D2 y D3), para cada grupo de individuos (G1 y G2) mediante la prueba de Chi cuadrado (nivel de significación $p < 0,05$) (Tabla 5.2).

Los monos capuchinos manipularon la bandeja durante las cuatro instancias pero solo se encontraron diferencias significativas para la presencia de MPD en la instancia Control de ambos grupos, G1: $X^2=36,24$, $p = < 0,0001$; G2: $X^2=23,04$, $p = < 0,0001$.

En los ensayos realizados a la distancia D1 se encontraron diferencias estadísticamente significativas para la presencia de MPA (recuperación de recompensas directamente con la mano) en ambos grupos, G1: $X^2=102,50$, $p = < 0,0001$; G2: $X^2=25,09$, $p = < 0,0001$.

Para la distancia D2, la presencia de UHR (uso de herramientas con recuperación de recompensas) fue estadísticamente significativa para ambos grupos (G1: $X^2=189,62$, $p = < 0,0001$; G2: $X^2=24,69$, $p = < 0,0001$) y para el G2 fue también significativa la presencia de las secuencias IPA (intentos con palo) y UHA (uso de herramientas sin lograr recuperar el ítem) (IPA $X^2=14,64$, $p = 0,0022$ y UHA $X^2=15,21$, $p = 0,0016$).



Figura 5.9. Secuencia de IMA (intento con la mano) a distancia D2.

Secuencia	Grupo		C	D1	D2	D3	Total	Chi-cuadrado	valor-p
IMA	G1	Ausencias	41	57	57	42	197	3,97	p=0,2645
		Presencias	0 (0,0)	6 (9,52)	5 (8,06)	4 (8,70)	15 (7,08)		
	G2	Ausencias	12	11	15	10	48	7,31	p=0,0627
		Presencias	0 (0,0)	0 (0,0)	5 (25,0)	4 (28,57)	9 (15,79)		
IPA	G1	Ausencias	41	63	51	30	185	36,69	p<0,0001
		Presencias	0 (0,0)	0 (0,0)	11 (17,74)	16 (34,78)	27 (12,74)		
	G2	Ausencias	12	11	10	9	42	14,64	p=0,0022
		Presencias	0 (0,0)	0 (0,0)	10 (50,0)	5 (35,71)	15 (26,32)		
MPA	G1	Ausencias	41	0	30	22	93	102,50	p<0,0001
		Presencias	0 (0,0)	63 (100)	32 (51,61)	24 (52,17)	119 (56,13)		
	G2	Ausencias	12	0	10	10	32	25,09	p<0,0001
		Presencias	0 (0,0)	11 (100)	10 (50,0)	4 (28,57)	25 (43,86)		
MPD	G1	Ausencias	6	40	37	13	96	36,24	p<0,0001
		Presencias	35 (85,37)	23 (36,51)	24 (39,34)	35 (72,92)	117 (54,93)		
	G2	Ausencias	2	11	5	3	21	23,04	p<0,0001
		Presencias	10 (83,33)	0 (0,0)	15 (75,0)	10 (76,92)	35 (62,50)		
MPP	G1	Ausencias	34	62	59	31	186	28,43	p<0,0001
		Presencias	7 (17,07)	1 (1,59)	3 (4,84)	15 (32,61)	26 (12,26)		
	G2	Ausencias	10	11	18	12	51	1,99	p=0,5744
		Presencias	2 (16,67)	0 (0,0)	2 (10,0)	2 (14,29)	6 (10,53)		
UHA	G1	Ausencias	41	63	35	15	154	84,44	p<0,0001
		Presencias	0 (0,0)	0 (0,0)	27 (43,55)	31 (67,39)	58 (27,36)		
	G2	Ausencias	12	11	10	11	44	15,21	p=0,0016
		Presencias	0	0	10 (50,0)	3 (21,43)	13 (22,81)		
UHR	G1	Ausencias	41	63	2	4	110	189,62	p<0,0001
		Presencias	0 (0,0)	0 (0,0)	60 (96,77)	42 (91,30)	102 (48,11)		
	G2	Ausencias	12	11	7	12	42	24,69	p<0,0001
		Presencias	0 (0,0)	0 (0,0)	13 (65,9)	2 (14,29)	15 (26,32)		

Referencias: un valor-p<0,05 indica diferencias estadísticamente significativas. En negrita se observan los mayores registros de presencias.

Tabla 5.2. Presencia-ausencia de cada secuencia según grupo (G1/G2) entre instancias (C/D1/D2/D3). Número de ensayos realizados para cada instancia. Grupo 1: Control N= 41, D1: N= 63, D2: N= 63 y D3: N= 46. Grupo 2: Control N= 12, D1: N= 11, D2: N= 20 y D3: N= 14. Entre paréntesis, el porcentaje de presencia/ausencia respecto al número total de ensayos por instancia.

A distancia D3 en el G1 se encontraron diferencias significativas para la presencia de IPA ($X^2=36,69$, $p= <0,0001$); MPP ($X^2=28,43$, $p= <0,0001$); UHA ($X^2=84,44$, $p= <0,0001$) y UHR ($X^2=189,62$, $p= <0,0001$). El G2 no presentó diferencias significativas para la presencia de ninguna de las secuencias a esta distancia. En cuanto a la presencia de

intentos con la mano (Fig. 5.9), no se encontraron diferencias significativas entre instancias para G1 o G2.

- iv. Se comparó la distribución de frecuencias (registro continuo de ocurrencia de pautas) de las siete secuencias (IMA, IPA, MPA, MPP, UHA, UHR y MPD) por instancia (C, D1, D2 y D3) para el total de ensayos (G1+G2) (Fig. 5.10).

Durante la instancia Control el 93% de las secuencias fueron dirigidas hacia el dispositivo, no obstante la ausencia de comida y con la posibilidad de obtenerla directamente del comedero; también manipularon palos en el área experimental.

En los ensayos a distancia D1, en el 87% de los casos los monos tomaron las recompensas directamente con la mano, pero si bien no había restricciones para el alcance directo, también manipularon la bandeja y realizaron intentos con la mano (Fig. 5.11).

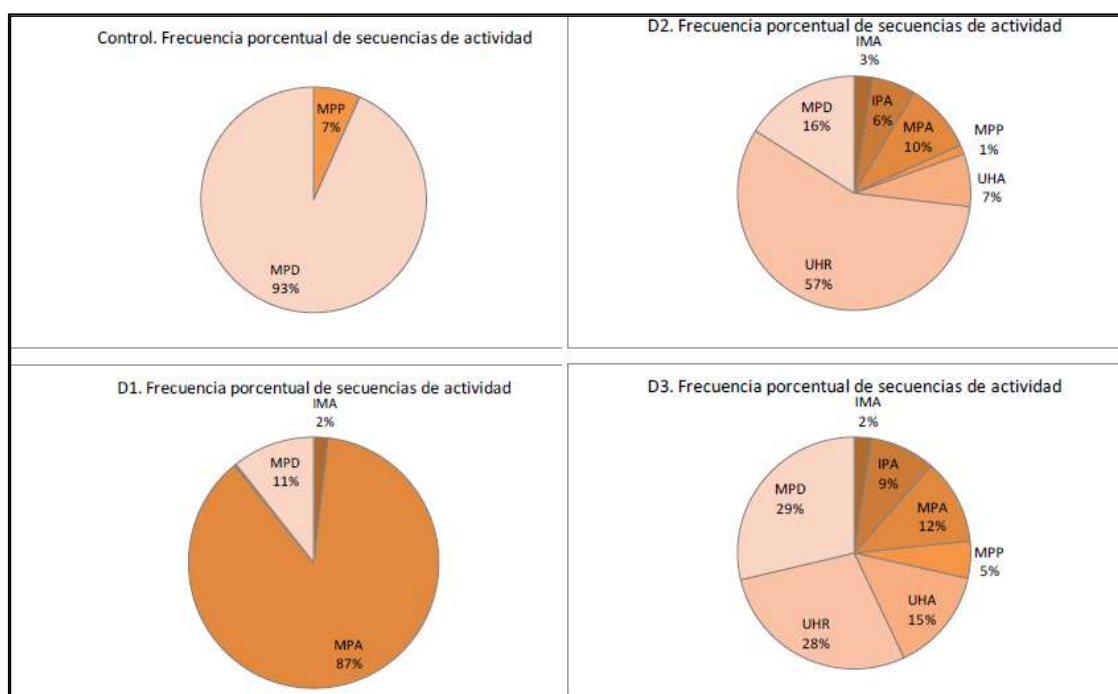


Figura 5.10. Frecuencia porcentual del registro continuo *secuencias de actividad* x instancia, para el total de ensayos (G1+ G2). C: control (N=149); D1: recompensas contra el alambrado (N=488); D2: recompensas a 0,30m del alambrado (N=629) y D3: recompensas a 0,60m del alambrado (N=505). IMA: intentos con la mano; IPA: intentos con palo; MPA: manipulación directa de la recompensa; MPP: manipulación de palos/objetos; UHA: uso de herramientas sin recuperación de la recompensa; UHR: uso de herramientas con recuperación de recompensa; MPD: manipulación del dispositivo experimental.

A las distancias D2 y D3 dirigieron secuencias hacia las recompensas (D2=83% y D3=66%), también manipularon el dispositivo y palos en el área experimental. A la distancia D2 el mayor porcentaje de secuencias (57%) fue de uso de herramientas con recuperación de recompensas (UHR) y a la distancia D3 aumentó el porcentaje de manipulaciones de la bandeja (MPD=29%) y disminuyó el porcentaje de recuperaciones mediante el uso de palos, UHR (28%).



Figura 5.11. Secuencia MPD (manipulación de la regla) a distancia D1

- v. Se evaluó si existían diferencias significativas en cuanto a la frecuencia de cada secuencia de acción (IMA, IPA, MPA, MPD, MPP, UHA y UHR) analizando cada grupo (G1 y G2) por separado (Tablas 5.3 a 5.9) y comparando mediante ANOVA de dos factores (Instancia e Identidad).

En el Grupo 2, no se encontraron diferencias significativas debidas a Instancia o Identidad para ninguna de las secuencias (Tablas 5.3 a 5.9).

En el Grupo 1, durante las cuatro instancias (C, D1, D2 y D3) el macho realizó significativamente mayor cantidad de manipulaciones de la bandeja (Razón-F=11,60, $p<0,0001$) que la hembra adulta y la hembra juvenil (Tabla 5.7).

A la distancia D1 el macho tuvo una diferencia significativa de tomas directas de recompensas con respecto a las hembras (Razón-F=37,28, $p<0,0001$), también la ubicación de los ítems alimentarios al alcance directo influyó en la mayor frecuencia de recuperaciones con la mano (Razón-F=35,31, $p<0,0001$); (Tabla 5.5).

A la distancia D2 se encontró un efecto significativo de los factores Instancia (Razón-F=9,44, $p=0,0027$) e Identidad (Razón-F=17,04, $p<0,0001$) para las secuencias de uso de herramientas con recuperación de recompensas; el macho realizó mayor cantidad de recuperaciones mediante este método que la hembra adulta y la hembra juvenil. A distancia D3 se encontró una diferencia significativa en la performance del macho (Razón-F=17,04, $p<0,0001$) para la recuperación de recompensas con herramientas con respecto a la hembra adulta, y no se registraron secuencias para la hembra juvenil (Tabla 5.6).

Para el uso de herramientas sin recuperación se observó un efecto significativo de la distancia a la que se presentaron las recompensas (Razón-F=6,86, $p=0,0111$); las secuencias se registraron para el macho y para la hembra adulta (Tabla 5.9).

No se encontraron diferencias significativas debidas a Instancia o Identidad para los intentos con la mano, intentos con palo y manipulaciones de palos (Tablas 5.3, 5.4 y 5.8, respectivamente).

Secuencia	Grupo	Instancia	Identidad	Registros	Media	D.E	Intervalo	Instancia		Identidad	
								Razón-F	valor-p	Razón-F	valor-p
IMA	G1	D1	H	4	1,50	1,0	1 - 3	0,07	p=0,9340	0,54	p=0,5935
			J	2	1,50	0,71	1 - 2				
		D2	H	2	2,0	1,41	1 - 3				
			J	1	1,0	0,0	-				
			M	2	1,0	0,0	-				
		D3	H	2	1,50	0,71	1 - 2				
	M		4	1,25	0,50	1 - 2					
	G2	D2	H	2	1,50	0,71	1 - 2	1,20	p=0,3096	0,001	p>0,9999
			M	4	1,50	1,0	1 - 3				
		D3	H	1	1,0	0,0	-				
M			3	1,0	0,0	-					

Referencias: J: hembra juvenil, H: hembra, M: macho, D.E: desvío estándar. Un valor-p \geq 0,05 indica ausencia de diferencias estadísticamente significativas.

Tabla 5.3. Secuencia IMA según grupo en función de la instancia e identidad de los individuos. La media se calculó como el cociente entre el número de veces que un individuo realizó una secuencia y el número de ensayos (registros) en que fue observada.

Secuencia	Grupo	Instancia	Identidad	Registros	Media	D.E	Intervalo	Instancia		Identidad	
								Razón-F	valor-p	Razón-F	valor-p
IPA	G1	D2	H	4	1,50	1,0	1 - 3	1,67	p=0,2077	0,38	p=0,5433
			M	7	1,14	0,38	1 - 2				
		D3	H	3	1,0	0,0	-				
			M	15	1,87	1,06	1 - 4				
	G2	D2	H	1	1,0	0,0	-	0,0038	p=0,9514	3,04	p=0,1015
			M	10	2,30	1,16	1 - 5				
		D3	H	2	1,0	0,0	-				
			M	5	2,60	1,82	1 - 5				

Referencias: H: hembra, M: macho, D.E: desvío estándar. Un valor-p \geq 0,05 indica ausencia de diferencias estadísticamente significativas.

Tabla 5.4. Secuencia IPA según grupo en función de la instancia e identidad de los individuos. La media se calculó como el cociente entre el número de veces que un individuo realizó una secuencia y el número de ensayos (registros) en que fue observada.

Secuencia	Grupo	Instancia	Identidad	Registros	Media	D.E	Intervalo	Instancia		Identidad					
								Razón-F	valor-p	Razón-F	valor-p				
MPA	G1	D1*	H	49	2,22	1,10	1 - 6	35,31	p<0,0001	37,28	p<0,0001				
			J	16	1,56	0,89	1 - 4								
			M*	62	4,13	1,54	1 - 8								
		D2	H	14	1,14	0,36	1 - 2								
			J	3	1,67	0,58	1 - 2								
			M	17	1,18	0,39	1 - 2								
		D3	H	5	1,20	0,45	1 - 2								
	J		1	1,0	0,0	-									
	M*		21	2,14	1,01	1 - 4									
	G2	D1	H	8	2,25	0,71	1 - 3					0,001	p>0,9999	0,001	p>0,9999
			M	11	1,82	0,75	1 - 3								
		D2	H	4	1,50	1,0	1 - 3								
			M	7	2,29	1,11	1 - 4								
D3		M	4	2,0	0,0	-									

Referencias: J: hembra juvenil, H: hembra, M: macho, D.E: desvío estándar. Un **valor-p<0,05** indica **diferencias estadísticamente significativas**.
* indica **valores significativamente mayores**.

Tabla 5.5. Secuencia MPA según grupo en función de la instancia e identidad de los individuos. La media se calculó como el cociente entre el número de veces que un individuo realizó una secuencia y el número de ensayos (registros) en que fue observada.

Secuencia	Grupo	Instancia	Identidad	Registros	Media	D.E	Intervalo	Instancia		Identidad					
								Razón-F	valor-p	Razón-F	valor-p				
UHR	G1	D2*	H	8	1,25	0,46	1 - 2	9,44	p=0,0027	17,04	p<0,0001				
			J	1	1,0	0,0	-								
			M*	60	4,55	1,42	1 - 7								
		D3	H	2	1,50	0,71	1 - 2								
	M*		42	3,24	1,97	1 - 8									
	G2	D2	H	1	1,0	0,0	-					3,59	p=0,0807	2,21	p=0,1612
			M	13	3,54	1,71	2 - 7								
D3		M	2	1,0	0,0	-									

Referencias: J: hembra juvenil, H: hembra, M: macho, D.E: desvío estándar. Un **valor-p<0,05** indica **diferencias estadísticamente significativas**.
* indica **valores significativamente mayores**.

Tabla 5.6. Secuencia UHR según grupo en función de la instancia e identidad de los individuos. La media se calculó como el cociente entre el número de veces que un individuo realizó una secuencia y el número de ensayos (registros) en que fue observada.

Secuencia	Grupo	Instancia	Identidad	Registros	Media	D.E	Intervalo	Instancia		Identidad	
								Razón-F	valor-p	Razón-F	valor-p
MPD	G1	C	H	10	1,50	0,53	1 - 2	2,22	p=0,0892	11,60	p<0,0001
			J	9	1,0	0,0	-				
			M*	34	2,65	1,07	1 - 5				
		D1	M*	23	2,26	1,84	1 - 7				
		D2	H	3	1,0	0,0	-				
			J	4	1,25	0,50	1 - 2				
			M*	20	2,10	1,07	1 - 4				
		D3	H	3	1,0	0,0	-				
			J	3	1,0	0,0	-				
	M*		33	3,03	2,02	1 - 9					
	G2	C	H	9	1,78	0,97	1 - 4	0,64	p=0,5306	0,99	p=0,3239
			M	7	2,0	1,15	1 - 4				
		D2	H	10	2,10	1,20	1 - 4				
			M	11	2,82	2,32	1 - 9				
D3		H	9	2,22	1,79	1 - 6					
		M	7	2,57	2,15	1 - 6					

Referencias: J: hembra juvenil, H: hembra, M: macho, D.E: desvío estándar. Un **valor-p<0,05** indica **diferencias estadísticamente significativas**.
* indica **valores significativamente mayores**.

Tabla 5.7. Secuencia MPD según grupo en función de la instancia e identidad de los individuos. La media se calculó como el cociente entre el número de veces que un individuo realizó una secuencia y el número de ensayos (registros) en que fue observada.

Secuencia	Grupo	Instancia	Identidad	Registros	Media	D.E	Intervalo	Instancia		Identidad	
								Razón-F	valor-p	Razón-F	valor-p
MPP	G1	C	H	1	1,0	0,0	-	0,16	p=0,9207	0,15	p=0,8635
			M	6	1,17	0,41	1 - 2				
		D1	M	1	1,0	0,0	-				
			D2	J	1	1,0	0,0				
		M		2	1,0	0,0	-				
		D3	H	2	1,0	0,0	-				
	M		14	1,36	1,08	1 - 5					
	G2	C	M	2	1,0	0,0	-	3,0	p=0,1925	ND	
		D2	M	2	1,50	0,71	1 - 2				
D3		M	2	2,0	0,0	-					

Referencias: J: hembra juvenil, H: hembra, M: macho, D.E: desvío estándar. Un valor-p \geq 0,05 indica ausencia de diferencias estadísticamente significativas. ND: no disponible (debido a que sólo había individuos machos).

Tabla 5.8. Secuencia MPP según grupo en función de la instancia e identidad de los individuos. La media se calculó como el cociente entre el número de veces que un individuo realizó una secuencia y el número de ensayos (registros) en que fue observada.

Secuencia	Grupo	Instancia	Identidad	Registros	Media	D.E	Intervalo	Instancia		Identidad	
								Razón-F	valor-p	Razón-F	valor-p
UHA	G1	D2	H	5	1,0	0,0	-	6,86	p=0,0111	0,32	p=0,5763
			M	23	1,26	0,45	1 - 2				
		D3*	H	5	1,80	0,84	1 - 3				
			M	30	1,97	1,50	1 - 8				
	G2	D2	M	10	1,40	0,84	1 - 3	0,02	p=0,9017	ND	
		D3	M	3	1,33	0,58	1 - 2				

Referencias: H: hembra, M: macho, D.E: desvío estándar. Un **valor-p<0,05** indica **diferencias estadísticamente significativas**. * indica **valores significativamente mayores**. ND: no disponible (debido a que solo había individuos machos).

Tabla 5.9. Secuencia UHA según grupo en función de la instancia e identidad de los individuos. La media se calculó como el cociente entre el número de veces que un individuo realizó una secuencia y el número de ensayos (registros) en que fue observada.

5.3.3 Secuencias dirigidas a las recompensas

De las siete categorías de patrones registrados en el área experimental, cinco corresponden a secuencias dirigidas a las recompensas: IMA, IPA, MPA, UHA y UHR. Para los ensayos con presentación de recompensas (D1+D2+D3) se registraron un total de 1622 secuencias en el área experimental y el 79% fueron dirigidas hacia los ítems alimentarios.

- i. Se calculó el porcentaje de secuencias que finalizaron con la recuperación de ítems alimentarios para el total de ensayos con aprovisionamiento (N=216) en ambos grupos (G1+G2).

Sobre el total de secuencias registradas (N=1289), el 81% finalizaron con la toma e ingreso de recompensas al recinto y se encontró que el porcentaje de recuperaciones disminuyó a medida que aumentó la dificultad de acceso.

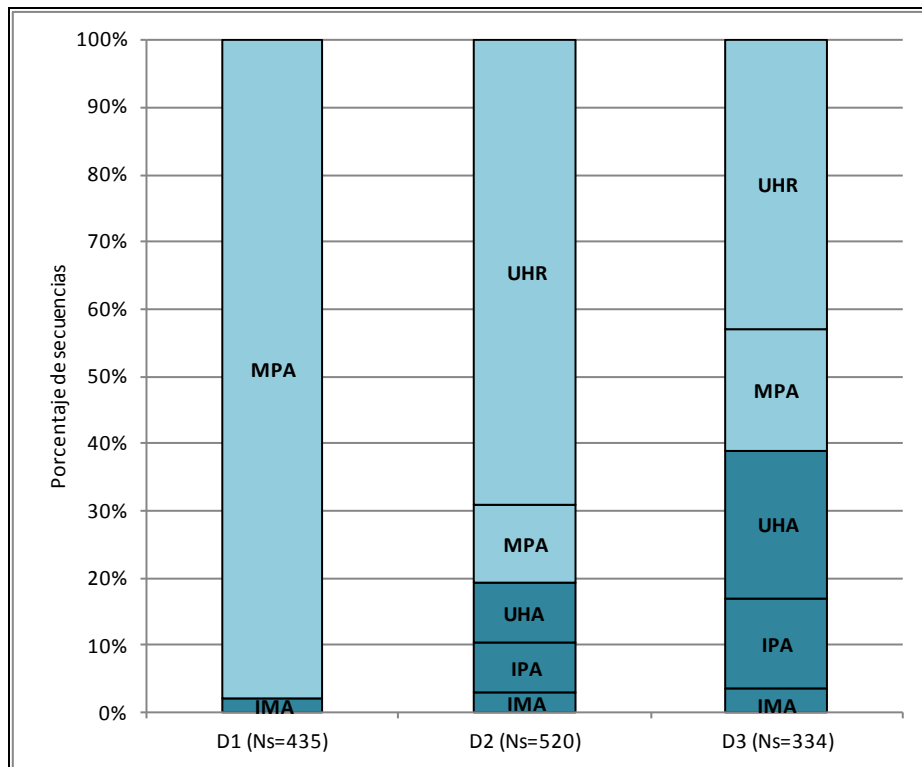


Figura 5.12. Frecuencia porcentual (G1+G2) de cada tipo de secuencias dirigidas hacia las recompensas, con recuperación vs sin recuperación, para cada distancia (D1, D2 y D3). En celeste oscuro: secuencias que no finalizaron con recuperación; en celeste claro: secuencias que finalizaron con la recuperación (toma e ingreso) de la recompensa.

Para la distancia D1 el porcentaje total de recuperaciones fue del 98% y todas se realizaron por toma directa con la mano; las distancias D2 (81%) y D3 (61%) incluyeron secuencias de recuperaciones directas (MPA) y mediante uso de herramientas (UHR) (Fig. 5.12 y 5.13).

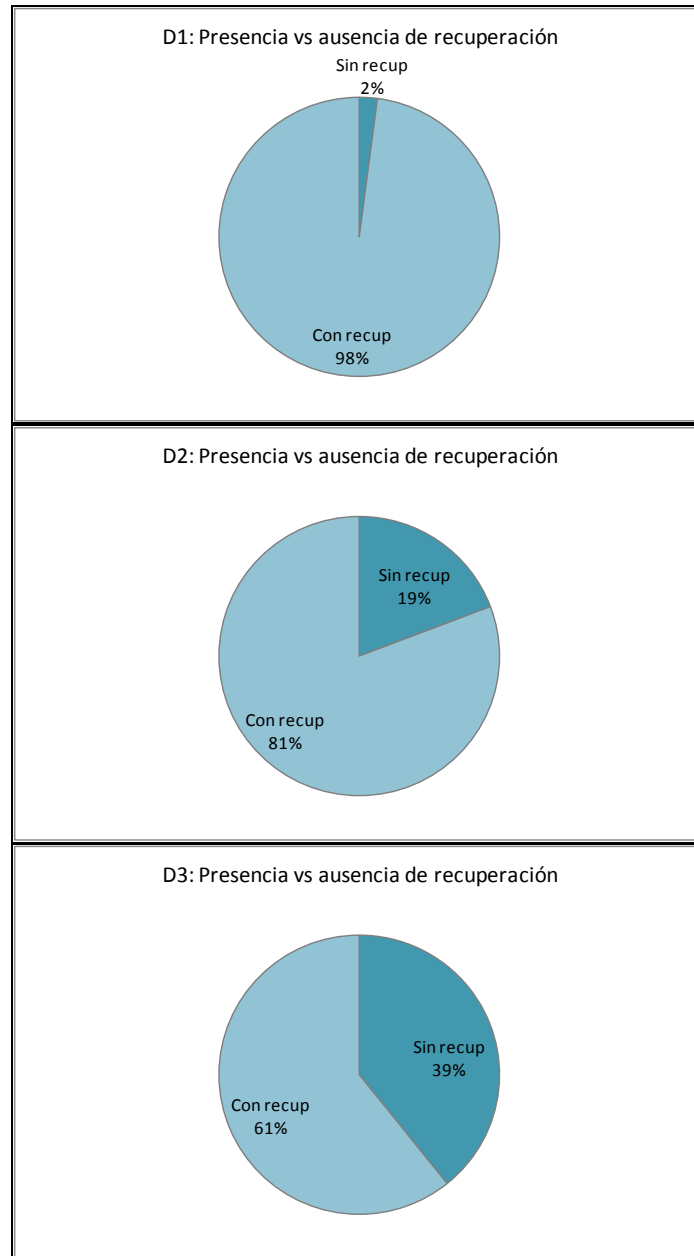


Figura 5.13. Frecuencia porcentual (G1+G2) de presencia vs ausencia de recuperación para cada distancia (D1, D2 y D3).

- ii. Se comparó la presencia de recuperación de recompensas para cada grupo por distancia (G1 vs G2)

Se analizaron los ensayos con aprovisionamiento alimentario para las tres distancias de presentación (D1, D2 y D3).

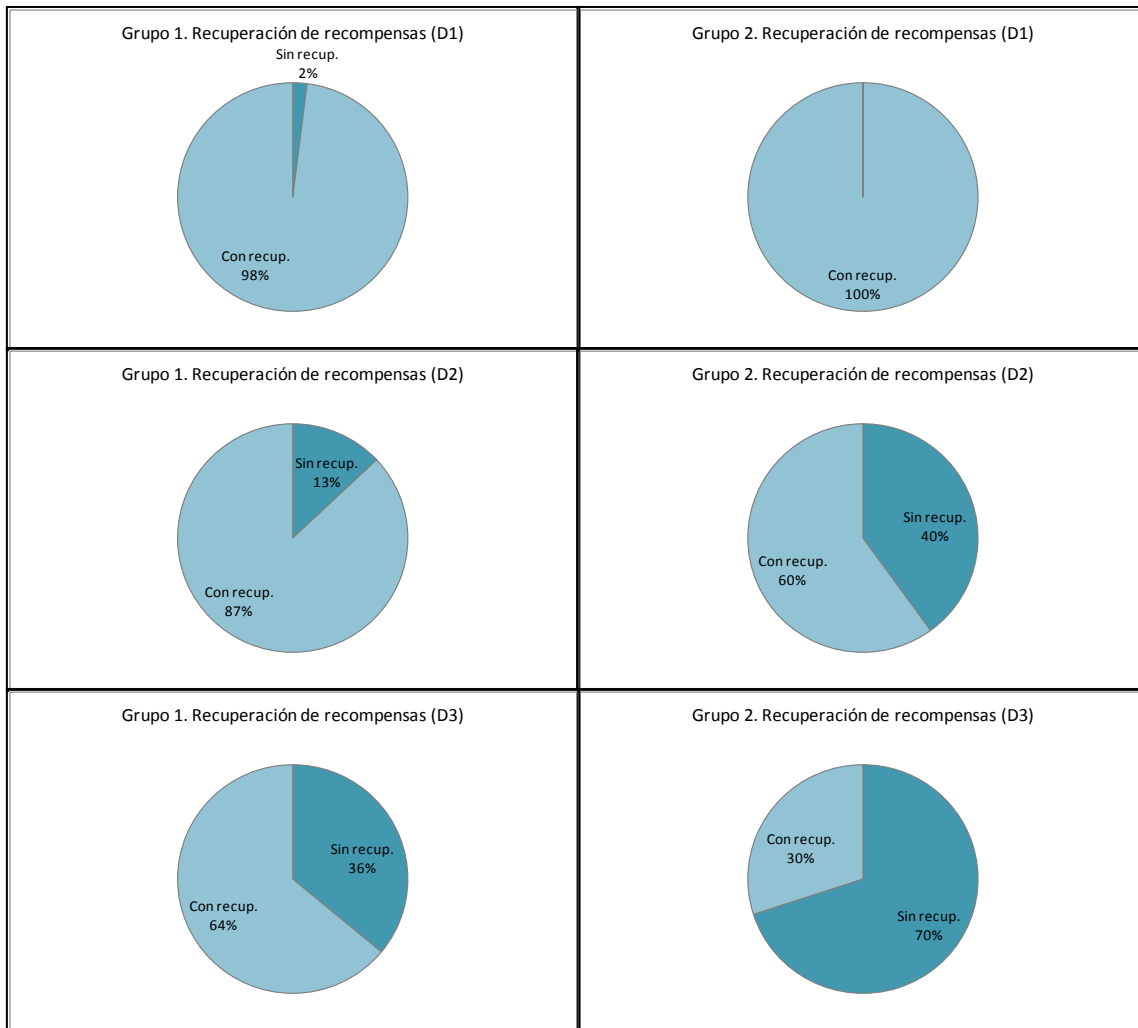


Figura 5.14. Frecuencia porcentual de presencia/ausencia de recuperación de recompensas por grupo por distancia.

Del total de secuencias registradas para el Grupo1 (N=1102) en 171 ensayos, el 84% finalizaron con recuperación de recompensas. A distancia D1 el porcentaje de secuencias con recuperación fue 98%, 87% a distancia D2 y 64% a distancia D3. El porcentaje de ítems no recuperados (2%) a distancia D1 correspondió a secuencias de intentos con la mano (IMA) realizados por las hembras (H y J) en situaciones en que el

macho adulto estaba presente en el área experimental y en cercanía a la hembra operadora o cuando una hembra era interferida: la hembra adulta recibió interferencias por parte del macho y la hembra juvenil fue interferida por la adulta (Fig.5.14).

En el Grupo2 se registraron 187 secuencias en 45 ensayos y el 63% finalizaron con recuperación de ítems alimentarios. A distancia D1 el porcentaje de secuencias con recuperación fue del 100%, 60% a distancia D2 y 30% a distancia D3 (Fig.5.14).

- iii. Se analizó la ocurrencia de secuencias de uso de herramientas (UHR) dentro de la modalidad DOBUHR: doble uso de herramientas (Fig. 5.15 y 5.16).

El uso de herramientas doble DOBUHR fue una variante de uso de herramientas, solo registrada en el Grupo 1, que consistió en la recuperación simultánea de dos ítems alimentarios dentro de una misma secuencia de acción; representó el 6% de las secuencias de recuperación mediante uso de palos ejecutadas por este grupo.

Del total de registros de secuencias de doble uso de herramientas (N=28), el 96% fueron ejecutadas por el macho adulto (M) a distancias D2 y D3 y en una ocasión lo realizó la hembra adulta (H) a distancia D2.

A distancia D2, la modalidad de uso de herramientas doble representó el 8% (N=26) de las secuencias de UHR registradas y a distancia D3, el 1% (N=2).

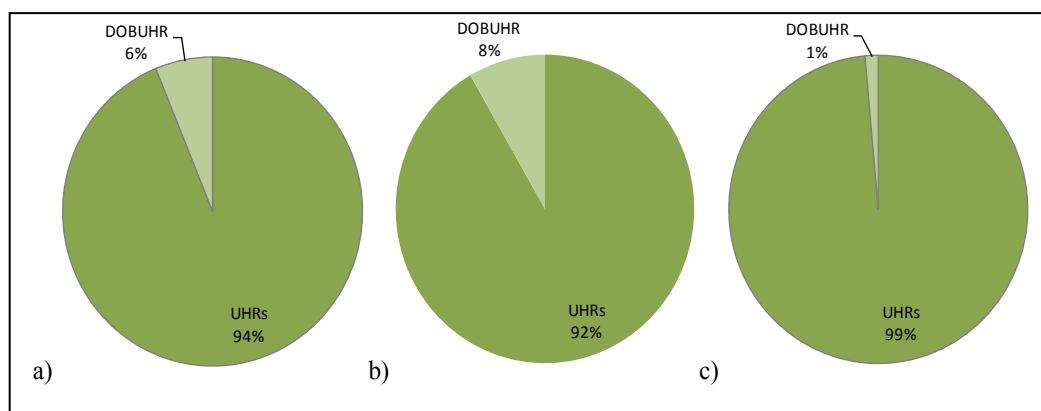


Figura 5.15. Porcentaje de uso de herramientas simple (UHR) vs uso de herramientas doble (DOBUHR), a) general (D2+D3), b) a la distancia D2 y c) a la distancia D3. Los datos corresponden al G1.



Figura 5.16. Individuo realizando una secuencia de UHR, modalidad DOBUHR. Sostiene la herramienta con mano izquierda y barre dos rodajas de banana al mismo tiempo.

5.3.4 Secuencias dirigidas al dispositivo experimental: (MPD) para ensayos con presentación de recompensas D1, D2 y D3

- i. Secuencias de manipulación del MPD-Tipo 1 vs MPD-Tipo 2, para ambos grupos (G1+G2) (Fig. 5.17).

Se calcularon las frecuencias porcentuales de las manipulaciones del dispositivo que continuaron con secuencias de recuperación de recompensas (MPD-Tipo 1): 30% (N=90) vs las manipulaciones del dispositivo seguidas por secuencias que no finalizaron en recuperación (MPD-Tipo 2): 70% (N=208).

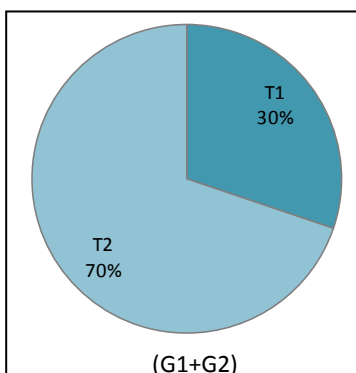


Figura 5.17. Distribución porcentual de las dos variantes de las secuencias MPD a partir de las acciones inmediatas posteriores: T1 (Tipo1); T2 (Tipo2). Total de secuencias: 298; para ambos grupos (G1+G2).

ii. Secuencias MPD-Tipo 1 vs individuos

Se comparó la distribución porcentual de secuencias MPD-Tipo1, dentro de cada grupo según identidad de los sujetos (M: macho adulto, H: hembra adulta, J: hembra juvenil) y por distancia de presentación.

En el Grupo1 (Fig. 5.18), todas las secuencias de manipulación del dispositivo seguidas por recuperación (MPD-Tipo 1) fueron realizadas por el macho adulto (D1: N=26; D2: N=14; y D3: N=33); no se registraron para la hembra adulta ni para la hembra juvenil a ninguna de las tres distancias. Las recompensas obtenidas por MPD-Tipo 1 representaron el 14,5% del total de recuperaciones realizadas por el macho (N=503).

En el Grupo2 (Fig. 5.18) no se registraron manipulaciones del dispositivo seguidas por recuperación a distancia D1, a la distancia D2 fueron realizadas por ambos individuos, macho 82% y hembra 18% y a distancia D3 solo se registraron para el macho. Para el macho las recompensas obtenidas por MPD-Tipo 1 representaron el 20,5% (N=15) del total de sus recuperaciones (N=73); para la hembra el 8,5% (N=2) del total de sus recuperaciones (N=24).

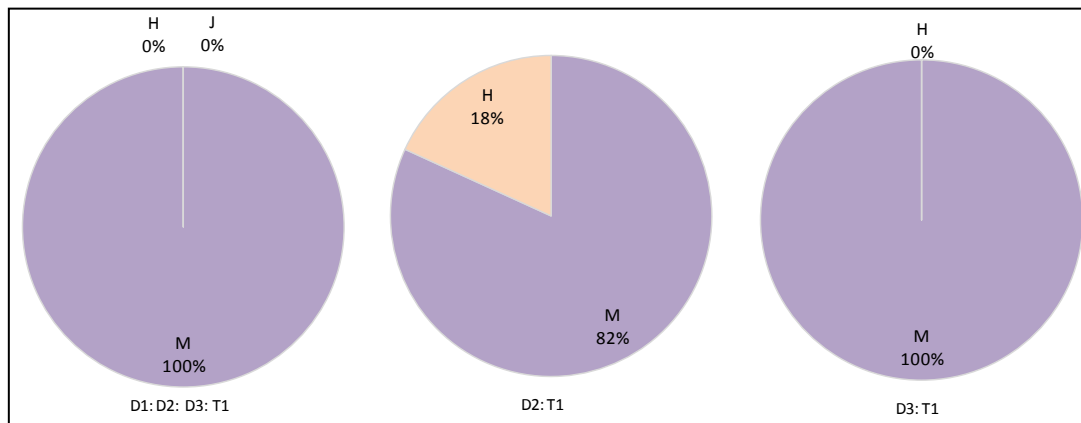


Figura 5.18. Frecuencia porcentual de la secuencia MPD- Tipo1 vs individuos vs distancia. A la izquierda, Grupo1 (total de secuencias: 73). El gráfico muestra la misma distribución para las tres distancias (D1, D2 y D3). En el centro y a la derecha, Grupo 2 (total de secuencias: 17). No hubo registros para la distancia D1.

iii. Secuencias MPD-Tipo 2 vs individuos

Se comparó la distribución porcentual de las secuencias MPD-Tipo2, dentro de cada grupo según identidad de los sujetos y por distancia de presentación.

En el Grupo 1 (Fig. 5.19), a distancia D1 el 100% de las manipulaciones del dispositivo seguidas por secuencias que no finalizaron en recuperación (MPD-Tipo2) fueron registradas para el macho (N=26). A distancia D2, el 77% las realizó el macho (N=27), el 9% la hembra adulta (N=3) y el 14% la hembra juvenil (N=5). A distancia D3, el macho ejecutó el 91% de las secuencias MPD-Tipo2 (N=67), la hembra adulta el 5% (N=4) y la hembra juvenil el 4% (N=3).

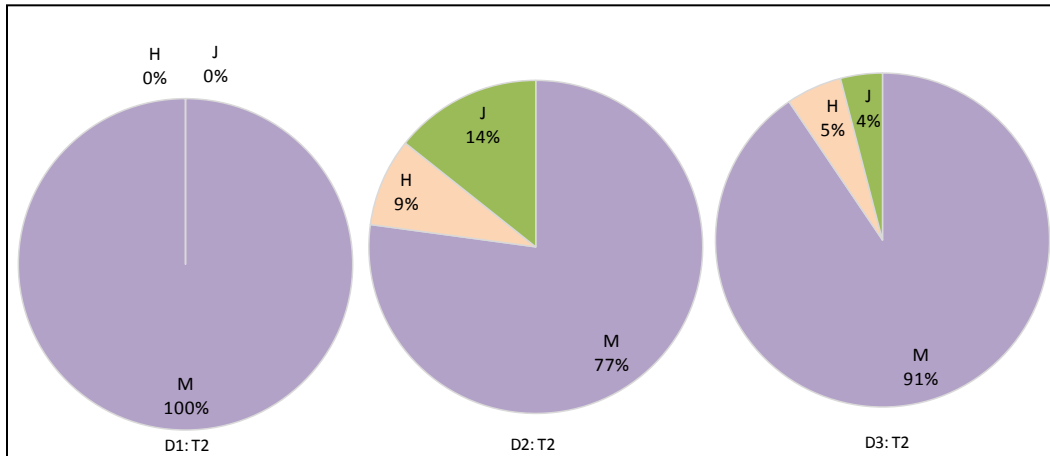


Figura 5.19. Frecuencia porcentual de la secuencia MPD- Tipo2 vs individuos vs distancia, para el Grupo 1. Número total de secuencias: 135.

En el Grupo 2 (Fig. 5.20), no se registraron secuencias MPD-Tipo 2 a la distancia D1. A distancia D2, el 54% las realizó el macho (N=22) y el 46% la hembra (N=19). A distancia D3, el macho ejecutó el 37% de las manipulaciones (N=12) y la hembra el 63% (N=20).

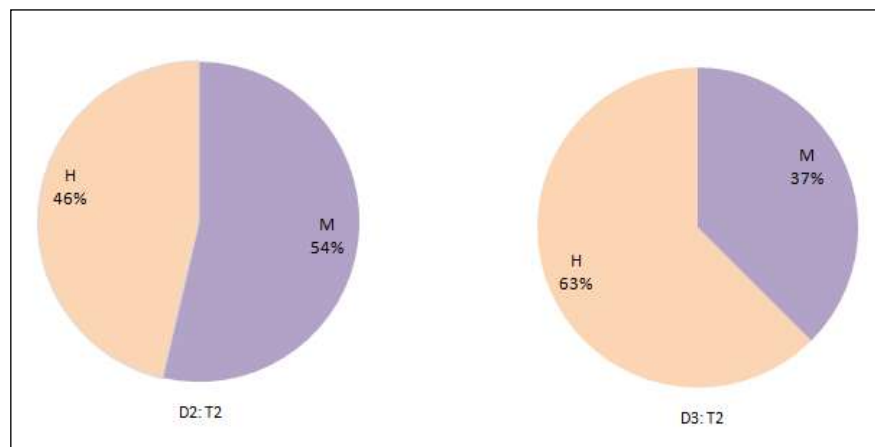


Figura 5.20. Frecuencia porcentual de la secuencia MPD- Tipo2 por individuo según distancia para el Grupo 2. Número total de secuencias: 73. No hubo registros para la distancia D1.

5.3.5 Niveles de recuperación

- i. Sobre el total de ensayos con aprovisionamiento (N=216) se calcularon las frecuencias de recuperación según las categorías: recuperación total, recuperación parcial o sin recuperación, para ambos grupos (G1+G2) y para cada grupo por separado.

La distribución porcentual de niveles de recuperación (Fig. 5.21) por ensayo para la suma de los tratamientos con aprovisionamiento de recompensas (D1+ D2 + D3) mostró un mayor porcentaje de recuperación total (63%) que de recuperación parcial (31%) y sin recuperación (6%).

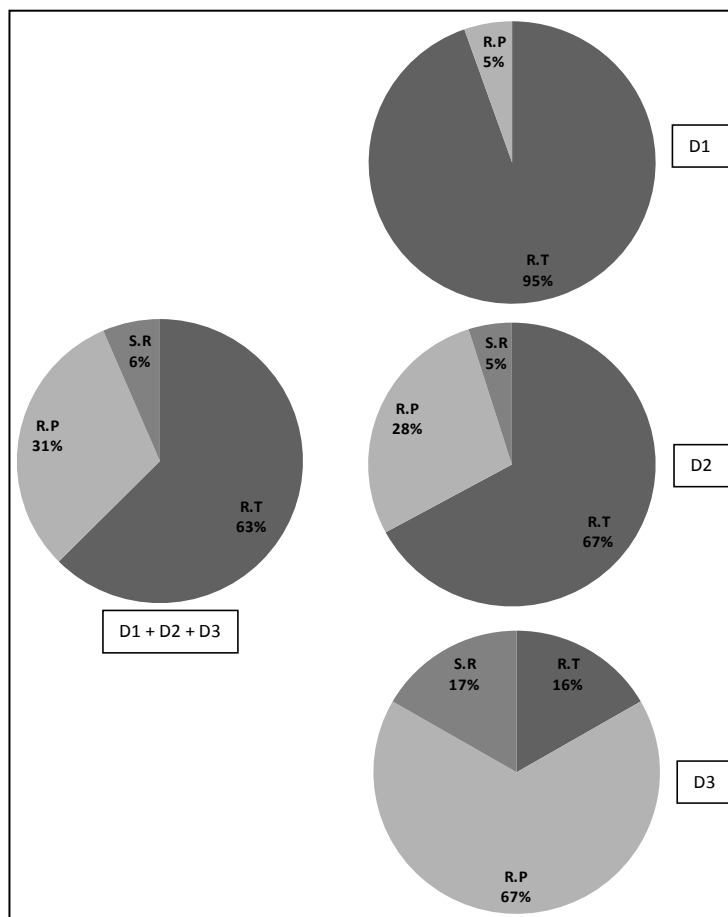


Figura 5.21. Frecuencias niveles de recuperación por ensayo vs distancia (G1+G2). R.T: recuperación total; R.P: recuperación parcial; S.R: sin recuperación. A la izquierda: distribución general; a la derecha: porcentajes para cada distancia de presentación de recompensas.

Al realizar la evaluación vs distancia se encontró que a medida que ésta se incrementó, disminuyó el porcentaje de recuperación total (RT) y aumentó el de recuperación parcial (RP), y a la distancia D3 también aumentó el porcentaje de ensayos sin recuperación; D1: RT=95%, RP=5%; D2: RT=67%, RP=28%, SR=5%; D3: RT=16%, RP=67%, SR=17%. A distancia D1 los monos recuperaron recompensas en todos los ensayos.

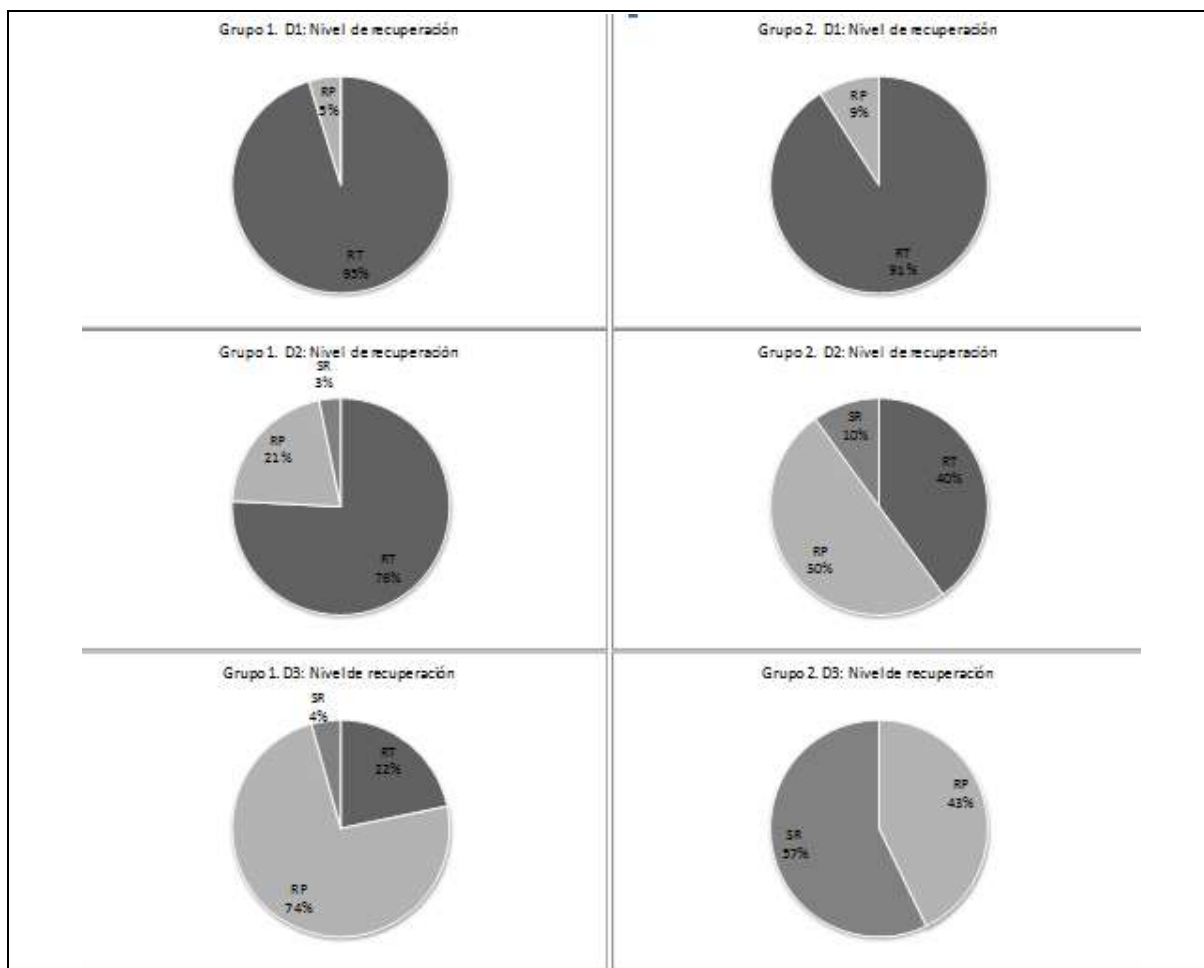


Figura 5.22. Comparación de frecuencias porcentuales entre grupos de niveles recuperación por ensayo vs distancia (G1 vs G2). R.T: recuperación total; R.P: recuperación parcial; S.R: sin recuperación.

Al comparar en qué porcentaje ocurrió cada categoría en cada grupo (Fig. 5.22) se observó que los individuos del Grupo 1 realizaron recuperaciones totales en ensayos de las tres distancias (D1: RT=95%; D2: RT=76%; D3: RT=22%), en el Grupo 2 se registraron

recuperaciones totales para la distancia D1 (91%) y D2 (40%), a la distancia D3 no hubo ensayos en que los monos hayan tomado el total de los ítems alimentarios presentados sobre la bandeja. En ambos grupos se registraron ensayos con recuperaciones parciales para las tres distancias, G1 (D1: RP=5%; D2: RP=21%; D3: RP=74%); G2 (D1: RP=9%; D2: RP=50%; D3: RP=43%). Para las distancias D2 y D3 hubo ensayos en que los individuos no recuperaron recompensas del dispositivo, G1 (D2: SR=3%; D3: SR=4%); G2 (D2: SR=10%; D3=57%). Los Porcentajes de ensayos sin recuperación se mantuvieron bajos para el Grupo 1, en cambio, en el Grupo 2 a la distancia D3 superó el porcentaje de ensayos con recuperación parcial y fue mucho mayor que la proporción de ensayos sin recuperación a distancia D2.

- ii. La presencia/ausencia de cada nivel recuperación (RT, RP y SR) entre las instancias D1, D2 y D3, para cada grupo (G1 y G2) se comparó mediante la prueba de Chi cuadrado (Tabla 5.10).

Se encontraron diferencias significativas para la presencia de RT (recuperación total) a distancia D1 en ambos grupos, G1 ($X^2=69,97$, $p<0,0001$) y en el G2 ($X^2=21,21$, $p<0,0001$). Los monos realizaron significativamente mayor cantidad de recuperaciones directamente con la mano cuando el ítem alimentario se encontraba en una ubicación que les permitía el alcance directo.

Los individuos del G1 realizaron RP (recuperaciones parciales) en un porcentaje significativamente mayor ($X^2=65,94$, $p<0,0001$) a distancia D3 y para el G2 no hubo diferencias en cuanto a las RP a ninguna de las tres distancias del G2.

Para los ensayos SR (sin recuperación) no se hallaron diferencias entre las tres distancias para el G1 y para el G2 el análisis reveló diferencias significativas para la presencia de ensayos sin recuperación ($X^2=14,75$, $p=0,0006$) a distancia D3.

Recuperación	Grupo		D1	D2	D3	Total	Chi-cuadrado	valor-p
RT	G1	Ausencias	2	14	35	51	69,97	p<0,0001
		Presencias	61 (96,83)	48 (77,42)	11 (23,91)	120 (70,18)		
	G2	Ausencias	1	12	14	27	21,21	p<0,0001
		Presencias	10 (90,91%)	8 (40,0%)	0 (0,0%)	18 (40,0)		
RP	G1	Ausencias	61	50	13	124	65,94	p<0,0001
		Presencias	2 (3,17%)	12 (19,35%)	33 (71,74%)	47 (27,49)		
	G2	Ausencias	10	10	8	28	5,28	p=0,0715
		Presencias	1 (9,09%)	10 (50,0%)	6 (42,86%)	17 (37,78)		
SR	G1	Ausencias	63	60	44	167	2,53	p=0,2816
		Presencias	0 (0,0%)	2 (3,23%)	2 (4,35%)	4 (2,34)		
	G2	Ausencias	11	18	6	35	14,75	p=0,0006
		Presencias	0 (0,0%)	2 (10,0%)	8 (57,14%)	10 (22,22)		
Referencias: RT: recuperación total, RP: recuperación parcial, SR: sin recuperación. Un valor-p<0,05 indica diferencias estadísticamente significativas. En negrita se observan los mayores registros de presencias.								

Tabla 5.10. Presencia-ausencia de cada recuperación según grupo (G1/G2) entre instancias (D1/D2/D3).

5.3.6 Eficacia de recuperación

- i. Para evaluar si existían diferencias significativas en la eficacia de obtención de recompensas según la distancia de presentación se comparó la eficacia de

recuperación porcentual (ER%), para cada grupo (G1 y G2), entre las tres instancias (D1/D2/D3) a través de ANOVA multivariado (Tabla 5.11).

En ambos grupos, G1 (Razón-F=4,79, p=0,00087) y G2 (Razón-F=13,15, p<0,0001) se encontró una eficacia de recuperación significativamente mayor cuando los ítems fueron presentados a las distancias D1 y D2 (para G1, D1: $\bar{X} \pm SD= 35,9\% \pm 29,55$ y D2: $\bar{X} \pm SD= 33,07\% \pm 40,70$ y para G2, D1: $\bar{X} \pm SD= 55,7\% \pm 25,31$) y D2: $\bar{X} \pm SD= 37,73\% \pm 40,36$ y no se encontraron diferencias significativas en el ER% a distancia D3

Grupo	Instancia	Registros	Media	D.E	Intervalo	Razón-F	valor-p
G1	D1*	174	35,90%	29,55	0,0– 100,0%	4,79	p=0,0087
	D2*	172	33,07%	40,70	0,0– 100,0%		
	D3	130	23,62%	34,21	0,0– 100,0%		
G2	D1*	19	55,70%	25,31	25,0 – 100,0%	13,15	p<0,0001
	D2*	36	37,73%	40,36	0,0– 100,0%		
	D3	27	9,26%	18,54	0,0 – 50,0%		
Referencias: D.E: desvío estándar. Un valor-p<0,05 indica diferencias estadísticamente significativas . * indica ER% significativamente mayor .							

Tabla 5.11. Eficacia de recuperación porcentual (ER%) según grupo (G1/G2) entre instancias (D1/D2/D3).

ii. Eficacia de recuperación (ER) individual

Durante el desarrollo del estudio hubo modificaciones en el número de individuos de ambos grupos. En el Grupo1, del total de ensayos realizados (N=212), en 8 ensayos estuvieron presentes M y H (J ausente), en 34 ensayos estuvieron presentes M y J (H ausente), en 3 ensayos solo estuvo presente J (M había sido encerrado en la inter-jaula y H estuvo atada a 3 m del recinto); en el resto de los ensayos (N=167) estuvieron presentes los tres individuos. En el Grupo2, del total de ensayos realizados (N=57), en 48 estuvieron

presentes M y H y en 9 solo el macho (la hembra había muerto). Para evaluar si existían diferencias significativas en la eficacia de obtención individual de recompensas según la composición grupal se calculó ER para cada combinación. En ambos grupos (G1 y G2) fueron los machos los que obtuvieron el valor más alto de ER general (D1+D2+D3).

En el Grupo1 (Tabla 5.12) el macho adulto logró para todas las distancias de presentación mayor eficacia de recuperación que las hembras y a la distancia D2 obtuvo los mayores valores de ER. A distancia D1 tuvo mayor eficacia (ER=0,822) en la combinación M/J, y a las distancias D2 (ER=0,917) y D3 (ER=0,833) en la combinación M/H.

La eficacia de la hembra adulta fue disminuyendo a medida que los ítems se presentaban más alejados del alambrado, en ambas combinaciones. A las tres distancias registró un mayor valor de recuperación para la combinación M/H, D1 (ER=0,417), D2 (ER=0,083) y D3 (ER=0,056).

La hembra juvenil obtuvo los valores más bajos de eficacia general. A distancia D1 registró mayor eficacia de recuperación (ER=0,151) para la combinación M/J, a distancia D2 registró recuperación de recompensas en ausencia de la hembra adulta (combinación M/J: ER=0,104) y a la distancia D3 solo recuperó en la combinación en que estuvieron presentes los tres individuos (M/H/J: ER=0,004). Cuando la hembra juvenil fue evaluada a distancias D1 y D2 en un contexto en que estuvo sola (en ausencia de macho adulto y hembra adulta), si bien el N es muy bajo, se observó una mejora en su eficacia de recuperación (D1: ER=1; D2: ER=0,375).

Grupo 1	M-H-J (Ne=126)				M-H (Ne=8)			M-J (Ne=34)			J sola (Ne=3)	
	M	H	J	NR	M	H	NR	M	J	NR	J	NR
D1	0,616	0,348	0,033	0,003	0,583	0,417	0	0,822	0,151	0,027	1	0
D2	0,851	0,082	0	0,066	0,917	0,083	0	0,854	0,104	0,042	0,375	0,625
D3	0,618	0,038	0,004	0,340	0,833	0,056	0,111	0,667	0	0,333	S/reg.	S/reg.
D1+D2+D3	0,703	0,164	0,013	0,120	0,786	0,167	0,048	0,801	0,106	0,093	0,5	0,5

Tabla 5.12. Eficacia de recuperación individual del total de ensayos del G1 para cada combinación de los sujetos de estudio: M-H-J (los tres individuos presentes); M-H (macho y hembra adultos presentes, hembra juvenil ausente); M-J (macho adulto y hembra juvenil presentes, hembra adulta ausente); J (solo presente la hembra juvenil, macho y hembra adultos ausentes). Ne: número de ensayos.

En el Grupo2 (Tabla 5.13), el macho adulto obtuvo mayor índice de eficacia a las distancias D2 (ER=0,610) y D3 (ER=0,125) que la hembra.

A distancia D1, la hembra obtuvo mayor eficacia (ER=0,529) que el macho y a distancia D3 no obtuvo recompensas.

Cuando el macho fue evaluado en el contexto en que estuvo solo, mejoró su eficacia de recuperación (D1: ER=1; D2: ER=0,867; D3: ER=0,5), observándose que disminuyó a medida que aumentaba la distancia de presentación.

Grupo 2	M2-H2(Ne=37)			M2 (Ne=8)	
	M2	H2	NR	M2	NR
D1	0,441	0,529	0,029	1	0
D2	0,610	0,073	0,317	0,867	0,133
D3	0,125	0	0,875	0,5	0,5
D1+D2+D3	0,406	0,133	0,461	0,846	0,154

Tabla 5.13. Eficacia de recuperación individual del total de ensayos del G2 para cada combinación de los sujetos de estudio: M2-H2 ((macho y hembra adultos presentes); M (solo presente el macho adulto, la hembra adulta ausente). Ne: número de ensayos.

- iii. Se comparó estadísticamente la eficacia de recuperación porcentual (ER %) entre las tres instancias (D1, D2 y D3) para cada grupo (G1 y G2) y para las diferentes combinaciones entre individuos (M, H y J) (Tabla 5.14).

Para evaluar si existían diferencias significativas en la eficacia de obtención de recompensas según la distancia de presentación y el entorno social, se comparó estadísticamente a través de ANOVA la eficacia de recuperación porcentual (ER%) entre distancias (D1, D2 y D3) y diferentes combinaciones, para cada grupo.

En las instancias D1 y D2, la distancia de presentación de las recompensas tuvo un efecto significativo en la eficacia de recuperación porcentual de ambos grupos (Grupo1: Razón-F=4,89, $p=0,0079$; Grupo2: Razón-F=12,64, $p<0,0001$). También se encontraron diferencias debidas a la composición grupal, en el Grupo1 el ER% fue significativamente mayor para las combinaciones M/H y M/J (Razón-F=4,27, $p=0,0054$) y en el Grupo2 cuando no estuvo presente la hembra, combinación M (Razón-F=26,2, $p<0,0001$).

A distancia D3 no se encontraron diferencias debidas a la distancia, pero el ER% fue significativamente mayor para las mismas combinaciones que en D1 y D2.

Grupo	Instancia	Combinación	Registros	Media	D.E	Intervalo	Instancia		Combinación	
							Razón-F	valor-p	Razón-F	valor-p
G1	D1*	J	1	100,0%	0,0	-	4,89	p=0,0079	4,27	p=0,0054
		M-H*	4	50,0%	13,61	33,33 - 66,67%				
		M-H-J	147	33,22%	27,48	0,0 - 87,50%				
		M-J*	22	48,33%	38,36	0,0 - 100,0%				
	D2*	J	2	37,50%	53,03	0,0 - 75,0%				
		M-H*	4	50,0%	49,07	0,0 - 100,0%				
		M-H-J	150	30,97%	40,24	0,0 - 100,0%				
		M-J*	16	47,92%	42,14	0,0 - 100,0%				
	D3	M-H*	6	44,44%	44,31	0,0 - 100,0%				
		M-H-J	114	21,82%	33,34	0,0 - 100,0%				
M-J*		10	31,67%	36,39	0,0 - 100,0%					
G2	D1*	M*	3	100,0%	0,0	-	12,64	p<0,0001	26,62	p<0,0001
		M-H	16	47,40%	17,41	25,0 - 75,0%				
	D2*	M*	4	87,50%	25,0	50,0 - 100,0%				
		M-H	32	31,51	37,67	0,0 - 100,0%				
	D3	M*	1	50,0%	0,0	-				
		M-H	26	7,69	16,98	0,0 - 50,0%				
Referencias: J: juvenil, M: macho, H: hembra, D.E: desvío estándar. Un valor-p<0,05 indica diferencias estadísticamente significativas. * indica ER% significativamente mayor.										

Tabla 5.14. Eficacia de recuperación porcentual (ER%) según grupo (G1/G2) entre instancias (D1/D2/D3) y combinaciones de individuos (M/H/J).

5.3.7 Interferencias

Las interferencias se analizaron dentro de cada grupo (G1 y G2) y se clasificaron en dos categorías: a) interferencias sobre el sujeto focal mientras dirigía conductas hacia las recompensas; b) interferencias cuando el sujeto focal realizaba conductas en el área experimental pero no eran dirigidas hacia los ítems alimentarios (en estas últimas se incluyeron las registradas durante los controles).

a) GRUPO 1. Total de ensayos realizados (N=212)

Se registraron un total de 60 interferencias para las cuatro instancias (C+ D1+ D2+ D3) que ocurrieron mientras los sujetos focales dirigían conducta a las recompensas (57%) o mientras realizaban otros comportamientos en el área experimental (43%).

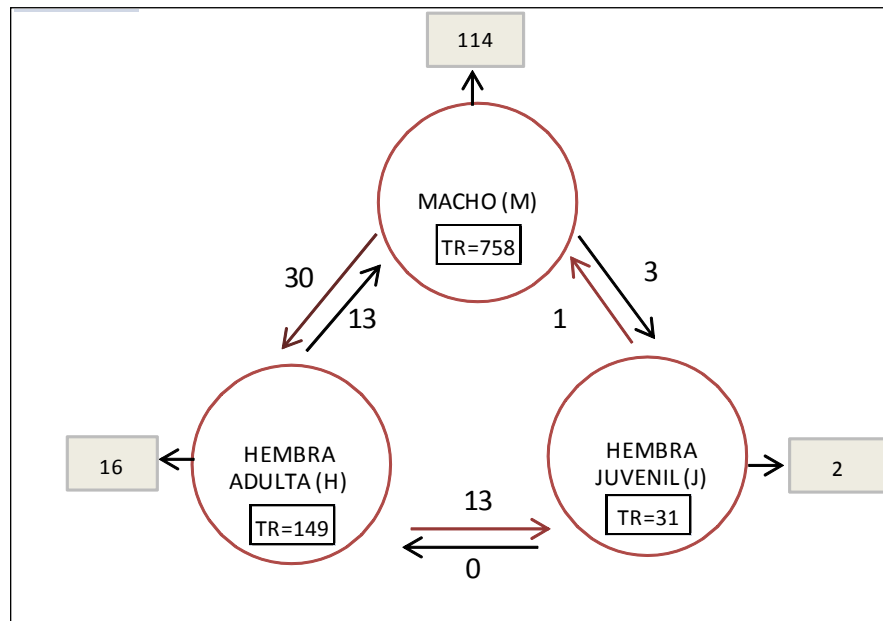


Figura 5.23. Diagrama general de interferencias registradas para el G1 durante todas las instancias (C+D1+D2+D3). Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas espontáneamente sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada individuo. Número de ensayos= 212.

El análisis del diagrama general de interacciones (ensayos C, D1, D2 y D3) mostró que el macho fue interferido por ambas hembras (N=14) y ejecutó la mayor cantidad de

interferencias observadas: hacia hembra adulta (N=30) y hacia la juvenil (N=3). La frecuencia absoluta de interferencias ejecutadas por la hembra adulta, tanto sobre el macho como sobre la hembra juvenil, resultó idéntica (N=13 sobre cada uno) y no fue interferida por la hembra juvenil en ningún caso. La hembra juvenil recibió interferencias del macho y de la hembra adulta (N=16) y solo interfirió sobre el macho en una oportunidad (Fig. 5.23).

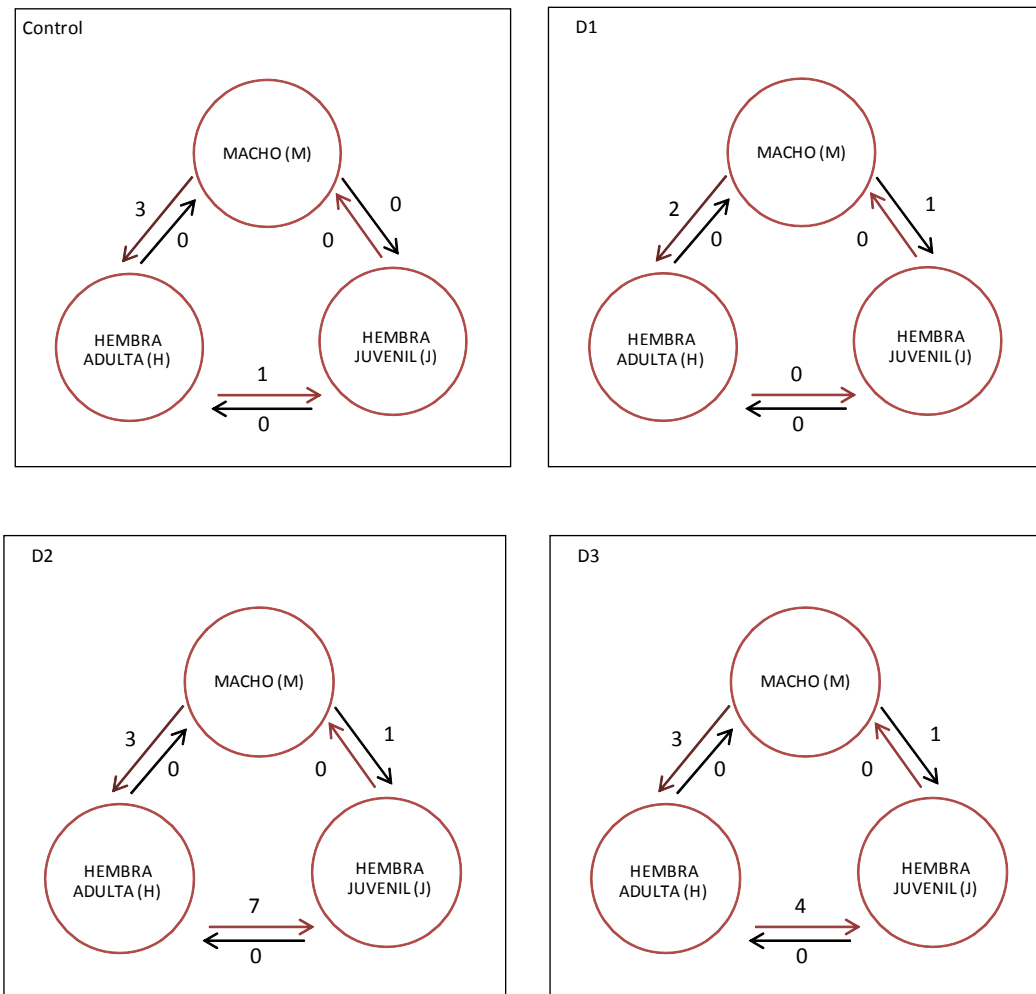


Figura 5.24. Interferencias registradas en el G1 para cada instancia (C, D1, D2 y D3) y mientras los individuos focales no dirigían conductas hacia las recompensas. Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo. Número de ensayos =212

Se analizó la frecuencia de interferencias para las diferentes instancias en cada uno de los dos contextos (Fig. 5.24 y 5.25) y se encontró que el macho interfirió ambas hembras, adulta (N=11) y juvenil (N=3) mientras no se encontraban manipulando las recompensas, y también a la hembra adulta (N=19) mientras ésta les dirigía conducta (D1:

N= 2; D2: N=7; D3: N=10), pero no hubo registros del macho hacia la hembra juvenil en este último contexto para ninguna de las distancias.

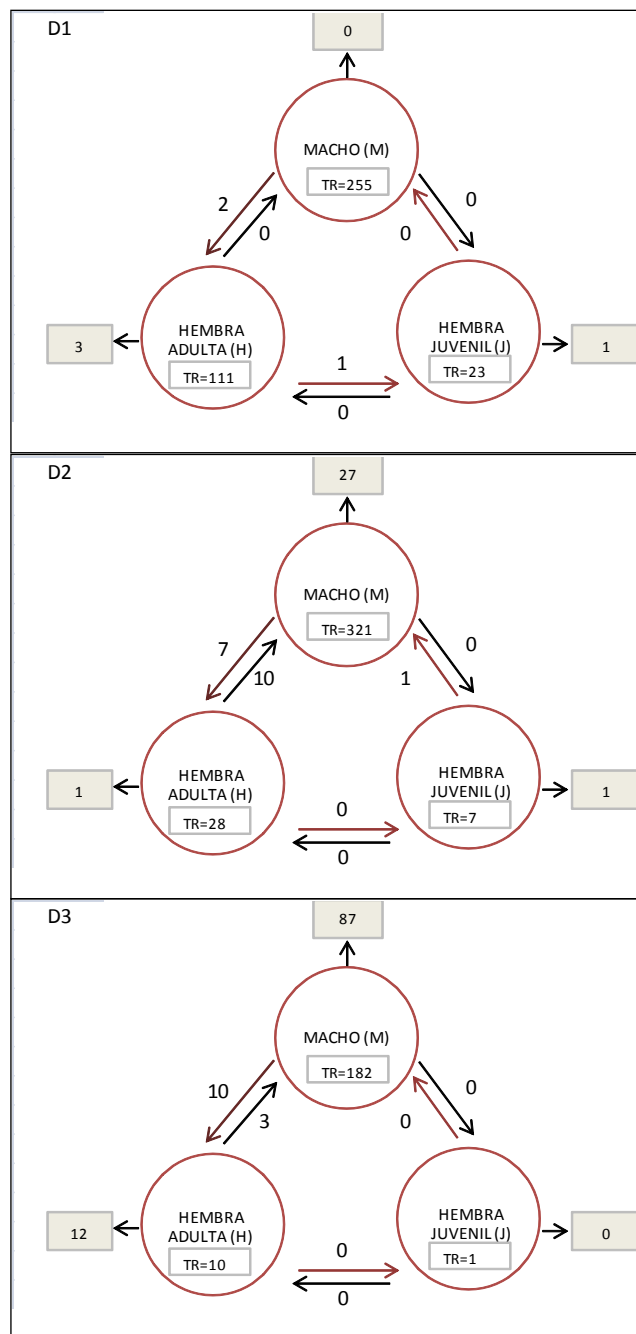


Figura 5.25. Interferencias registradas en el G1 para cada distancia (D1, D2 y D3) y mientras los individuos focales dirigían conductas hacia las recompensas (IMA, IPA y UHA). Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas espontáneamente sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada individuo. Número de ensayos =171.

Todas las interferencias que produjo la hembra adulta sobre el macho (N=13) ocurrieron mientras éste dirigía conducta hacia las recompensas (D2: N=10; D3: N=3) y los ítems alimentarios estaban ubicados a una distancia que dificultaba el acceso; hubo un solo registro de interferencia de la hembra adulta sobre la hembra juvenil, mientras ésta intentaba tomar un ítem accesible al contacto directo (D1). El resto de las interferencias que realizó la hembra adulta sobre la hembra juvenil (N=12) ocurrieron sin que la receptora intente recuperar alimento del dispositivo. La única interferencia que realizó la hembra juvenil fue sobre el macho mientras operaba sobre el dispositivo aprovisionado a distancia D2.

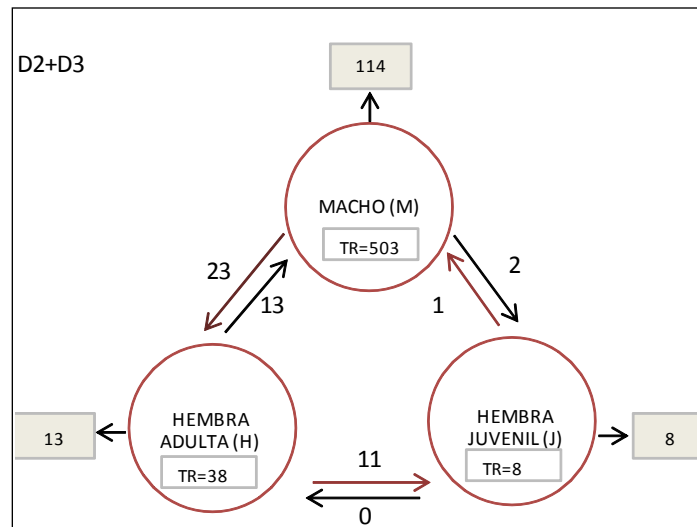


Figura 5.26. Diagrama general de interferencias registradas para el G1 durante las distancias (D2+D3). Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas espontáneamente sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada individuo. Número de ensayos =108.

El detalle del flujo de interacciones ocurridas cuando el alimento fue presentado a distancias que propiciaban el uso de herramientas (D2 y D3) (Fig. 5.26) reveló que el 77% de las interferencias que realizó el macho sobre la hembra adulta y el 100% de las interferencias que la hembra adulta ejecutó el macho se registraron durante estos tratamientos.

Los flujos de interferencias para las diferentes combinaciones de individuos (ensayos en que solo estuvieron presentes dos de los tres monos) (Fig. 5.27 y 5.28)

mostraron que la única interferencia que realizó la hembra juvenil ocurrió durante una sesión experimental en la que no estuvo presente la hembra adulta.

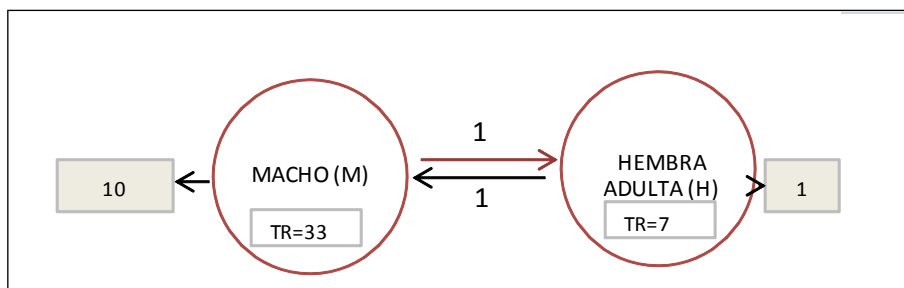


Figura 5.27. Interferencias registradas para el G1 durante todas las instancias (C+D1+D2+D3) en las que estuvo ausente la hembra juvenil (combinación M-H). Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas espontáneamente sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada individuo. Número de ensayos=8.

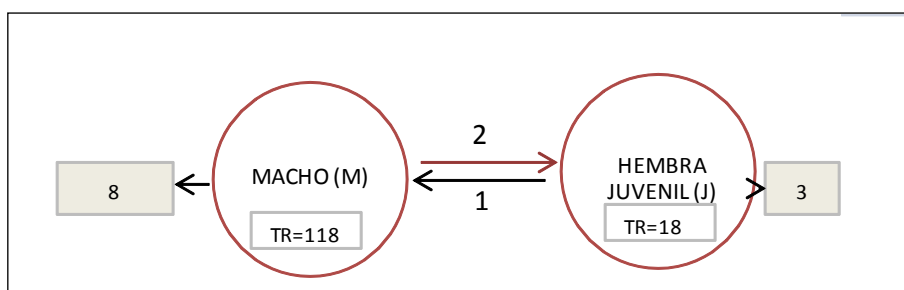


Figura 5.28. Interferencias registradas para el G1 durante todas las instancias (C+D1+D2+D3) en las que estuvo ausente la hembra adulta (combinación M-J). Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas espontáneamente sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada individuo. Número de ensayos=34.

b) GRUPO 2. Total de ensayos realizados (N=48)

Se registraron un total de 13 interferencias para las cuatro instancias (C+ D1+ D2+ D3) que ocurrieron mientras los sujetos focales dirigían conducta a las recompensas (15%;) o mientras realizaban otros comportamientos en el área experimental. (85%) (Fig. 5.29).

Los diagramas de interferencias (Fig. 5.29, 5.30 y 5.31) mostraron que las realizadas por el macho sobre la hembra (N=11) ocurrieron mientras ésta no dirigía conducta hacia las recompensas, excepto por un solo caso en que la hembra estaba operando sobre el

dispositivo aprovisionado a distancia D2. Las interferencias emitidas por la hembra (N=2) ocurrieron en ambos contextos.

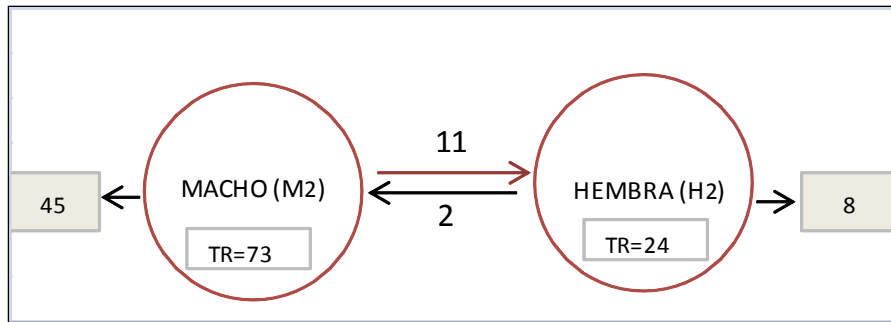


Figura 5.29. Diagrama general de interferencias registradas para el G2 durante todas las instancias (C+D1+D2+D3). Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas espontáneamente sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada individuo. Número de ensayos=48

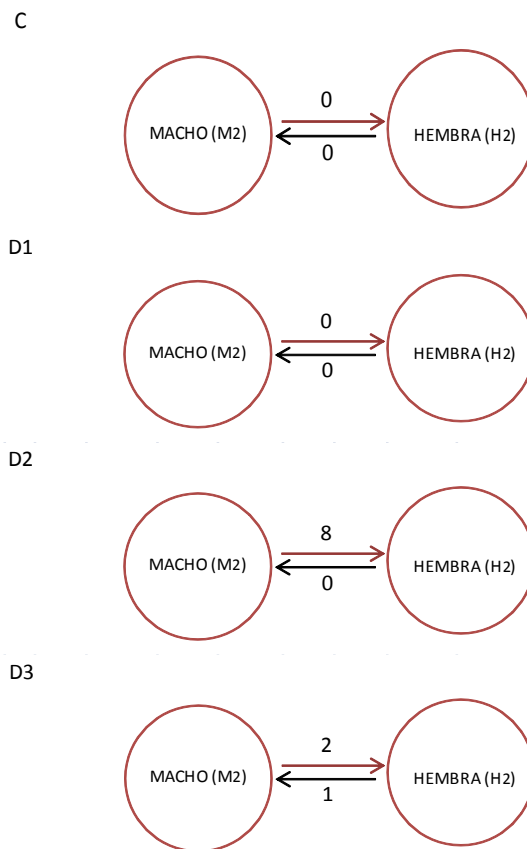
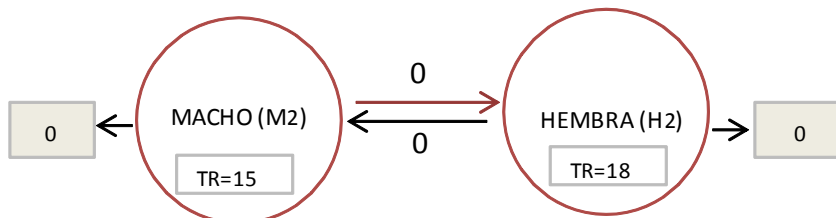
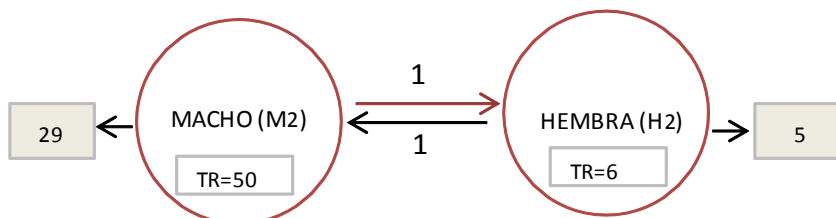


Figura 5.30. Interferencias registradas en el G2 para cada instancia (C, D1, D2 y D3) y mientras los individuos focales no dirigían conductas hacia las recompensas. Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo. Número de ensayos=48

D1



D2



D3

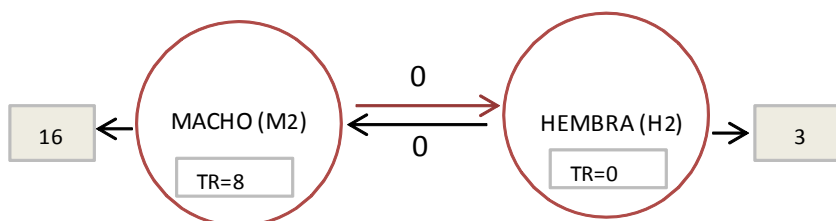


Figura 5.31. Interferencias registradas en el G2 para cada distancia (D1, D2 y D3) y mientras los individuos focales dirigían conductas hacia las recompensas (IMA, IPA y UHA). Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas espontáneamente sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada individuo. Número de ensayos=37.

Durante los 9 últimos ensayos realizados con el G2 se trabajó con un solo individuo: M₂, H₂ había muerto. Se contabilizó la frecuencia total de eventos de recuperación (N=19), para las tres distancias (D1+ D2+ D3) y los eventos de interrupción sin interferencia (N=12).

- i. En la Tabla 5.15 se resume la proporción general de interferencias recibidas por individuo durante la realización de secuencias dirigidas a las recompensas e interferencias en ausencia de recompensas o conductas dirigidas a estas.

En el Grupo1 el macho adulto (que obtuvo la mayor cantidad de recompensas) solo fue interferido mientras realizaba patrones de uso de herramientas; la hembra adulta (que obtuvo una frecuencia absoluta de recuperaciones menor a la del macho pero mayor a la de la hembra juvenil) fue interferida estuviere (64%) o no (36%) dirigiendo conductas hacia las recompensas y la hembra juvenil (que fue el individuo con menor número de recuperaciones) fue interferida cuando estaba presente sin dirigir conducta o se acercaba al área experimental (94%) y en una sola oportunidad fue suplantada mientras intentaba alcanzar un ítem con la mano a distancia D1.

Contexto de la interferencia		G1			G2	
		M	H	J	M2	H2
Receptor se encontraba dirigiendo conducta hacia las recompensas	IMA	0	0,27	0,06	0	0,09
	IPA	0	0,10	0	0	0
	UHA	1	0,27	0	0,5	0
Receptor no se encontraba dirigiendo conducta hacia las recompensas		0	0,36	0,94	0,5	0,91

Tabla 5.15. Proporción de interferencias recibidas en Grupo 1 y Grupo 2 según receptor dirigía o no conductas hacia la recompensa.

En el Grupo2, el macho (que fue el individuo que obtuvo el mayor número de recompensas) fue interferido en proporciones iguales para ambos contextos y la hembra fue interferida mientras no dirigía conducta hacia las recompensas (91%) y en una sola oportunidad fue expulsada cuando intentaba alcanzar un ítem con la mano a distancia D2.

5.3.8 Pérdidas y logros

- i. Se calcularon los índices de logro y de pérdida para cada individuo en las diferentes combinaciones.

Los diagramas de flujo de interrelaciones mostraron que los individuos interrumpieron recuperaciones de recompensas sin haber sido interferidos por otros sujetos tanto en el Grupo1 (M: N=114; H: N=13; J: N=8) como en el Grupo2 (M: N=45; H: N=8) (Fig. 5.23 y 5.29). Estas interrupciones espontáneas, ya sea por abandono de la herramienta o de la

recompensa antes de ingresarla o por no lograr contactarla, sumadas a las causadas por interferencias de otros individuos, se consideraron pérdidas.

Se calculó el índice de logro (I.L) y de pérdida total (I.P), diferenciando la pérdida propia (I.P_p) de la causada por interferencia (I.P_i), para cada individuo en las diferentes combinaciones grupales (M/H/J, M/H, M/J, J).

a) Grupo 1

El logro del macho disminuyó con la distancia (Tabla 5.16, 5.17 y 5.18).

Para la distancia D1 obtuvo el máximo valor de logro en todas las combinaciones grupales y no tuvo pérdidas.

A distancia D2 registró menor valor de logro en la combinación en que ambas hembras estuvieron presentes (M/H/J) y la pérdida propia superó a las debida a interferencia, excepto en la combinación M/H.

A distancia D3 tuvo menor índice de logro en las combinaciones en que estaba presente la hembra adulta, el único contexto en que registró pérdidas por interferencia fue cuando estuvieron las dos hembras presentes y el mayor índice de pérdida propia lo obtuvo para la combinación M/H que duplicó el valor del obtenido en el contexto M/J.

G1 M/H/J (N=126)	I. DE LOGRO (I.L)			I. DE PÉRDIDA TOTAL (I.P)			I. PÉRDIDA PROPIA (I.P _p)			I.PÉRD. X INTERF. (I.P _i)		
	M	H	J	M	H	J	M	H	J	M	H	J
D1	1	0,938	0,769	0	0,062	0,231	0	0,027	0,077	0	0,035	0,154
D2	0,876	0,703	0	0,124	0,297	1	0,088	0,027	0,111	0,036	0,270	0,889
D3	0,620	0,265	0,167	0,380	0,735	0,833	0,367	0,353	0	0,013	0,382	0,833

Tabla 5.16. Índices de pérdida y logro del Grupo 1. Combinación M-H-J (ensayos con los tres individuos presentes).

La hembra adulta (Tabla 5.16 y 5.17) para las distancias D1 y D2 tuvo un mayor nivel de logro para la combinación M/H/J que para M/H. En la combinación M/H/J registró más pérdidas causadas por interferencias del macho que propias. En la combinación MH, a distancia D1 todas las pérdidas fueron propias y a D2 todas fueron por interferencia.

Para la distancia D3 la hembra adulta en la combinación M/H obtuvo el mayor valor de logro y no tuvo pérdidas; para el contexto M/H/J su índice de logro fue menor y las pérdidas por interferencia superaron a las espontáneas.

G1 M/H	I. DE LOGRO (I.L)		I. DE PÉRDIDA TOTAL (I.P)		I. PÉRDIDA PROPIA (I.P _p)		I.PÉRD. X INTERF. (I.P _i)	
	M	H	M	H	M	H	M	H
(N=8)								
D1	1	0,833	0	0,167	0	0,167	0	0
D2	0,917	0,5	0,083	0,5	0	0	0,083	0,5
D3	0,6	1	0,4	0	0,4	0	0	0

Tabla 5.17. Índices de pérdida y logro del Grupo 1. Combinación M-H (ensayos en ausencia de la hembra juvenil).

La hembra juvenil (Tabla 5.16, 5.18 y 5.19) a la distancias D1 y D2 para la combinación M/J tuvo un mayor índice de logro que para M/H/J; a distancia D2 en el contexto M/H/J no obtuvo ninguna recompensa. Cuando estuvieron presentes los tres individuos, tuvo más pérdidas por interferencia que propias. En el contexto M/J, a distancia D1 su pérdida propia duplicó a la producida por interferencias del macho y a distancia D2 no tuvo pérdidas propias, solo recibió una interferencia por parte del macho.

A distancia D3 para la combinación M/J no obtuvo ninguna recompensa y todas sus pérdidas fueron espontáneas; en el contexto M/H/J todas sus pérdidas se debieron a interferencias.

G1 M/J	I. DE LOGRO (I.L)		I. DE PÉRDIDA TOTAL (I.P)		I. PÉRDIDA PROPIA (I.P _p)		I.PÉRD. X INTERF. (I.P _i)	
	M	J	M	J	M	J	M	J
(N=34)								
D1	1	0,786	0	0,214	0	0,143	0	0,071
D2	0,911	0,833	0,089	0,167	0,67	0	0,022	0,167
D3	0,8	0	0,2	1	0,2	1	0	0

Tabla 5.18. Índices de pérdida y logro del Grupo 1. Combinación M-J (ensayos en ausencia de la hembra adulta).

La hembra juvenil también fue evaluada a distancias D1 y D2 en un contexto en que estuvo sola (en ausencia de macho adulto y hembra adulta), si bien el N es muy bajo, en ambas instancias obtuvo el máximo índice de logro y no tuvo pérdidas.

G1 J	I. DE LOGRO (I.L)	I. DE PÉRDIDA TOTAL (I.P)	I. PÉRDIDA PROPIA (I.P _p)
(N=3)	J	J	J
D1	1	0	0
D2	1	0	0
D3	ND	ND	ND

Tabla 5.19. Índices de pérdida y logro del Grupo 1. Combinación J (ensayos en ausencia de macho adulto y hembra adulta). ND: sin datos.

b) Grupo 2

En el Grupo2 (Tabla 5.20) se encontró que tanto el macho como la hembra para la distancia D1 obtuvieron el máximo valor de índice de logro y no tuvieron pérdidas.

A las distancias D2 y D3, el logro del macho disminuyó con la distancia y las pérdidas propias superaron a las debidas a interferencias.

G2 M/H	I. DE LOGRO (I.L)		I. DE PÉRDIDA TOTAL (I.P)		I. PÉRDIDA PROPIA (I.P _p)		I.PÉRD. X INTERF. (I.P _i)	
	M	H	M	H	M	H	M	H
(N=37)								
D1	1	1	0	0	0	0	0	0
D2	0,63	0,3	0,37	0,7	0,36	0,25	0,01	0,45
D3	0,32	0	0,68	1	0,64	0,6	0,04	0,4

Tabla 5.20. Índices de pérdida y logro del Grupo 2. Combinación M-H (ambos individuos presentes).

Los logros de la hembra también fueron menores al aumentar la distancia de presentación. A la distancia D2 sus pérdidas por interferencias del macho fueron mayores que sus pérdidas espontáneas. A distancia D3 la hembra no recuperó ninguna recompensa y sus pérdidas propias superaron a las producidas por el macho.

G2	I. DE LOGRO	I. DE PÉRDIDA TOTAL	I. PÉRDIDA PROPIA
M	(I.L)	(I.P)	(I.P _p)
(N=8)	M	M	M
D1	1	0	0
D2	0,7	0,35	0,35
D3	0,3	0,7	0,7

Tabla 5.21. Índices de pérdida y logro del Grupo 2. Combinación M (macho solo).

Cuando el macho fue evaluado solo, si bien el N es muy bajo, obtuvo índices de logro para cada distancia similares a los que registró en compañía de la hembra. El índice de pérdida total en este caso correspondió al de pérdida propia porque al estar aislado no recibió interferencias (Tabla 5.21).

- ii. Se calculó la proporción general (D1+D2+D3) de pérdidas propias vs pérdidas por interferencia de cada individuo, en las diferentes combinaciones grupales.

a) Grupo 1

Para las tres combinaciones (M/H/J, M/H y M/J) el macho siempre registró un mayor porcentaje de pérdidas propias (89%, 91% y 89%, respectivamente) que por interferencia (Fig. 5.32 a 5.34).

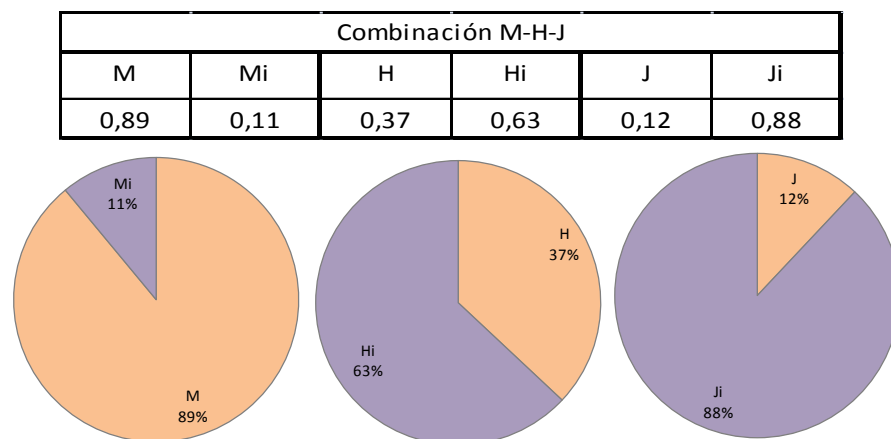


Figura 5.32. Proporción de pérdidas propias vs pérdidas por interferencias combinación M-H-J (ensayos con los tres individuos presentes). M: pérdida propia del macho adulto; Mi: pérdida del macho adulto por interferencia; H: pérdida propia de la hembra adulta; Hi: pérdida de la hembra adulta por interferencia; J: pérdida propia de la hembra juvenil; Ji: pérdida de la hembra juvenil por interferencia.

La hembra adulta tuvo un mayor porcentaje de pérdidas por la interferencia del macho en la combinación M/H/J (63%). En el contexto M/H registró el mismo porcentaje de pérdidas propias que causadas por el macho (Fig. 5.32 y 5.33).

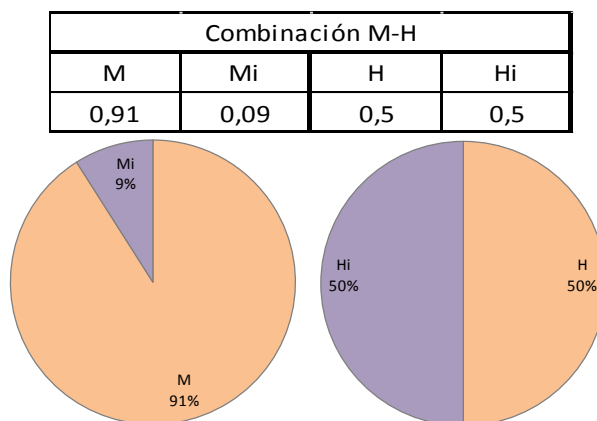


Figura 5.33. Proporción de pérdidas propias vs pérdidas por interferencias, combinación M-H (ensayos en ausencia de la hembra juvenil). M: pérdida propia del macho adulto; Mi: pérdida del macho adulto por interferencia; H: pérdida propia de la hembra adulta; Hi: pérdida de la hembra adulta por interferencia.

La hembra juvenil registró mayor porcentaje de pérdidas por interferencia (88%), cuando estuvieron presentes los tres individuos (M/H/J); en el contexto M/J el porcentaje de pérdidas propias (60%) superó a las causadas por interferencias (Fig. 5.32 y 5.34).

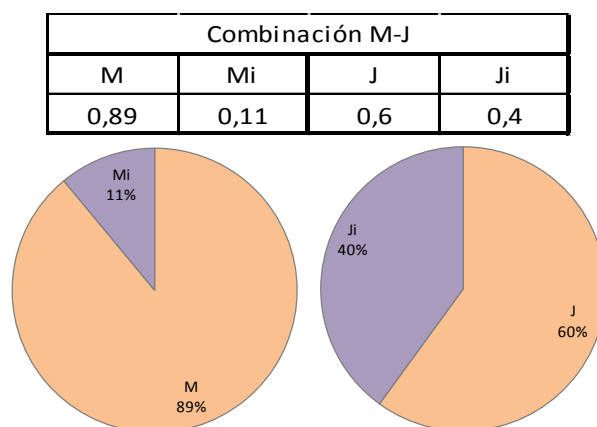


Figura 5.34. Proporción de pérdidas propias vs pérdidas por interferencias, combinación M-J (ensayos en ausencia de la hembra adulta). M: pérdida propia del macho adulto; Mi: pérdida del macho adulto por interferencia; J: pérdida propia de la hembra juvenil; Ji: pérdida de la hembra juvenil por interferencia.

c) Grupo 2

El análisis evidenció que el 96% de las pérdidas que tuvo el macho fueron principalmente debidas a interrupciones espontáneas, mientras que la hembra registró un mayor porcentaje de pérdidas causadas por las interferencias del macho (58%) (Fig. 5.35).

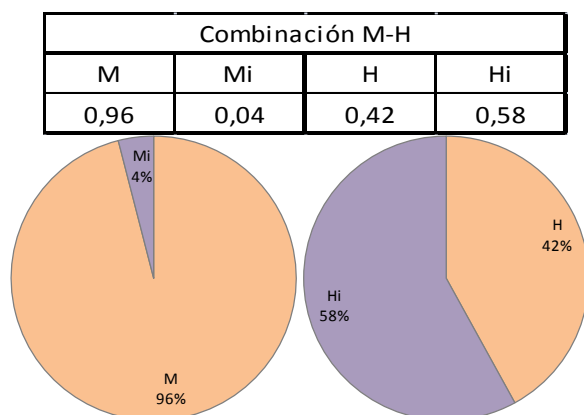


Figura 5.34. Proporción de pérdidas propias vs pérdidas por interferencias, combinación M-H (ensayos con los dos individuos presentes). M: pérdida propia del macho adulto; Mi: pérdida del macho adulto por interferencia; H: pérdida propia de la hembra adulta; Hi: pérdida de la hembra adulta por interferencia.

5.4 Discusión

En este estudio sobre conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos *Sapajus cay* en condiciones de cautiverio, ambos grupos exhibieron patrones dirigidos hacia el diseño experimental durante la instancia control y los tres tratamientos.

El análisis de las secuencias de acción mostró que la elección de la estrategia de recuperación de los ítems alimentarios se relacionaba con las posibilidades de alcance directo y la distancia a la que se presentaban las recompensas. Durante los tratamientos en que el alimento se disponía contra el alambrado, lo tomaron directamente con la mano y no se registraron secuencias de intento o de uso de palos, mientras que en los ensayos en que las recompensas se presentaban alejadas del perímetro del recinto, recurrieron al uso de herramientas para acercarlas e ingresarlas.

Al dificultarles el acceso directo (distancias D1 y D2), los individuos ampliaron el repertorio de secuencias de acción en el área experimental, observándose acciones con objetos que posibilitaban la extensión de su alcance (intentos con palos, secuencias de uso de herramientas en las que establecían contacto con la recompensa sin lograr recuperarla y manipulaciones del dispositivo) y también secuencias de manipulaciones de palos en el área experimental que se pueden relacionar con la evaluación de las propiedades de estos objetos como potenciales herramientas.

Los sujetos experimentales realizaron manipulaciones del dispositivo (MPD) en todas las instancias: control y tratamientos (D1, D2 y D3). Durante los tratamientos se registró mayor frecuencia de manipulaciones del dispositivo que de intentos con palos y estas secuencias podían finalizar o no, con la recuperación de ítems alimentarios. En el caso del control (en que el dispositivo se presentaba sin recompensas) y de los tratamientos que no terminaron con la recuperación de ítems (MPD-Tipo2), la función de la manipulación del dispositivo no fue la obtención del recurso. Por otro lado, las secuencias en las que los monos manipularon el dispositivo y finalizaron con la recuperación directa de recompensas (MPD-Tipo1) sin duda entran en la categoría de manipulaciones. Se trata de esquemas de acción en que los sujetos manipularon un primer objeto (bandeja) y con éste produjeron una modificación en la configuración espacial de un segundo objeto (recompensas), siendo además los individuos responsables (Shumaker et al, 2011) de orientar y modificar la posición de la bandeja. Por tanto, la bandeja podría ser considerada una herramienta. Otra posible interpretación es que los sujetos actuaron sobre un primer objeto (bandeja) y la acción sobre las recompensas (segundo objeto) ocurrió por defecto (Fragaszy, et al 2004), tratándose de una acción de orden cero y no de uso de herramientas. Aquí nos referiremos a estas secuencias como manipulaciones.

Lockman y Kahrs (2017) plantean que los individuos necesitan tener en cuenta las características materiales y combinaciones entre los objetos y superficies, señalando que la sensibilidad a las asequibilidades (affordances) de los objetos parece crucial para el uso eficaz de herramientas. En este sentido, una posible explicación para la ocurrencia de las manipulaciones (MPD- Tipo2) es que formaban parte de conductas exploratorias que les permitían detectar a través de la acción sobre el objeto (bandeja) las asequibilidades que éste ofrecía. Esta sensibilidad a las posibilidades del objeto pudo haber contribuido a la

manipulación de la bandeja para recuperar el alimento (MPD-Tipo1), dándose una sinergia entre la detección de las *affordances*, las posibilidades que ofrecen los objetos, y el aprendizaje motor, las acciones que pueden realizar a partir de manipularlos (Lockman & Kahrs, 2017; Resende et al, 2021).

Todos los individuos evaluados operaron sobre el dispositivo y realizaron recuperaciones de alimento, demostrando capacidad para recombinar esquemas de acción manipulativos y generar secuencias de uso de herramientas; sin embargo, la identidad del individuo operador tuvo un peso significativo en la expresión de estas conductas. Los machos adultos tuvieron una mayor frecuencia de manipulaciones dirigidas a objetos, manipulaciones de la bandeja con obtención de ítems y de uso de palos como herramientas. Estas diferencias de clase también fueron observadas para *S. cay* silvestres en Paraguay y Brasil; en estos estudios se encontró que las manipulaciones de alimento que requerían de un alto esfuerzo físico eran exclusivas de los machos adultos (Smith, 2017; Júnior et al., 2019). Teniendo en cuenta lo anterior, se puede proponer que uno de los factores que afectó la mayor frecuencia de manipulación del dispositivo bandeja por parte de los machos adultos, fue su mayor fuerza física para realizar manipulaciones vigorosas a través del alambrado.

La observación de una performance diferencial según la identidad del actor encontrada en este experimento también puede explicarse a partir del papel que van Schaik et al, (1999) asignan a la tolerancia, considerándola un factor clave que afecta la posibilidad de que los animales puedan concentrar mejor su atención en la exploración de objetos y aprendan habilidades para usar herramientas. La dinámica del flujo de interacciones sociales registradas durante los ensayos, haciendo foco en las interferencias producidas y recibidas por los individuos, evidencian la modulación del entorno social para la expresión a nivel individual del uso y manipulación de objetos. El tipo de interferencias observadas y clasificadas en tres categorías (suplantación, expulsión e interrupción), resultaron equiparables a los tres niveles de severidad del agonismo (suplantación, amenazas y sumisión, y contacto físico) propuestos por Frigaszy et al, (2004) para los monos capuchinos. El flujo bidireccional de interferencias y la presencia de una mayor diversidad de obstaculizaciones se relacionaría con la disputa por un recurso entre individuos que se encuentran más cercanos en la jerarquía. Los individuos que fueron mayormente receptores

(y no, emisores) de interferencias registraron bajos porcentajes de secuencias de actividad y de recuperación de recompensas. Esto coincide con los resultados obtenidos por Fragazy y Visalberghi (1989) quienes observaron que solo algunos de los monos capuchinos evaluados eran tolerados para operar con dispositivos experimentales, otros accedían si ciertos individuos no estaban presentes, siendo las demandas de vigilancia social y el mantenimiento del espacio entre estos animales un factor que disminuía el interés en los objetos y la posibilidad de aprender sobre sus asequibilidades. La mayor eficacia de recuperación individual encontrada para las combinaciones en que no estaba presente uno de los individuos o cuando un individuo estaba solo, también puede interpretarse a partir de la limitación en la expresión del comportamiento que produce la presencia de conespecíficos. Siguiendo con esta línea, Cronin et al, (2014) proponen que la inhibición comportamental es una estrategia adoptada por individuos de bajo rango social, que se abstienen de realizar una tarea a pesar de poseer las habilidades necesarias para resolverla, y de este modo evitan los costos de recibir agresión cuando otros conespecíficos están presentes. Otra posible explicación es que la ocurrencia de inhibición del comportamiento de los subordinados represente una conducta engañosa. Desde esta perspectiva el individuo submisivo oculta información a su competidor absteniéndose de realizar una conducta (no opera con el aparato) mientras es observado y evita el riesgo de usurpación del recurso por parte del dominante (Kummer et al, 1996; Brosnan & de Waal, 2000; Hare et al, 2006; Karg et al, 2015).



Capítulo 6

Estudios experimentales sobre conductas de uso y manipulación de objetos en monos capuchinos *Sapajus nigritus* silvestres

6.1 Introducción

Los experimentos a campo ofrecen la oportunidad de controlar y manipular sistemáticamente la información disponible para los sujetos de estudio y permiten comprender el significado funcional del comportamiento de los primates con relación a los componentes naturales de su entorno (Garber & Bicca-Marques, 2007; Janson & Brosnan, 2013).

A partir de los resultados obtenidos durante la etapa descriptiva (Capítulo 3) el estudio sobre conductas dirigidas a objetos de monos capuchinos *Sapajus nigritus* continuó con la realización de un experimento natural diseñando para evaluar este comportamiento en condición de silvestría.

Dado que no se han hecho estudios experimentales sobre conductas dirigidas a objetos en *S. nigritus* de Argentina y no existen reportes de uso de herramientas para esta especie en el Parque Nacional Iguazú, el objetivo de esta investigación fue estudiar la respuesta de los monos capuchinos *S. nigritus* silvestres frente a un diseño experimental, que propiciaba el uso de objetos para la obtención de un recurso alimentario cuya accesibilidad estaba restringida por la distancia.

Para ello se tuvieron en cuenta los siguientes objetivos específicos:

1. Estudiar la respuesta de monos capuchinos silvestres frente a un diseño experimental que propiciaba el uso de objetos.
2. Analizar las diferencias entre edades, sexos e individuales de monos capuchinos en un ambiente silvestre frente a una contingencia experimental.
3. Evaluar la influencia del contexto social en la manifestación de pautas de uso y manipulación de objetos de monos capuchinos en ambiente silvestre.

6.2 Materiales y métodos

El dispositivo utilizado en silvestría se diseñó para ser equiparable con la situación del cautiverio. En este caso se utilizó una bandeja encerrada en una jaula que se ubicaba interceptando la ruta de desplazamiento de la tropa. Se realizó un solo tratamiento: la presentación de comida a una distancia fija del mallado frontal de la caja y cada clase etaria (sexo/edad) conformó un grupo control para las demás. La variable independiente fue la presentación del dispositivo con recompensas en cada ensayo, y las variables dependientes la estructura y frecuencia de conductas en el área experimental y las interacciones entre los sujetos de estudio.

La experimentación se ajustó al *Protocolo para Trabajos de Investigación sobre Caí del Parque Nacional Iguazú* (Autorización de investigación expedida por la Administración de Parques Nacionales, bajo el número: NEA 120 Rnv4). El aprovisionamiento del dispositivo se realizó fuera de la vista de los individuos y se ofreció el alimento autorizado (banana) para manipulaciones con suministro dietario en esta área protegida. El aparato se ubicaba, anticipando el paso de la tropa, en lugares abiertos, y lejos de zonas donde se podían encontrar turistas. Los observadores se distribuían alrededor del área experimental, manteniendo la mayor distancia posible que permitía acceso visual a los sujetos y registro de su comportamiento. El equipo de investigación se desplazó por sendas que ya habían sido abiertas por otros grupos de trabajo, minimizando el nivel de impacto ambiental. No se estableció contacto físico con los monos, ni se les dio comida en forma directa. Al finalizar cada ensayo, se retiraba todo el material utilizado y los restos de ítems alimentarios que pudieran haber quedado en el área.

6.2.1 Sujetos y lugar de estudio

Este estudio se llevó a cabo con monos capuchinos (*Sapajus nigritus*) en el Parque Nacional Iguazú, provincia de Misiones, Argentina. Se trabajó con la tropa Macuco formada por veintiséis individuos (7 machos adultos, 8 hembras adultas, 7 machos juveniles y 4 infantes) (descriptos en 3.2.1.2 y 3.2.2).

6.2.2 Dispositivo experimental

Se trabajó con un dispositivo que presentaba un mallado perimetral que posibilitaba el contacto visual y olfativo con la recompensa, pero restringía el alcance directo mediante el cuerpo (Fig. 6.1). El mismo consistía en una caja de 0,70 m x 0,80 m x 0,50 m, cada lado presentaba un marco de madera (saligna horneada de 1" x 1") y un contramarco de la misma madera pero de diferente espesor (1" x ½"). Las caras tenían tejido metálico doble, por fuera alambrado fino de pajarera y por dentro malla galvanizada de 0,025 m de abertura. El techo era una tapa rebatible que permitía el aprovisionamiento de la bandeja, se aseguraba con un gancho pasador de hierro doblado. La cara frontal presentaba una abertura superior de 0,04 m de alto, con acceso a una bandeja y una abertura inferior de 0,10 m de alto donde terminaba una rampa. La bandeja de chapa lisa galvanizada, interior y fija estaba ubicada a 0,4 m de altura y sus dimensiones eran 0,80 m x 0,30 m. Entre el borde distal de la bandeja y el alambrado de la cara posterior quedaba un espacio de 0,20 m para permitir la caída de las recompensas. La rampa consistía en una chapa metálica galvanizada de 0,70 m x 0,80 m, para evitar aristas filosas, los bordes de la bandeja y la rampa habían sido doblados 0,01 m y apretados.



Figura 6.1. Dispositivo-caja: componentes y dimensiones

6.2.3 Diseño experimental

El aparato experimental que exigía el uso de objetos para la obtención de las recompensas alimentarias se ubicó en diferentes zonas según el patrón diario de desplazamiento de las tropas, analizando y prediciendo la mayor probabilidad de encuentro según cada situación en particular. En dos oportunidades cambiaron la ruta de desplazamiento y no llegaron a la zona anticipada para su encuentro con el dispositivo. Se evaluó si los individuos resolvían la situación-problema para recuperar el ítem alimentario y si el patrón de uso de herramientas exhibido era influenciado por el contexto social. Las sesiones experimentales tuvieron lugar por la mañana y la tarde (entre 06:30 y 17:30 hs) durante el mes de noviembre de 2014. Se realizaron un total de 47 ensayos experimentales durante 50 horas de observación y registro efectivos.

Los ejes considerados para contextualizar las observaciones/registros están descritos en el apartado 3.2.3.2. Aquí solo se presentan a modo de lista y se detallan los marcadores de contexto que se agregaron en esta etapa experimental.

1. Localización de los individuos.
2. Posición de los individuos. Para determinar la posición del grupo además de la distribución vertical, se estableció la posición horizontal con relación a la ubicación del dispositivo experimental. Se realizó el conteo directo para determinar la densidad, en diferentes horarios durante las sesiones de experimentación.
3. Identificación.
4. Posición del observador.
5. Observación y registro: elección de la técnica.
6. Tiempo.

El procedimiento fue el siguiente:

- 1- Salida al campo y encuentro de la tropa en el área de dormitorios registrada el día anterior.
- 2- Seguimiento del grupo.
- 3- Anticipación de la llegada de la tropa a una zona, según la ruta de desplazamiento.

- 4- Llegada a la zona de experimentación y colocación/sujeción del dispositivo
- 5- Aprovechamiento y cierre de la caja.
- 6- Ubicación de la filmadora fija y alejamiento del área de experimentación.
- 7- Determinación de los puntos de observación y espera de la llegada de la tropa.
- 8- Observación y registro.
- 9- Retiro del aparato experimental y limpieza del área.

El dispositivo se ubicó sobre el piso en áreas abiertas (que facilitaban el acceso visual de los individuos) y con terreno plano (para que el aparato permanezca nivelado). Para sujetarlo se usaron estacas metálicas clavadas en la tierra y/o zunchos elásticos amarrados a troncos. En 8 ensayos no fue posible fijar el dispositivo antes de la llegada de la tropa. En los 7 primeros ensayos se colocaron señuelos (rodajas de banana) sobre el techo del aparato para atraer la atención de los individuos hacia el área experimental y en 4 oportunidades se usaron para asegurar la detección de la caja en sitios de gran densidad de cobertura vegetal. Algunas de las recompensas (rodajas de banana) se ubicaron sobre la bandeja con palos intercalados y otras se insertaron en los extremos distales de palos que sobresalían por la abertura superior. La presentación de las bananas insertas en los palos tuvo como finalidad realzar el estímulo e inducir el uso de palos para alcanzar las recompensas sueltas. Los ítems alimentarios se acomodaban dispuestos en una línea a 0,2 m de la abertura superior.

El aparato permitía el uso de herramientas (palos) mediante dos estrategias, acercar o empujar. Para la estrategia acercar, el individuo debía usar el palo para arrastrar la rodaja de banana hacia sí y recogerla con la mano (o boca) por la abertura frontal superior de 0,04 m de alto. Si usaba la estrategia empujar, debía arrastrar la rodaja hasta el borde distal de la bandeja y cuando caía por la rampa la recogía con la mano (o boca) por la abertura frontal inferior de 0,1 m de alto. Ambas estrategias estuvieron habilitadas y los sujetos tenían libre acceso al aparato.

6.2.4 Técnicas de observación y sistemas de registro

La investigación se desarrolló conforme a las pautas establecidas en el *Protocolo para Trabajos de Investigación sobre Caí en el Parque Nacional Iguazú*. Las tareas de campo se

realizaron con la colaboración de tres asistentes entrenados en el registro de comportamiento.

Para las observaciones experimentales (Klimovsky, 1997) se aplicaron las técnicas de ocurrencia de pautas, lugar focal y grupo focal (Altman, 1974). El registro de las secuencias de acción dirigidas a objetos se estructuró de manera continua y segmentada (1/0) y se usó registro temporal instantáneo para los censos en el área experimental (Martin & Bateson, 1986). Las observaciones se realizaron a ojo descubierto y con binoculares y se registró mediante notas de campo, planillas, filmaciones, fotografías y grabaciones de audio (Lehner, 1979).

Las tareas a desarrollar fueron:

1. Descripción y registro de secuencias de conductas dirigidas a objetos. Descripción de los contextos de aparición de dichas secuencias.
2. Observación, registro y descripción de las relaciones intraespecíficas, aspectos relevantes en cuanto a la conformación del grupo y distribución espacial.
3. Descripción de estructura del ambiente. Determinación de la situación espacial de la tropa dentro del parque.
4. Toma de fotografías, filmación de secuencias y grabación de audios.

a) Registro de secuencias

Para cada ensayo se registraron: el primer contacto con el dispositivo, el contacto y recuperación de señuelos y los patrones de acción realizados por los individuos en el área experimental.

Los patrones de acción se registraron según tres categorías: (a) Conductas dirigidas al dispositivo, (b) Conductas dirigidas a objetos en el área experimental⁶ y (c) Conductas dirigidas hacia las recompensas.

Los ensayos finalizaban cuando todos los señuelos y recompensas eran consumidos o cuando los individuos permanecían sin contactar u operar sobre el dispositivo por más de 5 minutos seguidos.

⁶ Área experimental: zona que comprende el área A1, desde el nivel suelo (E1) hasta el techo/tapa del dispositivo caja.

Los observadores permanecían alejados hasta que los individuos se retiraban del área, luego procedían al retiro del dispositivo y de los restos de alimento que podían haber quedado.

b) Planillas de censos

Para cada ensayo se anotó el registro de encuentro (horario en que aparecía el primer individuo a la vista dentro del área focal⁷), primer contacto (horario, identidad y número de los primeros individuos que contactaban el aparato), zona (área del parque en que se desarrollaba el ensayo), número de censo y fecha.

Censos horizontales: el registro se iniciaba a partir de que el primer individuo tocaba el suelo en el área focal. Se anotaba el horario de inicio y cada 30 segundos la cantidad y ubicación de los individuos a nivel del suelo (E1) en las áreas concéntricas al dispositivo (A1/A2/A3/F). El área A1, era adyacente al dispositivo y abarcaba la zona perimetral que se extendía hasta dos cuerpos de distancia (Fig. 6.2).

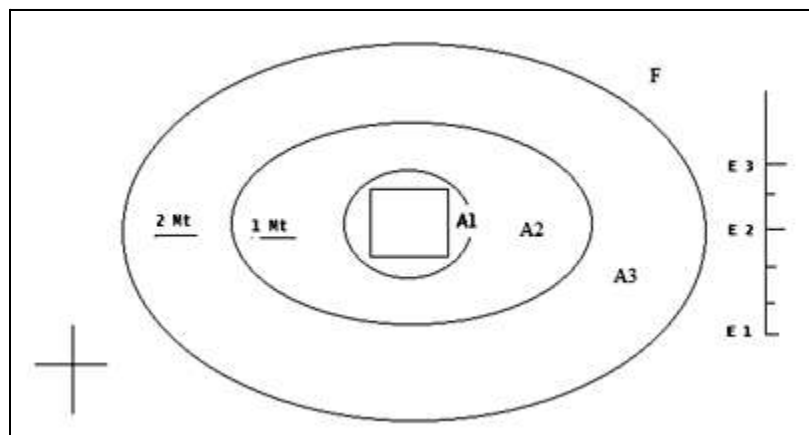


Figura 6.2. Área focal: extensión en el plano horizontal. A1: en contacto con el dispositivo y hasta dos cuerpos de distancia; A2: un metro a partir del límite A1; A3: dos metros a partir del límite A2.

Censos verticales: el registro se iniciaba a partir del registro de encuentro y se anotaba cada 60 segundos la cantidad de individuos observados en los estratos por encima del nivel del suelo (/E2/E3/E4).

⁷ Área focal: zona que abarca la ubicación horizontal: A1/A2/A3/F y la ubicación vertical: E1/E2/E3/E4.

Se realizaron filmaciones ubicando una cámara (JVC HD Everio GZ-HM30, Zoom 40x) en posición fija y orientada hacia el dispositivo. La cámara era activada por un observador cuando alguno de los sujetos de estudio se dirigía hacia el aparato o a partir del primer contacto. Se obtuvieron además videos accesorios con cámaras de celulares. Se anotaba la fecha, horario de inicio y número de réplica diaria para cada filmación. Se tomaron fotografías del área experimental y de los individuos interactuando con el aparato por medio de una cámara Kodak EasyShare C533-5,0 MP. Para cada foto se anotaba la fecha, horario, número de réplica diaria y motivo.

c) Criterio de identificación de los sujetos de estudio

Los sujetos fueron reconocidos aplicando dos criterios.

Según sus edades, en cuatro clases: MA (machos adultos), HA (hembras adultas), MJ (machos juveniles) e IN (infantes).

A nivel individual, distinguiendo el patrón de coloración, forma y tamaño de los penachos y marcas permanentes.

6.2.5 Codificación de secuencias de acción en el área experimental

Se empleó un código operativo que diferencia ocho categorías de secuencias dirigidas hacia las recompensas, dispositivo u objetos presentes en el área experimental. La clasificación de los patrones de acción registrados durante los ensayos fue estructurada según esta codificación.

La descripción de las secuencias consta en el apartado 4.2 y 5.2, solo se aclaran las variaciones relacionadas con este diseño y se describen las nuevas categorías observadas.

1. IMA: intentos con la mano. La mano o la mano y el brazo pueden ser introducidas a través del alambrado o las aberturas superior e inferior. El ítem en ningún caso es retirado a través del alambrado o aberturas superior/inferior.

2. MPA: manipulación directa de la recompensa. Ingresan la mano, o la mano y el brazo, a través del alambrado o las aberturas superior e inferior y retiran la recompensa del aparato. Finaliza con recuperación.

3. OCR: orden cero con recuperación. Secuencias de movimientos en las que los individuos toman y retiran de la caja un palo que tiene inserta una rodaja de banana en el extremo distal. El acercamiento de la rodaja de banana es consecuencia directa de haber acercado el palo, y no de haberlo usado sobre la recompensa para moverla. Finaliza con recuperación.

4. OCN: orden cero sin recuperación. Secuencias de movimientos en las que los individuos manipulan un palo con una rodaja de banana inserta en el extremo distal, pero no la toman. Se observó que puede ocurrir cuando la recompensa queda sobre la bandeja fuera de alcance, les es robada o abandonan la secuencia antes de tomar el ítem. No existe recuperación.

5. MPP: manipulación de palos. Incluye sacar palos por el alambrado o abertura superior/inferior.

6. UHA: uso de herramientas sin recuperación de la recompensa.

7. UHR: Incluye tirar/empujar la recompensa. La secuencia finaliza con el retiro del ítem alimentario por la abertura superior o inferior. Finaliza con recuperación.

8. MPD: manipulación del dispositivo experimental. Secuencias de contacto con el dispositivo-caja en las que se distinguieron dos modalidades de operación:

a) Modalidad US: uso del dispositivo como sustrato. Incluye secuencias conductuales que implican desplazamientos, sujeción y/o apoyo de alguna parte del cuerpo sobre el dispositivo. Estos comportamientos los realizan mientras mantienen el contacto con la caja, pero sin modificar la disposición espacial de esta o de alguna de sus partes.

b) Modalidad UO: uso del dispositivo como objeto. Agrupa secuencias conductuales dirigidas hacia el dispositivo caja (balancear, empujar y trasladar, sacudir, voltear, tirar de las sogas de transporte, manipular los zunchos de sujeción, quitar el seguro de la tapa y levantar la tapa, entre otros). La caja es el objeto de su comportamiento.

De acuerdo a las acciones inmediatas posteriores, las secuencias MPD-UO se agruparon en dos tipos:

1. Tipo 1. Luego de la manipulación del dispositivo, el sujeto recuperó recompensas mediante secuencias MPA y OCR. Finaliza con recuperación.

2. Tipo 2. Luego de la manipulación del dispositivo, el sujeto ejecutó un comportamiento que no finalizó con la recuperación de ítems alimentarios (IMA, dirigir mirada hacia las recompensas a través del alambrado o abertura superior, inspeccionar a través de la abertura inferior, interferir a otros individuos, alejarse o cambiar de actividad).

6.2.6 Niveles de recuperación

Se definieron tres niveles de acuerdo a la proporción de recompensas que resultaron recuperadas durante cada ensayo.

- Recuperación total (RT): al finalizar el ensayo todas las recompensas presentadas fueron tomadas y retiradas de la caja.
- Recuperación parcial (RP): al finalizar el ensayo la cantidad de recompensas tomadas y retiradas de la caja varía entre: 1 y (n° de recompensas presentadas – 1).
- Sin recuperación (SR): al finalizar el ensayo todas las recompensas permanecen dentro de la caja.

6.2.7 Interferencias

La definición y clasificación de las interferencias consta en el apartado 5.2, solo se aclaran las variaciones relacionadas con el diseño.

El receptor de la interferencia debía estar presente en el área experimental, y podía estar realizando secuencias dirigidas a las recompensas (IMA, OCN o UHA), u otras actividades que no implicasen dirigir conductas hacia las recompensas (MPD, MPP, comiendo, parado, sentado o desplazándose).

6.2.8 Pérdidas y logros

La definición de los índices consta en el apartado 5.2, solo se aclaran las variaciones relacionadas con el diseño.

Nº de pérdidas: sumatoria de intentos de recuperación con y sin interferencias (IMA, OCN y UHA).

Nº de logros: número total de recuperaciones o secuencias dirigidas a las recompensas en las que el operador (individuo que realiza la secuencia) finaliza con la toma del ítem alimentario (MPA, OCR, UHR).

6.2.9 Eficacia de recuperación

La definición de los índices consta en el apartado 5.2, solo se aclaran las variaciones relacionadas con el diseño.

Total recuperados: número de ítems alimentarios tomados del dispositivo caja durante el ensayo.

6.2.10 Análisis estadístico

a) Secuencias en función de la clase de edad de los individuos (Tabla 1).

El ajuste de la distribución de la frecuencia de las secuencias a la distribución normal se evaluó mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y la homocedasticidad de varianzas mediante la prueba de Levene, encontrando ausencia de ajuste ($p < 0,05$). Para validar dichos supuestos se utilizó una transformación de la variable respuesta (frecuencia absoluta) a la raíz cuadrada y se procedió a comparar a través de un ANOVA univariado según las clases de edad (niveles IN/MJ/MA/HA). Todos los análisis se estratificaron por Tipo de secuencia (IMA/MPA/MPD/MPP/OCN/OCR/UHR/UHA). Se aplicó el mismo criterio de análisis que el usado en el experimento en cautiverio para evaluar las secuencias en función del grupo/instancia/ identidad. Fueron excluidos aquellos casos en los que los individuos no lograron ser identificados (NI). Se analizaron dos situaciones: evaluando a todos los individuos (situación A) y excluyendo al individuo macho adulto con mayor impacto: ED (situación B).

b) Frecuencia absoluta total (FA) de la secuencia MPD según modalidades de la secuencia (UO/US) entre las clases de edad de los individuos (Tabla 2).

Para la secuencia MPD (manipulación del dispositivo) se procedió a comparar la frecuencia absoluta total entre las clases de edad (niveles IN/MJ/MA/HA) estratificando por modalidades de la secuencia (niveles UO/US), mediante la prueba de Chi cuadrado. El nivel de significación elegido fue $p < 0,05$.

Se analizaron dos situaciones: evaluando a todos los individuos (situación A) y excluyendo al individuo macho adulto con mayor impacto: ED (situación B).

c) Eficacia de recuperación porcentual (ER%) según situación (A/B) entre las clases de edad de los individuos (Tabla 6).

La eficacia de recuperación porcentual (ER%) se calculó para el total de ensayos como: $ER\% = (\text{total recuperados} / \text{total ofrecidos}) * 100$.

Posteriormente se procedió a comparar la ER% entre las clases de edad de los individuos (MJ/MA/HA) a través de ANOVA univariado. Se realizó una transformación al Arcoseno de la variable respuesta (ER%). Como prueba *post hoc* se utilizó la prueba de Tukey. El nivel de significación elegido fue $p < 0,05$.

Fueron excluidos aquellos casos en los que no se registró recuperación alguna debido a que ningún individuo participó del experimento y aquellos casos en los que los individuos no lograron ser identificados (NI).

El análisis se estratificó en dos situaciones: evaluando a todos los individuos (situación A) y excluyendo al individuo macho adulto con mayor impacto: ED (situación B).

6.3 Resultados

6.3.1 Secuencias de actividad en el área experimental

Los monos de este experimento realizaron secuencias de actividad en el área experimental (IMA, MPA, MPD, MPP, OCN, OCR, UHA y UHR) en todos los ensayos en que la ubicación del dispositivo fue interceptada por el avance de la tropa.

i. Sobre el total de ensayos con actividad (N=47) se analizó la presencia/ausencia (registro 1/0) de las ocho categorías de secuencias para todas las clases de edades (MA+HA+MJ+IN) (Fig. 6.3). El ensayo número 10 no pudo ser evaluado por problemas técnicos en el registro filmico, los resultados corresponden a los 46 ensayos restantes. Se registró la presencia de secuencias por ensayo: IMA (N=30); MPA (N=37); OCR (N=34); OCN (N=10); MPP (N=28); UHA (N=1), UHR (N=1) y MPD (N=45).

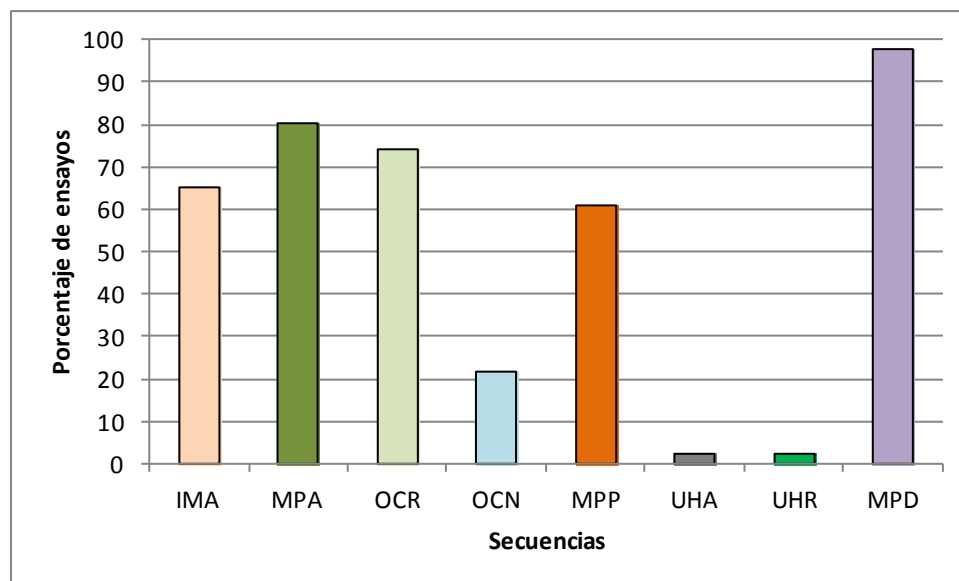


Figura 6.3. Frecuencia porcentual del registro 1/0 de ocurrencia de *secuencias dirigidas hacia las recompensas/dispositivo* (Ne= 46). IMA: intentos con la mano; MPA: manipulación directa de la recompensa; OCR: orden cero con recuperación; OCN: orden cero sin recuperación; MPP: manipulación de palos/objetos; UHA: uso de herramientas sin recuperación de la recompensa; UHR: uso de herramientas con recuperación de recompensa; MPD: manipulación del dispositivo experimental.

Realizaron secuencias de manipulación del dispositivo en la mayor parte de los ensayos (MPD=98%), y en porcentajes decrecientes se registraron ensayos con: manipulación directa de alimento (MPA=80%), secuencias de orden cero con recuperación (OCR=74%), intentos con la mano (IMA=65%), manipulaciones de palos (MPP=61%), secuencias de orden cero sin recuperación (OCN=22%) y secuencias de uso de herramientas con (UHR=2,2%) y sin recuperación (UHA=2,2%).

ii. Se analizó la distribución de frecuencias de secuencias (IMA, MPA, OCR, OCN, MPP, UHA, UHR y MPD) por ensayo. Se utilizó registro continuo de ocurrencia de pautas.

Se registró el total de patrones de actividad en el área experimental (N=1118) para los 46 ensayos (se excluyó el E₁₀). Las frecuencias obtenidas para todas las clases de edades (MA+HA+MJ+IN) fueron las siguientes: IMA (N=270), MPA (N=151), OCR (N=115), OCN (N=16), MPP (N=100), UHA (N=1), UHR (N=1) y MPD (N=464).

La representación de la distribución porcentual de secuencias del gráfico sectorizado (Fig. 6.4) evidenció que el mayor porcentaje de conductas las dirigieron hacia el aparato experimental (MPD= 41,5%) y en menor proporción realizaron: intentos con la mano para alcanzar los ítems presentados sobre la bandeja (IMA=24%), secuencias en las que directamente recuperaron con la mano (MPA=14%), secuencias en las que recuperaron recompensas insertas en palos (OCR=10%), manipulaciones de palos ubicados sobre la bandeja/dispositivo o en área A1 (MPP=8,9%), manipulaciones de palos con recompensas insertas que no lograron recuperar (OCN=1,4%), uso de herramientas sin recuperación (UHA=1%) y uso de herramientas con obtención de la recompensa (UHR=1%).

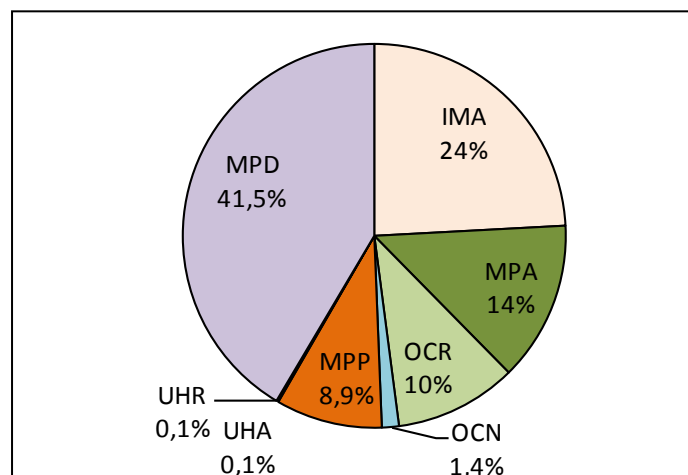


Figura 6.4. Frecuencia porcentual de *secuencias en el área experimental* (N=1118). IMA: intentos con la mano; MPA: manipulación directa de la recompensa; OCR: orden cero con recuperación; OCN: orden cero sin recuperación; MPP: manipulación de palos/objetos; UHA: uso de herramientas sin recuperación de la recompensa; UHR: uso de herramientas con recuperación de recompensa; MPD: manipulación del dispositivo experimental (Ne=46).

Se describió la estructura de las dos secuencias de uso de palos que finalizaron con la recuperación de la recompensa (Fig. 6.5) y sin recuperación (Fig. 6.6). Los términos de

la descripción refieren a cambios de postura y posición de los segmentos corporales y la transición entre posturas.

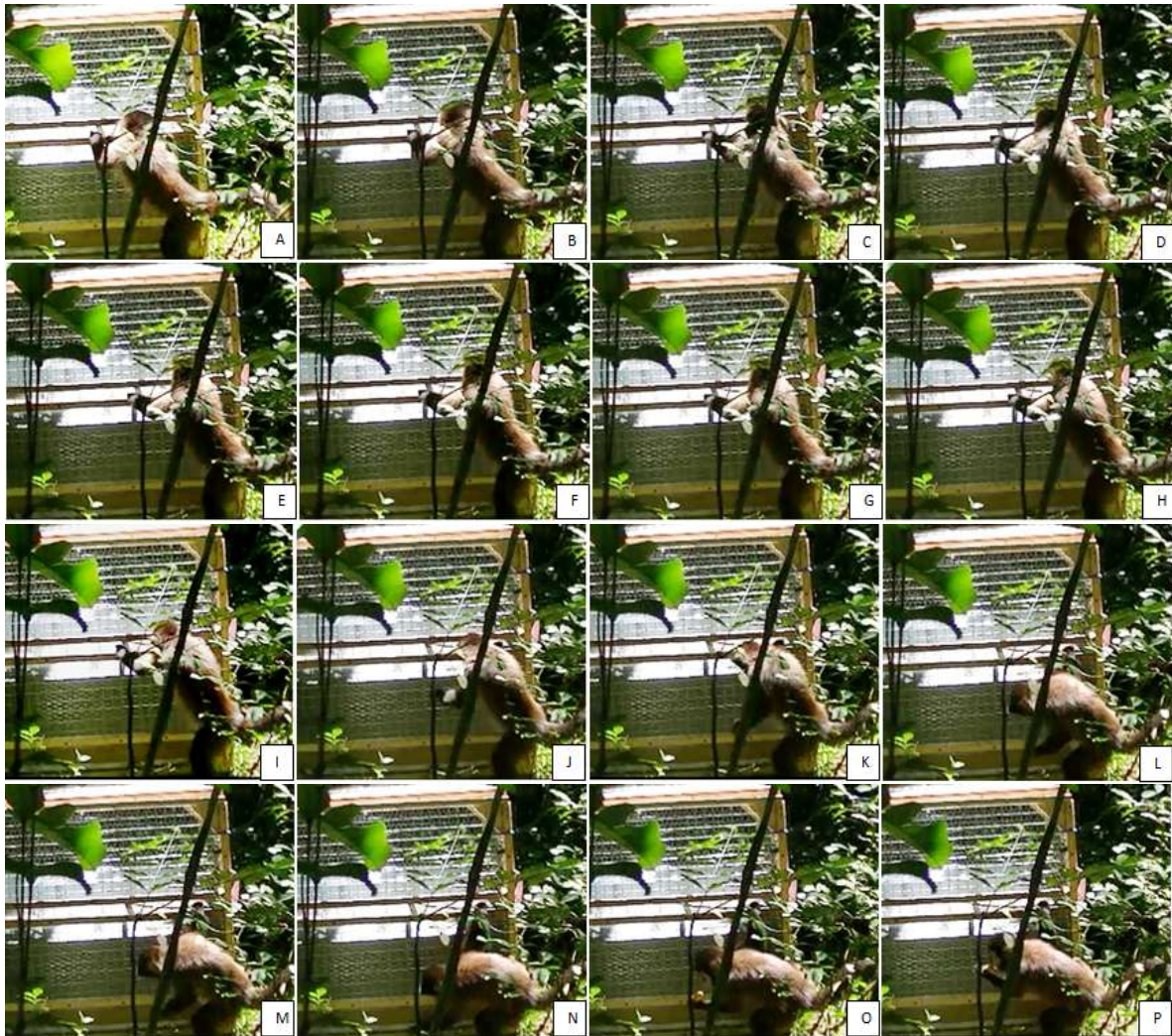


Figura 6.5. Detalle de la secuencia de uso de herramientas con recuperación de recompensa (UHR) realizada por la hembra adulta OF; ensayo N° 19, 11:09:57 hs (duración 15 segundos). Secuencia gráfica creada a partir de registro filmico. Descripción de los patrones de acción: en postura bípeda, tomándose del dispositivo con la mano izquierda - ingresa la mano derecha por la abertura frontal superior - toma un palo suelto ubicado a la derecha de una rodaja de banana - estira el brazo y contacta la rodaja con el extremo distal del palo - realiza con el brazo derecho un movimiento semicircular de derecha a izquierda, a medida que va girando el tronco y arrastra la rodaja hacia la abertura frontal superior - la rodaja de banana sale por la abertura y cae, quedando ubicada contra el dispositivo - suelta la herramienta, se sujeta con la mano derecha del dispositivo y libera la mano izquierda, mientras va bajando la cabeza, flexionando las patas y girando el tronco y cabeza hacia la izquierda - inclina el tronco hacia adelante, manteniendo la mano derecha sujeta del dispositivo - toma con la mano izquierda la rodaja del suelo - enderezando el tronco, y flexionando el brazo izquierdo va acercando el ítem alimentario a la boca - lo toma con la boca y salta hacia la izquierda alejándose del dispositivo - consume el alimento sobre una rama.



Figura 6.6. Detalle de la secuencia de uso de herramientas sin recuperación de recompensa (UHA) realizada por el macho adulto ED; ensayo N° 42, 17:25:54 hs (duración 22 segundos). Secuencia gráfica creada a partir de registro filmico. Descripción de los patrones de acción: en postura bípeda, tomándose del dispositivo con la mano izquierda - ingresa la mano derecha por la abertura frontal superior - toma un palo suelto ubicado a la izquierda de una rodaja de banana - realiza con el brazo derecho un movimiento semicircular de izquierda a derecha, toca la recompensa con el extremo distal del palo y le imprime un movimiento hacia la derecha - la rodaja de banana rueda y queda dentro del aparato, contra el alambrado lateral en el borde posterior de la bandeja - la observa por la abertura superior- suelta la herramienta - retira las manos y permanece sentado observando - apoya la mano izquierda sobre el marco de la abertura superior y se desplaza hacia el lateral derecho - introduce la mano derecha por la abertura en dirección hacia la rodaja (IMA) - retira la mano derecha mientras va bajando el tronco y la cabeza y flexionando las patas - con la mano izquierda sujeta del alambrado se inclina y observa por la abertura inferior - se incorpora y se asoma desde la cara frontal al alambrado lateral izquierdo, dirigiendo miradas hacia la rodaja - sujeto del alambrado frontal con mano izquierda, introduce la mano y el brazo derecho por la abertura superior (IMA) - retira la mano vacía y se aleja del área desplazándose por el E1.

iii. Se comparó a través de ANOVA univariado la frecuencia de cada tipo de secuencia (IMA, MPA, OCR, OCN, UHR, UHA, MPP, MPD) en función de las clases de edad/sexo de los individuos: infantes (IN), machos juveniles (MJ), machos adultos (MA) y hembras adultas (HA). Se analizaron dos situaciones: evaluando a todos los individuos (Situación A) y excluyendo al individuo macho adulto ED (Situación B).

Se encontraron diferencias significativas para las secuencias MPA (Razón-F=5,49, $p=0,0065$), MPD (Razón-F=4,57, $p=0,0044$) y MPP (Razón-F=3,43, $p=0,0276$); los machos adultos (MA) realizaron significativamente mayor cantidad de secuencias: MPA ($\bar{x} \pm SD= 2,81 \pm 1,80$), MPD ($\bar{x} \pm SD= 3,62 \pm 2,98$) y MPP ($\bar{x} \pm SD= 3,15 \pm 1,27$) que los infantes, machos juveniles y hembras adultas. No se encontraron diferencias significativas según clase de edad/sexo para IMA (Razón-F=2,36, $p=0,1067$), OCN (Razón-F=0,15, $p=0,8616$), OCR (Razón-F=0,76, $p=0,4767$); no se analizaron UHR y UHA debido a que sólo había un individuo (Tabla 1, Situación A).

Cuando se retiró al macho con mayor impacto (ED) de la clase MA, el resto de los machos adultos no realizaron significativamente más secuencias MPA ($\bar{x} \pm SD= 1,79 \pm 1,05$; Razón-F=0,33, $p=0,7185$), MPD ($\bar{x} \pm SD= 2,41 \pm 1,78$; Razón-F=0,50, $p=0,6814$) y MPP ($\bar{x} \pm SD= 2,86 \pm 1,46$; Razón-F=1,17, $p=0,3460$) que las hembras adultas, los machos juveniles e infantes. No se encontraron diferencias significativas en cuanto a la performance para ninguna de las clases de sexo/edad (Tabla 1, Situación B).

Secuencia	Clase edad	Registros	Media	D.E	Intervalo	Razón-F	valor-p
A. Situación con todos los individuos.							
IMA	MJ	11	8,82	8,61	1 - 26	2,36	p=0,1067
	HA	11	6,09	7,52	1 - 26		
	MA	24	4,08	3,34	1 - 16		
MPA	HA	14	1,50	0,94	1 - 4	5,49	p=0,0065
	MJ	13	1,62	0,77	1 - 3		
	MA*	36	2,81	1,80	1 - 7		
MPD	IN	6	1,50	0,84	1 - 3	4,57	p=0,0044
	MJ	40	2,08	1,65	1 - 7		
	HA	36	2,28	2,08	1 - 10		
	MA*	53	3,62	2,98	1 - 13		
MPP	IN	1	1,0	0,0	-	3,43	p=0,0276
	HA	8	2,0	1,20	1 - 4		
	MJ	9	2,0	1,0	1 - 4		
	MA*	20	3,15	1,27	1 - 5		
OCN	HA	1	1,0	0,0	-	0,15	p=0,8616
	MA	4	1,50	0,58	1 - 2		
	MJ	5	1,80	1,79	1 - 5		
OCR	MJ	10	2,30	1,57	1 - 6	0,76	p=0,4767
	HA	8	3,0	1,60	1 - 6		
	MA	23	2,96	1,43	1 - 6		
UHR	HA	1	1,0	0,0	-	ND	
UHA	MA	1	1,0	0,0	-	ND	

B. Situación excluyendo al individuo macho adulto con mayor impacto.							
IMA	MJ	11	8,82	8,61	1 - 26	1,17	p=0,3235
	HA	11	6,09	7,52	1 - 26		
	MA	10	4,30	2,21	1 - 7		
MPA	HA	14	1,50	0,94	1 - 4	0,33	p=0,7185
	MJ	13	1,62	0,77	1 - 3		
	MA	14	1,79	1,05	1 - 4		
MPD	IN	6	1,50	0,84	1 - 3	0,50	p=0,6814
	MJ	40	2,08	1,65	1 - 7		
	HA	36	2,28	2,08	1 - 10		
	MA	27	2,41	1,78	1 - 9		
MPP	IN	1	1,0	0,0	-	1,17	p=0,3460
	HA	8	2,0	1,20	1 - 4		
	MJ	9	2,0	1,0	1 - 4		
	MA	7	2,86	1,46	1 - 5		
OCN	HA	1	1,0	0,0	-	0,17	p=0,7040
	MA	-	-	-	-		
	MJ	5	1,80	1,79	1 - 5		
OCR	MJ	10	2,30	1,57	1 - 6	1,39	p=0,2729
	HA	8	3,0	1,60	1 - 6		
	MA	5	3,60	0,89	2 - 4		
UHR	HA	1	1,0	0,0	-	ND	
UHA	MA	1	1,0	0,0	-	ND	
Referencias: IN: infante, MJ: macho juvenil, MA: macho adulto, HA: hembra adulta, D.E: desvío estándar. Un valor-p \geq 0,05 indica ausencia de diferencias estadísticamente significativas. ND: no disponible (debido a que sólo había un individuo o ninguno).							

Tabla 1. Secuencias de acción en el área experimental discriminadas según clases de sexo/edad de los individuos.

6.3.2 Secuencias dirigidas a las recompensas con recuperación vs sin recuperación

Las ocho secuencias de acción registradas en el área experimental se agruparon según fuesen dirigidas hacia las recompensas (IMA, MPA, OCR, OCN, UHA y UHR) o hacia otros objetos presentes en el área experimental (MPP y MPD).

i. Sobre un total de 1118 secuencias, para todas las clases de edades (MA+HA+MJ+IN), registradas para las ocho categorías, se calculó la proporción entre las secuencias que fueron dirigidas hacia las recompensas (N=554) y las que fueron dirigidas hacia otros objetos presentes en el área (N=564).

La representación gráfica porcentual sectorizada (Fig. 6.7) mostró que los monos dirigieron en porcentajes similares comportamientos hacia otros objetos (50,4%) y hacia las recompensas (49,6%). De éstos últimos, un 48% finalizaron con la recuperación de ítems de la caja (Fig. 6.8).

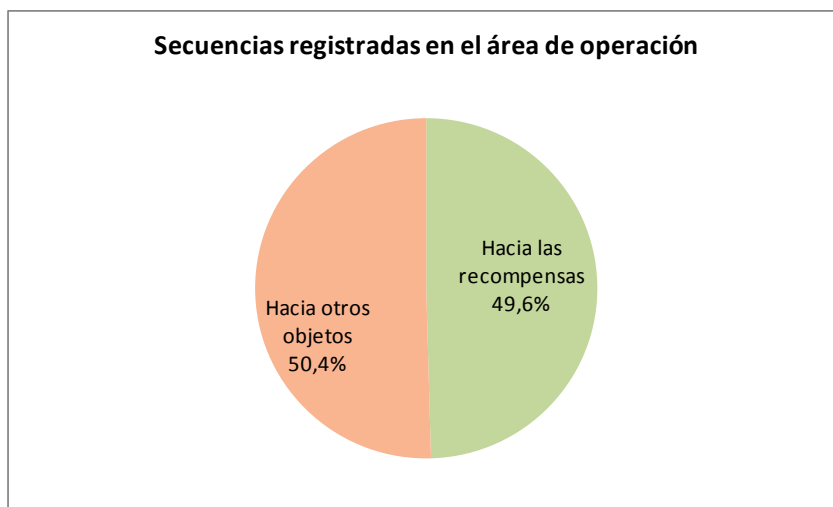


Figura 6.7. Frecuencia porcentual de *secuencias en el área de operación* (N= 1118), dirigidas hacia las recompensas (IMA, MPA, OCR, OCN, UHA y UHR) vs dirigidas hacia otros objetos presentes en el área (MPP y MPD).

ii. Los patrones dirigidos hacia las recompensas se agruparon según la presencia/ausencia de recuperación. Se analizó la proporción de secuencias en que el individuo focal obtuvo el ítem alimentario al finalizar la acción (N=267) vs secuencias en las que no lo recuperó (N=287). La recuperación consiste en el retiro de la recompensa de la caja.



Figura 6.8. Frecuencia porcentual de *secuencias dirigidas hacia las recompensas* (N= 554), con recuperación del ítem alimentario (MPA, OCR y UHR) vs sin recuperación (IMA, OCN y UHA).

6.3.3 Secuencias dirigidas al dispositivo experimental: MPD

Las secuencias dirigidas al dispositivo involucraron su uso como sustrato de la conducta (MPD-US: N= 362) y como objeto de la conducta (MPD-UO: N= 102).

Se analizaron las manipulaciones dirigidas al dispositivo dentro de la modalidad en que la caja fue el objeto de la manipulación (MPD-UO) y se contabilizaron las acciones inmediatas posteriores.

Para el total de secuencias MPD modalidad UO, se calculó la distribución porcentual de frecuencias y se encontró que los sujetos experimentales podían finalizar la secuencia con la recuperación de recompensa (UO tipo 1= 51%) o con acciones que no incluían recuperación (UO tipo 2= 49%) (Fig. 6.10).

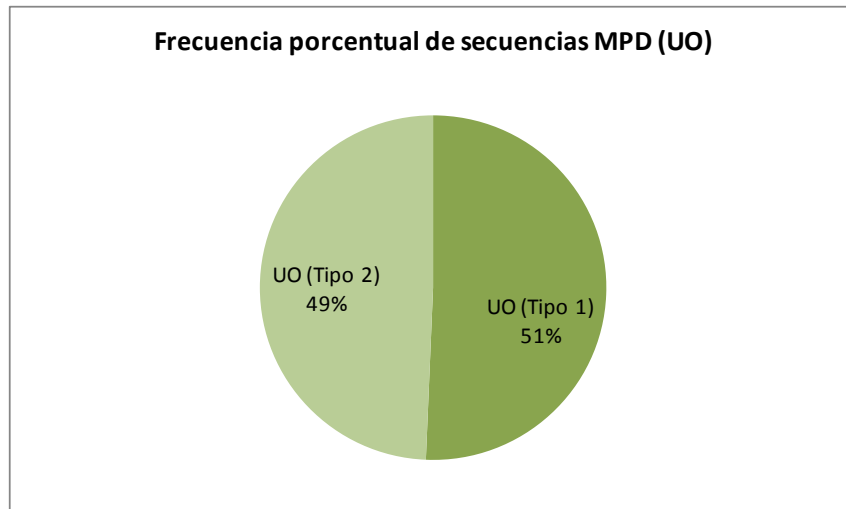


Figura 6.10. Frecuencia porcentual de las *secuencias* MPD, Modalidad UO: TIPO 1 (N= 38) vs TIPO 2 (N= 64).

- i. Se analizó la distribución porcentual de secuencias MPD, modalidad UO: Tipo 1 (N=38), estratificándola por individuo.

El macho adulto ED realizó el 100% de las secuencias UO de Tipo 1 (N=38). A partir de la manipulación del dispositivo, usándolo como objeto, ED realizó 62 recuperaciones de recompensas (45% del total de sus recuperaciones; N= 137).

- ii. Se analizó la distribución porcentual de secuencias MPD, modalidad UO de Tipo 2 (N=64) vs individuos.

Los individuos operadores se reconocieron individualmente y fueron discriminados según las clases de sexo/edad, resultando agrupados del siguiente modo:

Machos adultos (MA): ED, BO y HO.

Hembras adultas (HA): OF.

Machos juveniles (MJ): AS, MA, OM, ZI y LE.

Infantes (IN): CA.

Las manipulaciones del dispositivo que no finalizaron con la toma de recompensas se registraron para todas las clases de edad/sexo: machos adultos (ED=57%; BO=14,1%,

HO=6,3%), hembras adultas (OF=7,8%), machos juveniles (AS=6,3%, MA=1,6%, OM=1,6%, Zi=1,6%, LE=1,6) e infantes: (CA=1,6%) (Fig. 6.11).

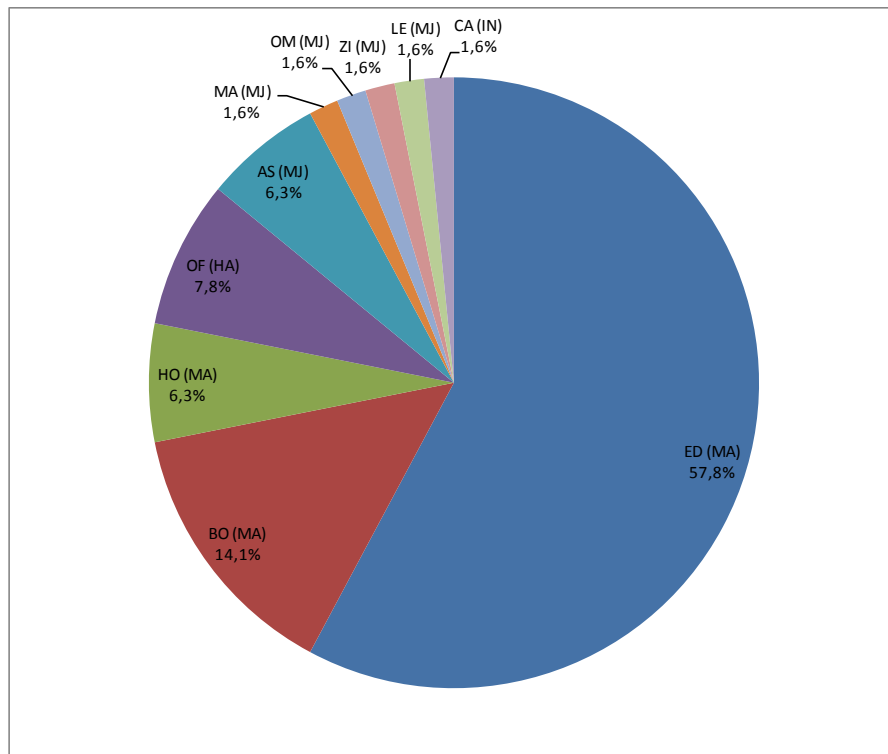


Figura 6.11. Distribución de frecuencia porcentual de *secuencias MPD*, Modalidad UO: TIPO 2, por individuo (N= 64). Entre paréntesis se indica la clase de edad, MA: machos adultos; HA: hembras adultas; MJ: machos juveniles; IN: infantes. Las denominaciones codificadas: ED, BO, HO, OF, AS, MA, OM, Zi, LE y CA, permiten la identificación de sujetos a nivel individual.

- iv. Se comparó estadísticamente la frecuencia absoluta de la secuencia MPD, para ambas modalidades: UO y US, entre las cuatro clases de edad (MA, HA, MJ e IN). El análisis se realizó evaluando primero a todos los individuos del grupo (Situación A) y luego retirando al macho adulto de mayor impacto: ED (Situación B) (Tabla 2).

Al comparar mediante la prueba de Chi cuadrado la modalidad de uso del dispositivo entre las clases de edad/sexo e incluyendo a todos los individuos (Tabla 2. Situación A), se encontró que los machos adultos fueron los que más lo usaron como objeto (MPD-UO) siendo esa diferencia significativa ($X^2=283,63$, $p<0,0001$) y no hubo diferencias para las

otras clases de edad. El uso como sustrato (MPD-US) fue significativamente mayor para los machos adultos, las hembras adultas y los machos juveniles con respecto a los infantes ($X^2=90,62$, $p<0,0001$).

Teniendo en cuenta que el 49,6 % de las recompensas (Fig. 6.20) habían sido recuperadas por el macho adulto (ED) y que este individuo fue el que realizó el mayor porcentaje de secuencias usando el dispositivo como objeto y el único que logró obtener recompensas a partir de estas manipulaciones, para evaluar su impacto en los resultados obtenidos se repitieron los análisis estadísticos excluyéndolo de la clase MA.

El análisis de las secuencias de manipulación del dispositivo excluyendo al macho de mayor impacto (Tabla 2. Situación B), mostró una disminución de la frecuencia porcentual de las modalidades UO y US para la clase de machos adultos: Grupo MA completo (UO=85,32% y US=37,30%); Grupo MA sin ED (UO=44,83% y US=24,76%). Con respecto al uso del dispositivo como objeto (MPD-UO) en esta nueva situación, además de los machos adultos, las hembras adultas y los machos juveniles realizaron significativamente más manipulaciones que los infantes ($X^2=14,12$, $p=0,0028$). El mayor uso del dispositivo como sustrato (MPD-US) resultó significativo para las hembras adultas y los machos juveniles, y no se encontraron diferencias significativas para los machos adultos y los infantes ($X^2=76,22$, $p<0,0001$).

Situación	Clase edad	FA	Porcentaje	Chi-cuadrado	valor-p
Modalidad UO					
A	MA*	93	85,32%	283,63	p<0,0001
	HA	9	8,26%		
	MJ	6	5,50%		
	IN	1	0,92%		
B	MA*	13	44,83%	14,12	p=0,0028
	HA*	9	31,03%		
	MJ*	6	20,69%		
	IN	1	3,45%		
Modalidad US					
A	MA*	94	37,30%	90,62	p<0,0001
	HA*	73	28,97%		
	MJ*	77	30,56%		
	IN	8	3,17%		
B	MA	52	24,76%	76,22	p<0,0001
	HA*	73	34,76%		
	MJ*	77	36,67%		
	IN	8	3,81%		
Referencias: Situación A: incluye a todos los individuos. Situación B: excluyendo al individuo macho adulto de mayor impacto. IN: infante, MJ: macho juvenil, MA: macho adulto, HA: hembra adulta. Un valor-p<0,05 indica diferencias estadísticamente significativas . * indica las frecuencias significativamente mayores .					

Tabla 2. Frecuencia absoluta total (FA) de la secuencia MPD según modalidades de la secuencia (UO/US) entre las clases de edad de los individuos.

6.3.4 Niveles de recuperación

Se analizó el nivel de recuperación para todas las clases de edades (MA+HA+MJ+IN) y sobre el total de ensayos (Ne=47).

El análisis de la distribución porcentual de los niveles de recuperación (Fig. 6.9) reveló que en el 75% (N=35) de los ensayos realizaron recuperaciones parciales, en el 23% (N=11) de los casos recuperaron todas las recompensas ofrecidas y solo en un 2% (N=1) no hubo recuperación. Los machos adultos realizaron el 65,2% de las recuperaciones registradas (N=180), el porcentaje de recuperación para las hembras adultas fue 18,5% (N= 51) y para los machos juveniles: 16,3% (N=45).

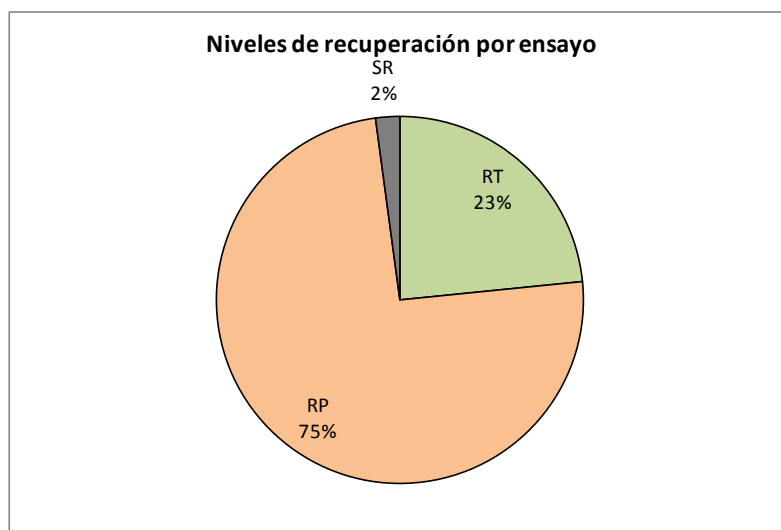


Figura 6.9. Frecuencia porcentual de los *niveles de recuperación por ensayo* (N=47). RT: recuperación total; RP: recuperación parcial; SR: sin recuperación.

6.3.5 Eficacia de recuperación

- i. Se calculó para cada clase de edad la proporción de ítems recuperados en función de los ofrecidos. En la clase MA se analizaron dos situaciones: incluyendo a todos los individuos (MA) y excluyendo al macho adulto de mayor impacto, ED: (MA-ED). Para el macho adulto ED también se calculó la proporción por separado.

Los machos adultos (MA) obtuvieron el valor más alto de eficacia de recuperación (ER: 0,45) cuando se calculó incluyendo a todos los individuos. Las hembras registraron una eficacia menor a la del grupo MA completo (ER=0,13) y mayor a la de los machos juveniles (ER=0,11).

Al excluir al macho ED del grupo MA se encontró que los machos adultos (MA-ED) tuvieron una eficacia de recuperación menor, su éxito fue inferior al de las hembras e igual a la de los machos juveniles (ER=0,11); mientras que el macho ED, evaluado en forma aislada, resultó el individuo con mayor éxito de recuperación en función de la oferta de ítems alimentarios (ER=0,35).

MA	HA	MJ	MA-ED	ED
0,45	0,13	0,11	0,11	0,35

Tabla 5. Eficacia de recuperación. MA: machos adultos (grupo completo); MA-ED: machos adultos excluido macho ED; HA: hembras adultas; MJ: machos juveniles; ED: macho de la clase MA.

- ii. Se comparó estadísticamente la eficacia de recuperación porcentual ER% entre las clases de edades de los sujetos de estudio (MA, HA, MJ e IN). Se analizaron dos modelos, uno que incluye a todos los individuos (Situación A) y otro en el que se excluye al macho adulto de mayor impacto: ED (Situación B).

Para evaluar si las diferencias observadas en la eficacia de obtención de recompensas según sexo/edad son significativas, se comparó a través de ANOVA univariado la eficacia de recuperación porcentual (ER%) entre clases de sexo/edad de los individuos.

En la Situación A, se encontró un ER% significativamente mayor para la clase machos adultos (MA: $\bar{x} \pm SD = 49,28\% \pm 28,07$; Razón-F=6,86, $p=0,0018$) no resultando significativas las diferencias en cuanto a la eficiencia registrada para las otras clases.

Al retirar a ED de la clase MA no se encontraron diferencias significativas en la eficacia de recuperación porcentual para ninguna de las clases sexo/edad (Tabla 6).

Situación	Clase edad	Registros	Media	D.E	Intervalo	Razón-F	valor-p
A	MJ	20	26,27%	17,98	7,69 - 75,0%	6,86	p=0,0018
	HA	18	32,50%	22,99	8,33 - 75,0%		
	MA*	43	49,28%	28,07	7,69 - 100,0%		
B	MJ	20	26,27%	17,98	7,69 75,0%	0,51	p=0,6042
	HA	18	32,50%	22,99	8,33 75,0%		
	MA	15	32,31%	23,86	7,69 75,0%		
Referencias: Situación A: incluye a todos los individuos. Situación B: excluyendo al individuo macho adulto de mayor impacto. MJ: macho juvenil, MA: macho adulto, HA: hembra adulta, D.E: desvío estándar. Un valor-p<0,05 indica diferencias estadísticamente significativas . * indica ER% significativamente mayor .							

Tabla 6. Eficacia de recuperación porcentual (ER%) según situación (A/B) entre las clases de edad de los individuos.

6.3.6 Interferencias

Se registraron las instancias en que las acciones realizadas por un individuo/sujeto focal eran obstaculizadas por otro.

- i. Se calculó la proporción de interferencias sobre secuencias dirigidas a las recompensas (DC) vs interferencias en ausencia de conductas dirigidas a estas (ND).

Se registraron un total de 29 interferencias que ocurrieron en dos contextos: el 24% (N=7) mientras el sujeto focal dirigía conductas hacia los ítems alimentarios ofrecidos sobre la bandeja (intentaba con la mano, manipulaba palos con recompensas insertas o usaba herramientas) y el 76% (N=22) mientras el sujeto focal de la interferencia estaba presente en el área experimental pero no orientaba su conducta hacia las recompensas (manipulaba el dispositivo, manipulaba palos u otros objetos, comía, se desplazaba o permanecía parado, sentado o recostado) (Fig. 6.12).

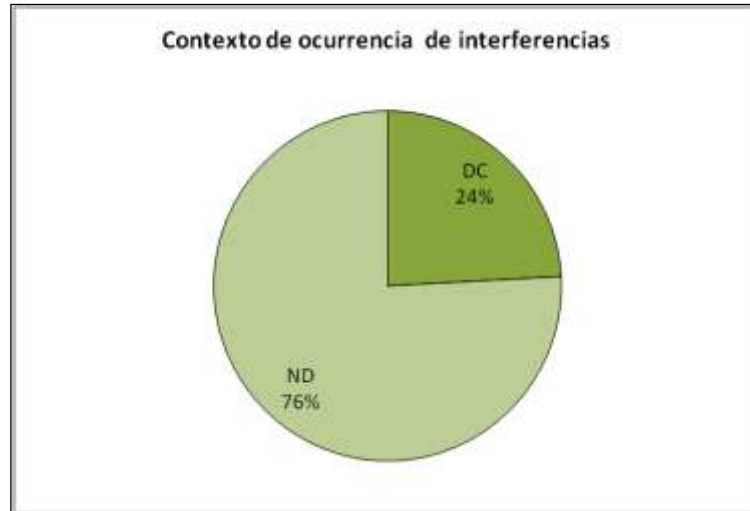


Figura 6.12. Frecuencia porcentual de los *contextos de ocurrencia de las interferencias*. DC: el individuo receptor de la interferencia se encontraba dirigiendo conducta hacia las recompensas; ND: el individuo receptor era interferido mientras se encontraba realizando algún otro comportamiento (desplazándose, comiendo, sentado, etc.) en el área experimental.

- ii. Se analizaron las interferencias totales (N=29), para ambos contextos: DC + ND, en función de la clase de edad de los individuos registrados. Se calculó la frecuencia porcentual de interferencias recibidas y de interferencias producidas por clase.



Figura 6.13. Frecuencia porcentual de *interferencias producidas vs interferencias recibidas vs clase de edad*, para ambos contextos DC+ND (DC: el individuo receptor de la interferencia se encontraba dirigiendo conducta hacia las recompensas; ND: el individuo receptor se encontraba realizando algún otro comportamiento en el área experimental). MA: machos adultos; MJ: machos juveniles; HA: hembras adultas.

La representación mediante un gráfico de barras de las interferencias producidas vs recibidas por clases de edad/sexo (Fig. 6.13) mostró que los machos adultos (MA) fueron emisores del mayor porcentaje de interferencias.

Los machos adultos (MA) realizaron el 97% (N=28) de las interferencias registradas y fueron interferidos en el 17% (N=5) de los casos. Dentro de esta clase de edad, el 83% de las interferencias fueron recibidas de otro macho adulto (N=4) y en el 17% de los casos intervino un macho juvenil (N=1) (Fig. 6.17).

Las hembras adultas (HA) recibieron el 38% (N=11) de las interferencias y no interfirieron sobre otros individuos.

Los machos juveniles (MJ) produjeron el 3% (N=1) de interferencias y fueron los que recibieron el mayor porcentaje, 45% (N=13).

iii. Se calculó la distribución porcentual de interferencias producidas (N= 28) dentro de la clase MA (macho adulto) vs la identidad de los individuos: ED (N=23); HO (N=3); SE (N=1); BO (N=1).

El gráfico sectorizado porcentual para la clase MA (Fig. 6.14) evidenció que fueron cuatro los machos adultos que produjeron interferencias: ED (82%), HO (11%), SE (3,5%) y BO (3,5%) y dos de ellos también fueron receptores HO (20%) y BO (80%) (Fig. 6.15).

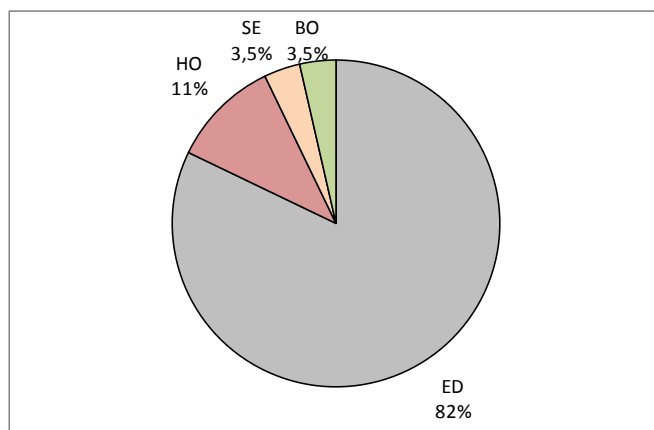


Figura 6.14. Frecuencia porcentual de *interferencias producidas por machos adultos* para ambos contextos DC+ND (DC: el individuo receptor de la interferencia se encontraba dirigiendo conducta hacia las recompensas; ND: el individuo receptor se encontraba realizando algún otro comportamiento en el área experimental). ED, HO, SE y BO representan las identidades de los cuatro machos adultos emisores de interferencias.

- iv. Se calculó la distribución porcentual de interferencias recibidas (N=5) dentro de la clase MA (macho adulto) vs la identidad de los individuos: HO (N=1); BO (N=4) (Fig. 6.15).

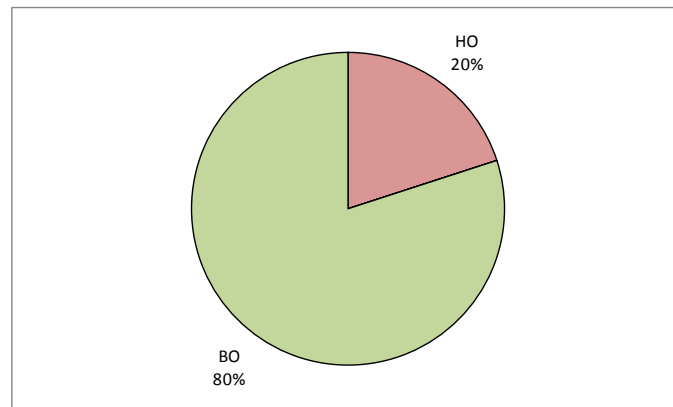


Figura 6.15. Frecuencia porcentual de *interferencias recibidas por machos adultos* para ambos contextos DC+ND (DC: el individuo receptor de la interferencia se encontraba dirigiendo conducta hacia las recompensas; ND: el individuo receptor se encontraba realizando algún otro comportamiento en el área experimental). HO y BO representan las identidades de los dos machos adultos receptores de interferencias.

- v. Proporción de intentos de recuperación de recompensas en ausencia de interferencias vs interferidos por otro individuo. Sobre el total de intentos de recuperación (N=271) se calculó la proporción con interferencia (N=7) vs sin interferencia (N=264).

Los intentos de recuperación son secuencias dirigidas hacia las recompensas que no finalizan con la obtención del ítem alimentario (IMA, OCN y UHA). Estas secuencias pueden ser interrumpidas por la interferencia de otro sujeto (suplantación, expulsión o interrupción) o sin que exista obstaculización por parte de otro individuo.

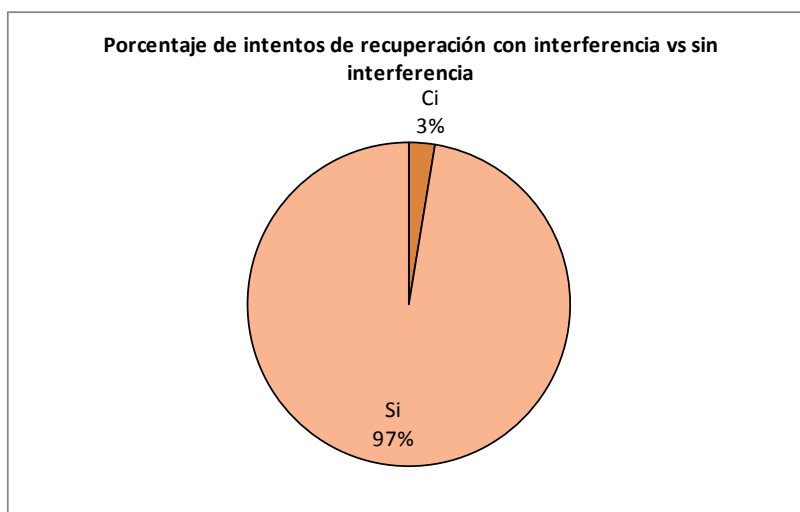


Figura 6.16. Frecuencia relativa porcentual de secuencias con interferencia (Ci) vs sin interferencia (Si) para el total de *secuencias de intentos de recuperación* (N=271).

Los intentos sin interferencia ocurrieron cuando el sujeto focal abandonó la herramienta, no logró contactar la recompensa o dejó de dirigirle conducta antes de retirarla de la caja.

vi. Diagramas de interferencias estratificadas por clases de edades.

El flujo general de interferencias (N= 29) para ambos contextos, cuando el individuo receptor de la interferencia se encontraba dirigiendo conducta hacia las recompensas (DC) y cuando se encontraba realizando algún otro comportamiento (ND), se agrupó según clase de sexo/edad de los individuos involucrados (MA: machos adultos, MJ: machos juveniles y HA: hembras adultas) resultando el siguiente esquema. Los machos adultos interfirieron tanto a las hembras (N=11) como a los machos juveniles (N=13), fueron interferidos por un macho juvenil (N=1) y el resto de las interrupciones provinieron de otros machos adultos (N=4). Los machos juveniles y las hembras adultas no se interfirieron entre si y éstas últimas no emitieron ninguna interferencia (Fig. 6.17).

Al analizar cada contexto de ocurrencia (Fig. 6.18 y 6.19) se encontró que todas las clases de sexo/edad recibieron mayor número de interferencias cuando no dirigían conducta hacia el dispositivo experimental. Los machos adultos nunca fueron interferidos mientras operaban sobre el dispositivo, mientras que los machos juveniles recibieron el 38% de sus interferencias (N=5) y las hembras el 18 % (N=2) en ese contexto.

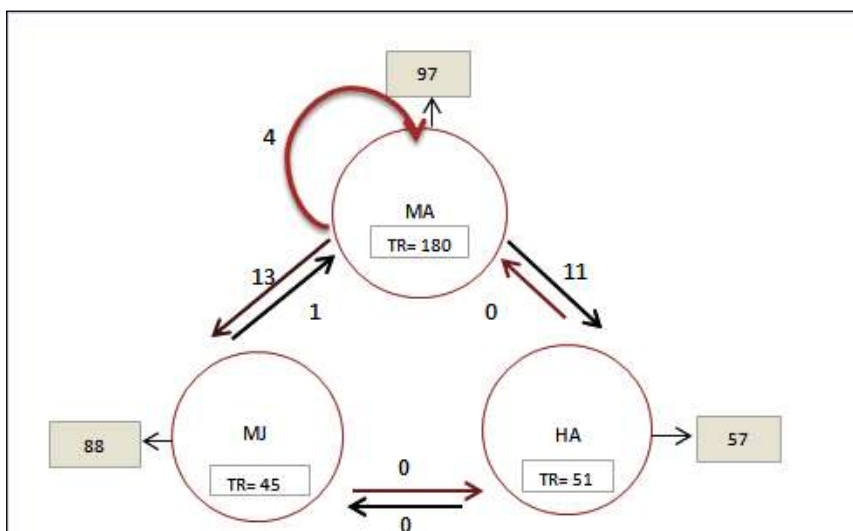


Figura 6.17. Diagrama general de interferencias en función de las edades, para ambos contextos (DC+ND). Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada grupo de edad; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada clase. MA: machos adultos; HA: hembras adultas; MJ: machos juveniles.

- Se analizó el número y flujo de interferencias para cada clase de edad, mientras los individuos focales estaban presentes en el área experimental y dirigiendo conducta hacia las recompensas (IMA, OCN y UHA).

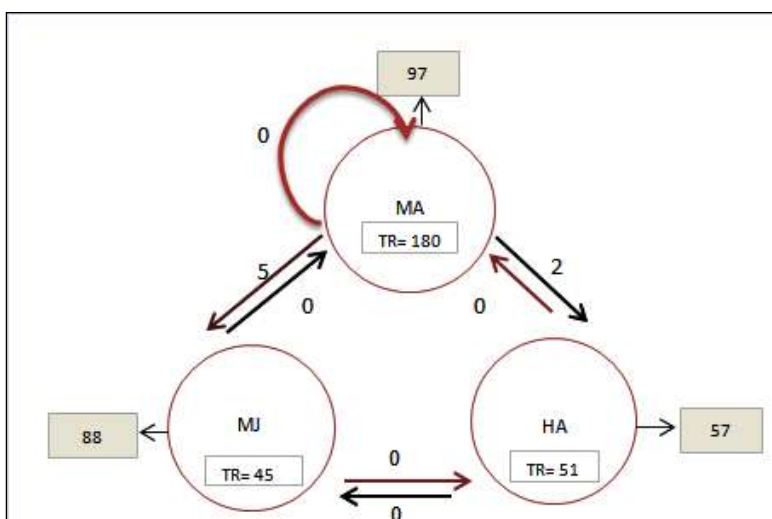


Figura 6.18. Interferencias registradas por clase de edad mientras los individuos focales dirigen conductas hacia las recompensas. Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada clase. MA: machos adultos; HA: hembras adultas; MJ: machos juveniles.

- Se analizó el número y flujo de interferencias para cada clase de edad, mientras los individuos focales estaban presentes en el área experimental sin dirigir conducta hacia las recompensas.

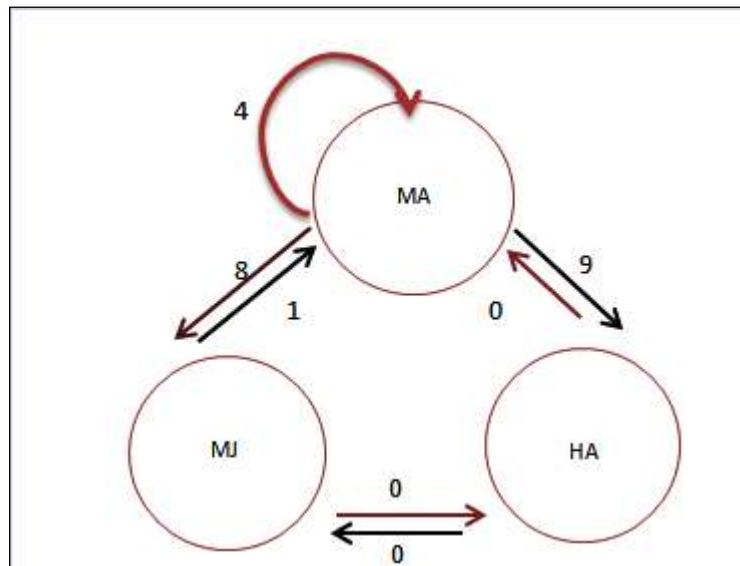


Figura 6.19. Interferencias registradas por clase de edad mientras los individuos focales no dirigían conductas hacia las recompensas. Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada individuo. MA: machos adultos; HA: hembras adultas; MJ: machos juveniles.

- Considerando que uno de los machos adultos (ED) realizó el 82% (N=23) de las interferencias registradas para la clase MA (N=28), se lo representó aparte para poder analizar el flujo de las interferencias sin su influencia.

Al reorganizar el diagrama general de interrelaciones representando por separado al individuo ED (Fig. 6.20), se observó que éste fue el único macho adulto que interfirió sobre otros machos de su clase de edad y realizó el 79% del total de interferencias registradas.

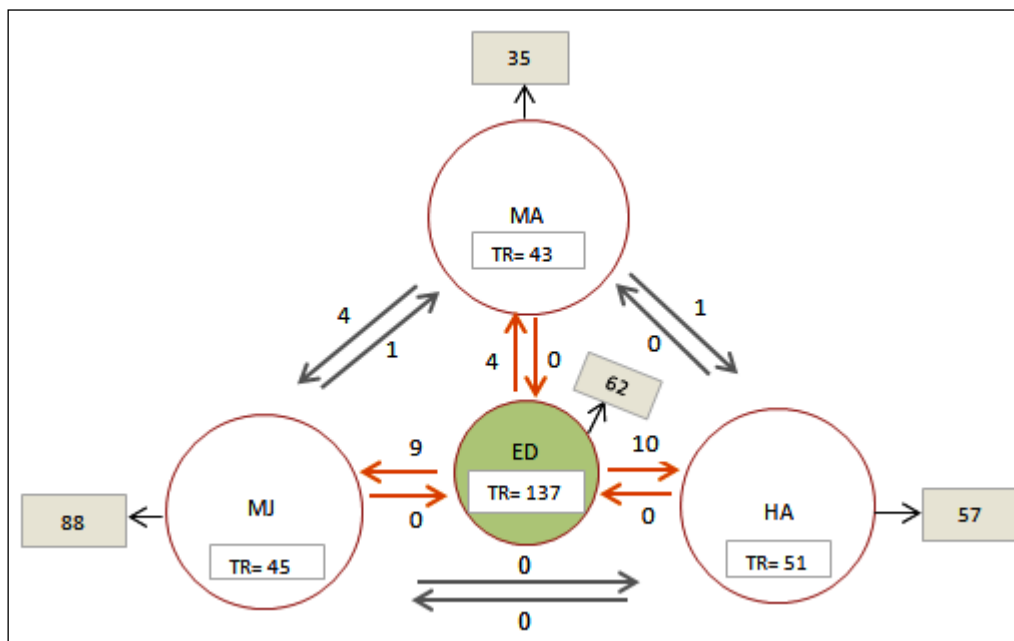


Figura 6.20. Diagrama general de interferencias en función de las edades, representando al individuo ED por separado. Los números junto a las flechas indican la frecuencia absoluta de interferencias producidas/recibidas por cada grupo de edad; dentro de las cajas grises: número de recuperaciones interrumpidas sin interferencias; TR: total de recompensas recuperadas por cada clase. MA: machos adultos; HA: hembras adultas; MJ: machos juveniles.

6.3.7 Pérdidas y logros

- i. Se calcularon los índices para cada clase de edad.

Los diagramas de flujo de interrelaciones mostraron que los individuos interrumpieron recuperaciones de recompensas sin haber sido interferidos por otros sujetos (Fig. 6.17), estas interrupciones espontáneas sumadas a las causadas por interferencias de otros individuos se consideraron pérdidas. Se calculó el índice de logro (IL apartado 5.2 ítem 7) y de pérdida total (IP), diferenciando la pérdida propia (IP_p) de la causada por interferencia (IP_i), para cada clase de edad/sexo en la que se registraron recuperaciones e interferencias (MA: machos adultos, HA: hembras adultas, MJ: machos juveniles).

Los machos adultos (MA) tuvieron una proporción de secuencias finalizadas con obtención de recompensas ($IL=0,638$) mayor que las que resultaron en fracasos; las pérdidas fueron principalmente causadas por pérdidas propias ($IP_p=0,344$; $IP_i=0,018$). Las hembras adultas (HA) fracasaron más veces que los machos adultos ($IL=0,4$) y sus pérdidas espontáneas fueron superiores a sus logros ($IP_p=0,5$; $IP_i=0,1$). Los machos

juveniles fueron la clase con menor índice de logro ($IL=0,3$), su proporción de pérdidas por interferencia fue igual a la registrada para las hembras adultas ($IP_i=0,1$) y la mayor cantidad de sus pérdidas fueron espontáneas ($IP_p=0,6$) (Tabla 3).

Se calcularon nuevamente los índices para la clase MA, separando al macho adulto ED: (MA-ED) para poder analizar logros y pérdidas fuera de su influencia. (Tabla 4). Se observó para los machos adultos (MA-ED) un menor índice de logro ($IL=0,5$) y un mayor índice de pérdidas por interferencia que igualó al de las hembras y los machos juveniles ($IP_i=0,1$), y la proporción de secuencias finalizadas con obtención de recompensas fue igual a la de secuencias que resultaron en fracasos ($IL=IP=0,5$) (Tabla 4).

I. DE LOGRO			I. PÉRDIDA TOTAL			I. PÉRDIDA PROPIA			I. PÉRDIDA CON INTERFERENCIA		
MA	HA	MJ	MA	HA	MJ	MA	HA	MJ	MA	HA	MJ
0,6	0,4	0,3	0,4	0,6	0,7	0,34397	0,5	0,6	0,01773	0,1	0,1

Tabla 3. Índices por clase de edad. MA: machos adultos; HA: hembras adultas; MJ: machos juveniles.

I. DE LOGRO			I. PÉRDIDA TOTAL			I. PÉRDIDA PROPIA			I. PÉRDIDA CON INTERFERENCIA		
MA	MA-ED	ED	MA	MA-ED	ED	MA	MA-ED	ED	MA	MA-ED	ED
0,6	0,5	0,7	0,4	0,5	0,3	0,34397	0,4	0,3	0,01773	0,1	0

Tabla 4. Índices para los machos adultos. MA: machos adultos (grupo completo); MA-ED: machos adultos excluyendo al macho ED; ED: macho ED solo.

- ii. Se calculó la proporción de pérdidas propias vs pérdidas por interferencia para cada clase de edad (MA, HA y MJ). En la clase MA se analizaron dos situaciones: incluyendo a todos los individuos (MA/MA_i) y excluyendo al macho adulto de mayor impacto, ED: (MA-ED/MA_i-ED_i). Para el macho adulto ED también se calculó la proporción por separado (ED/ED_i).

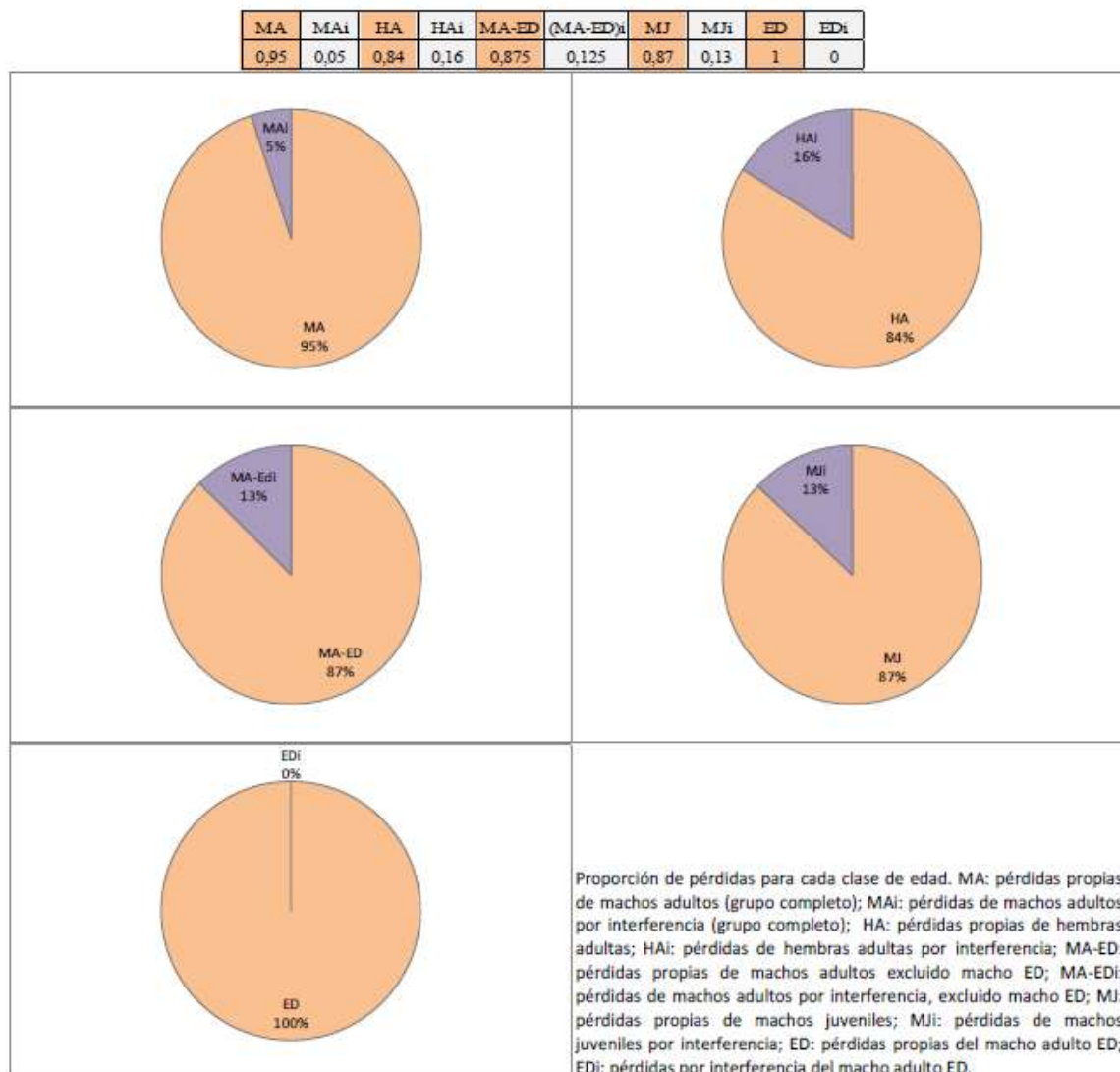


Figura 6.21. Proporción de pérdidas para cada clase de edad.

Todas las clases de sexo/edad tuvieron mayor proporción de pérdidas propias que por interferencia. La proporción de pérdidas por interferencia de los machos adultos (5%) aumentó cuando ED fue retirado de la clase MA (13%). El macho adulto de mayor impacto ED, solo registró fracasos originados por pérdidas propias o espontáneas (Fig. 6.21).

6.4 Discusión

En este estudio sobre conductas de uso y manipulación de objetos con monos capuchinos silvestres, *Sapajus nigritus* (Parque Nacional Iguazú) evaluados en un

contexto experimental, los individuos evidenciaron un alto nivel de participación frente al diseño. Se registraron secuencias de actividad en el área experimental en todos los ensayos en que el dispositivo fue interceptado por el avance de la tropa. Solo en tres ocasiones en que se había preparado el dispositivo y la tropa cambió la dirección de desplazamiento, se observó el acercamiento de un individuo que se mantuvo en el estrato medio sin llegar al área experimental; en dos oportunidades estuvo involucrado un macho adulto y en una, una hembra adulta, en todos los casos los individuos se retiraron para seguir al grupo y estos tres ensayos no se tuvieron en cuenta. Además, en algunas de las salidas al campo, complicaciones durante el seguimiento o localización del grupo restringieron la cantidad de ensayos a realizar. Las limitaciones mencionadas son habituales en este tipo de estudios, la existencia de un gran número de variables ambientales que el investigador no puede controlar afecta la posibilidad de realización de réplicas que en los estudios a campo solo remiten a replicar parámetros experimentales, mientras que las restantes condiciones del entorno pueden variar entre ensayos (Janson & Brosnan, 2013). El diseño del protocolo experimental para esta investigación se basó en estudios conductuales previos (Capítulo 3) y teniendo en cuenta que el número de repeticiones a campo suele ser bajo y que los sujetos pueden elegir no participar, el aparato fue diseñado para atraer la atención de los monos capuchinos y siempre se mantuvo la mayor distancia posible (entre el observador y los sujetos) para no interferir con la actividad en el área experimental. El mallado perimetral, si bien restringía el contacto físico excepto en la cara frontal, permitía la visualización de las recompensas alimentarias desde cualquier perspectiva, además se eligieron zonas abiertas para ubicar la caja y se agregaron señuelos cuando se estimó que la cobertura vegetal impedía el acceso visual a las recompensas. El uso de rodajas de banana para atraer monos capuchinos silvestres a dispositivos experimentales y para reforzar su participación en ensayos subsiguientes, también fue implementado por Garber et al. (2012).

El análisis de las secuencias de acción registradas mostró que los monos capuchinos realizaron una variedad de conductas dirigidas hacia las recompensas presentadas en el dispositivo: intentos con la mano, toma directa, secuencias de orden cero y uso de palos; aproximadamente la mitad de estos eventos finalizaron con recuperación de los ítems. Otras conductas que ejecutaron en el área experimental consistieron en manipulaciones de palos (palos que tomaban del suelo, o palos sin

recompensas que retiraban del dispositivo) y manipulaciones del aparato experimental. Parte de las manipulaciones del dispositivo tuvieron como efecto la modificación de la configuración espacial de las recompensas, acercándolas hacia el individuo operador que de este modo lograba recuperarlas. Estas últimas secuencias en las que un individuo manipulaba el objeto-caja (sacudía, balanceaba, desplazaba o empujaba) para producir un cambio en la condición de otro objeto (las recompensas) podrían ser interpretadas como uso de herramientas (Apartado 2.3; Shumaker et al, 2011), o, podrían adjudicarse a acciones de orden cero (Fragaszy et al, 2004), es decir manipulaciones, en las que el acercamiento de las recompensas ocurrió por defecto. A diferencia de las secuencias MPD-UO (Tipo 1) observadas en esta tesis, en un experimento natural con *Cebus capucinus* en Costa Rica, se registraron conductas dirigidas hacia el aparato experimental en las que los monos trataron de abrir la tapa de la caja, la sacudieron, intentaron atravesar la malla de alambre para tomar las recompensas y se sentaron sobre el dispositivo, pero no se reportaron recuperaciones resultantes de estas manipulaciones (Garber & Brown, 2004). Optando por una interpretación más parsimoniosa, aquí mantendremos dentro de la categoría de manipulaciones a las secuencias dirigidas hacia la caja que finalizaron con el acercamiento y obtención de los ítems, y no las consideraremos uso de herramientas. Todo esto teniendo en cuenta que los monos capuchinos siempre intentan derribar/romper las cajas-problema con comida dentro, si no están firmemente fijadas a algún sustrato (E. Ottoni, Com. Pers.).

Al analizar el flujo de las interacciones sociales registradas en este trabajo, se puso de manifiesto el impacto de un macho adulto (identificado como ED) en la modulación social de la expresión del comportamiento; este sujeto fue el que emitió el mayor porcentaje de interferencias hacia otros machos adultos y también hacia las hembras adultas y machos juveniles y no fue interferido por ningún individuo. Además, ED tuvo una performance diferencial y fue el sujeto experimental que recuperó más recompensas, realizó más manipulaciones del dispositivo como sustrato (MPD-US) y también el que ejecutó todas las manipulaciones del dispositivo MPD-UO (Tipo 1) logrando de este modo obtener casi la mitad de sus recuperaciones. Los hallazgos coinciden con los resultados de un experimento natural realizado con *S. nigritus* en Brasil en el que se observó que los machos utilizaban herramientas con mayor frecuencia que las hembras (Garber et al, 2012); con un estudio observacional de *S. libidinosus* de Sierra de la Capivara (SCNP) en el que encontraron un uso casi exclusivo

de palos como sondas por parte de los machos, mientras que las hembras juveniles solo realizaron el 3,09% de los eventos (Falótico & Ottoni, 2014); y con un experimento natural en SCNP, en el que la mayoría de los machos resolvieron una tarea usando sondas, mientras que ninguna de las hembras logró hacerlo (Cardoso & Ottoni, 2016). Esto se contrapone a la propuesta de Phillips et al. (2007) quienes, basados en estudios neuroanatómicos en monos capuchinos, atribuyeron a las hembras adultas una mayor capacidad manipulativa e integración visual-motora y predicen un desempeño diferencial en el uso de herramientas para esta clase.

Los monos capuchinos del Parque Nacional Iguazú suelen alimentarse de varias fuentes al mismo tiempo y de este modo reducen la agresión y monopolización de los recursos por parte de los machos dominantes (Janson et al, 2012). En el experimento natural diseñado para esta tesis se puso de manifiesto la prioridad de alimentación del macho adulto ED que a través de comportamiento agonístico (interferencias) reguló las interacciones de acercamiento-evitación y acaparó el acceso al aparato experimental presentado. Siguiendo esta línea, en otros experimentos naturales con grupos silvestres de *S. nigritus* y *C. capucinus* encontraron que machos adultos de mayor jerarquía tenían acceso preferencial y pasaban la mayor parte del tiempo frente a los aparatos de prueba que propiciaban el uso de palos como herramientas (Garber & Brown, 2004; Garber et al, 2012).

En este estudio hubo registros de las diferentes secuencias de acción para los machos adultos, hembras adultas y machos juveniles, excepto el uso de palos sin recuperación (UHA) y con recuperación (UHR) vistos solo una vez en un macho adulto (ED) y en una hembra adulta (OF) respectivamente y las secuencias de manipulación de la caja para tomar los ítems alimentarios (MPD-UO, tipo1) solo observadas para ED. El uso de herramientas con recuperación (UHR) que fue extremadamente raro (un único caso) coincide con que a diferencia del uso de herramientas de percusión, el uso habitual de palos como sondas solo haya sido registrado en una población de *Sapajus* de Sierra de Capivara (Falótico & Ottoni, 2014), el resto de los reportes son anecdóticos. Sin embargo, haber registrado secuencias de uso de palos (UHR y UHA) para recuperar recompensas que no eran accesibles mediante el alcance directo, demostró capacidad de los monos capuchinos para establecer una relación entre un objeto y la recompensa alimentaria y realizar patrones de uso de herramientas.

Las diferencias observadas en cuanto al desempeño a nivel individual se vinculan con las restricciones para operar sobre el aparato experimental impuestas por el entramado social a través del flujo de interferencias que modularon la expresión del comportamiento de individuos de menor rango social. En este sentido, todas las secuencias de toma directa de alimento (MPA) y las de orden cero con recuperación (OCR) registradas en individuos distintos a ED, fueron realizadas en oportunidades en que este macho adulto de mayor impacto, no se encontraba en el área experimental o no estaba obstruyendo el dispositivo. Las secuencias de uso de palos exigen manipulación fina y precisión en el control de movimientos que demandan atención y práctica, condiciones que no estarían dadas para individuos que están en situación de alerta evaluando la posibilidad de ser agredidos. Esto coincide con la propuesta de Cronin et al, (2014) acerca de la inhibición comportamental como una estrategia adoptada por individuos de bajo rango social que, a pesar de poseer las habilidades necesarias para resolver una tarea, se abstienen de realizarla ante la presencia de ciertos individuos y de este modo evitan los costos de recibir agresión.



Capítulo 7

Discusión general y consideraciones finales

El trabajo de investigación de esta tesis se desarrolló en tres momentos. En el primer momento se generó la Unidad de Referencia Empírica (URE), el etograma de conductas dirigidas a objetos y su articulación en secuencias para los monos capuchinos (Capítulo 3). Esa URE se utilizó para realizar el resto de las mediciones.

El segundo momento consistió en la medición de la ocurrencia de la URE vía la metodología de experimentos naturales (en cautiverio y a campo) para identificar las variables que entran en juego en la manifestación de esta categoría conductual (Capítulos 4, 5 y 6). Independientemente del contexto (cautiverio o silvestre), los procedimientos realizados se enmarcaron dentro de la categoría de experimentos naturales: el nivel de intervención sobre el ambiente fue mínimo, los diseños no forzaron la participación de los sujetos como condición para obtener recursos alimentarios, la ubicación de los dispositivos permitía evadirlos, la única variable controlada por el investigador fue la presencia del aparato y el aprovisionamiento del mismo y, excepto por la presentación del aparato durante los ensayos, no se modificaron otros aspectos de las rutinas diarias de los sujetos de estudio. Se trató de intervenciones en su ambiente cotidiano y se aplicó un tipo de manipulación experimental denominada suministro alimentario (Cuthill, 1991).

En un tercer momento se analizaron las influencias sociales registradas durante los procedimientos experimentales para evaluar su influencia en la aparición de comportamientos de manipulación y uso de objetos; modelizando el entramado social para entender las diferentes performances según la clase (edad, sexo) e interferencias.

7.1 Discusión

Los monos capuchinos evaluados en este estudio exhibieron diferentes patrones de manipulación y uso de objetos. Los patrones de acción que fueron descriptos para la manipulación espontánea de objetos se observaron reorganizados y agrupados en diferentes combinaciones dentro de nuevas secuencias de acción dirigidas a

objetos/sustratos. La similitud entre estas manipulaciones podría explicarse como que las primeras se reorganizan para convertirse en las segundas. Se trataría de un mismo conjunto de mecanismos de operación que se canalizan en un contexto diferente, resultando en un uso flexible de herramientas (Call, 2013).

La presentación de los dispositivos en el contexto de un diseño experimental del tipo experimento natural, introdujo una modificación en el entorno que posibilitó la expresión de una diversidad de patrones de acción. El desafío propuesto requirió que los monos produjeran un cambio en la disposición espacial de los ítems alimentarios, acercándolos para poder tomarlos. Los monos capuchinos realizaron manipulaciones, que corresponden a acciones combinatorias de orden cero (Fragaszy et al, 2004) cuando tiraron de un objeto (palo) y el acercamiento de las recompensas insertas fue por consecuencia de la manipulación del palo, realizaron manipulaciones del dispositivo experimental usándolo como un objeto y produciendo alteraciones en la disposición de los ítems alimentarios y utilizaron palos como herramientas para acercar las recompensas. En cautiverio todos los individuos realizaron secuencias de uso de herramientas, mientras que en las observaciones a campo de un total de 20 individuos que actuaron con el dispositivo, 2 hicieron uso de objetos. El haber registrado solo dos eventos de uso de herramientas para la población de Parque Iguazú coincide con el inusual registro de uso espontáneo de palos en capuchinos silvestres, cuya ocurrencia fue reportada en una sola población de *Sapajus* de Sierra de Capivara (Mannu & Ottoni, 2009; Falótico & Ottoni, 2014).

Los análisis experimentales evidenciaron que los monos capuchinos evaluaron la dificultad de la tarea propuesta y utilizaron estrategias que optimizaron su desempeño. Esto se interpretó como un aprendizaje en el que los individuos asociaron aspectos de su propio comportamiento con los resultados que este producía (Visalberghi & Tomasello, 1998).

En términos generales, las manipulaciones directas del alimento ocurrieron en un contexto en que éste se encontraba a una distancia accesible por contacto directo y a medida que se dificultaba la posibilidad de alcance los individuos reordenaron su comportamiento generando diferentes secuencias que les permitieron resolver el problema para obtenerlo.

En este contexto surgieron una variedad de acciones que les permitieron a los sujetos explorar diferentes formas de operar sobre su ambiente. Los objetos a los que

dirigieron conductas y finalizaron con la recuperación de recompensas fueron: palos con fruta inserta de los que tiraron hacia sí, palos sueltos con los que contactaron y arrastraron los ítems y los propios dispositivos experimentales (bandeja y caja) que sacudieron, balancearon y desplazaron alterando la ubicación de los trozos de alimento presentados.

Coussi-Korbel y Fragaszy (1995) caracterizan a la dinámica social de los monos capuchinos como intermedia porque presenta las asimetrías de las sociedades despóticas, pero con menor intensidad: las relaciones de dominancia se manifiestan ocasionalmente, las interacciones agresivas son infrecuentes y la tolerancia hacia otros es prominente. Los machos adultos de este estudio, tanto en los experimentos a campo como en cautiverio, realizaron mayor cantidad de interferencias, fueron los que más recompensas recuperaron y también los que realizaron más actividad sobre el dispositivo comparados con hembras. Esto se contrapone con un estudio anterior en el Parque Nacional Iguazú en el que encontraron que las hembras de *S. nigritus* tuvieron mayor respuesta frente a objetos novedosos en comparación con los machos (Visalberghi et al, 2003).

El mayor nivel de actividad y eficacia de recuperación frente al dispositivo experimental encontrado para los individuos que emitieron más interferencias se puede interpretar desde la hipótesis del fracaso (*Failure to perform hypothesis*) que plantea que los individuos de bajo rango social no logran expresar su conocimiento y muestran una disminución en su desempeño ante animales de rango superior (Drea & Wallen, 1994). Además, esta inhibición disminuye los costos de recibir agresión (Cronin et al, 2014) y los riesgos de que individuos de mayor jerarquía monopolicen un recurso en disputa (Kummer et al, 1996; Brosnan & de Waal, 2000; Hare et al, 2006; Karg et al, 2015).

La hipótesis que sostiene que las hembras por los requerimientos de la crianza acuden más al uso de herramientas (Makepeace Tanner, 1994) no pudo ser apoyada ni descartada, debido a que en cautiverio no se observaron hembras con cría y en el experimento a campo solo hubo una.

El uso de herramientas no ocurre en un vacío eco-social, entran en juego la historia del individuo, su lugar en el grupo y el lugar del grupo en el ambiente. Respecto de la historia del individuo el proceso de aparición de uso de herramientas se vería modulado y obstaculizado por las interferencias observadas. El reordenamiento de

patrones de manipulación en secuencias de uso de herramientas, intentos con la mano, intentos con palos y manipulaciones de palos, se interpreta como la combinación en nuevos contextos de pautas que ya demostraron ser exitosas y muestran la plasticidad de un proceso de aprendizaje. Esto coincide con la propuesta de la psicología ecológica que reconoce en el paso de la manipulación al uso de objetos, la flexibilización y especialización de habilidades perceptuales. Aprender a usar un objeto como herramienta es visto como una cuestión de detectar *affordances* (elementos del ambiente que proveen oportunidades para la acción) y coordinar los movimientos, acoplado el objeto con un sistema de acción que permite resolver un problema. Las manipulaciones dirigidas a objetos sirven como sustrato motor para el surgimiento del uso de esos objetos como herramientas (Gibson & Pick, 2000; Smitsman & Bongers, 2003; Kahrs & Lockman, 2014; Szokolszky et al, 2019).

El empleo de palos para acceder ítems fuera de alcance y la manipulación del dispositivo seguida de recuperación, se interpretó como una estrategia que les permitió explotar un alimento inaccesible u optimizar su mecanismo de adquisición. Esto coincide con el enfoque habitual que plantea al uso de herramientas como un medio por el cual los individuos expanden sus recursos disponibles, porque les confiere alguna ventaja mecánica con respecto a resolver el mismo problema por otros medios (Visalberghi & Fragaszy, 2006). Sin embargo, la disputa por acceso a los objetos, que tomó la forma de las aquí llamadas interferencias, es lo que permite proponer que la operación con la herramienta también deviene en recurso y no exclusivamente lo que se obtiene como resultado: los sujetos experimentales podían tomar ítems alimentarios *ad libitum* por fuera del diseño experimental.

Si solo fuese el recurso alimentario lo que se disputa, en el cautiverio no deberían haber operado ni interferido en las manipulaciones del dispositivo vacío; deberían haber aprendido que estaba vacío y haber dejado de operar el aparato en los sucesivos controles. Además, en ambos contextos, no deberían haberse registrado interferencias cuando el objeto herramienta no estaba siendo dirigido al alimento, ni deberían haber ocurrido abandonos espontáneos de recompensas por un cambio de actividad. En los experimentos realizados, interpretar el uso de herramientas exclusivamente como una forma de obtener alimento, queda refutado porque en ambos casos había alimento de acceso libre, en el cautiverio los ítems presentados en el

dispositivo eran parte de la misma dieta que estaba en los comederos y en el ambiente silvestre tenían recursos disponibles y accesibles en forma directa.

Respecto del lugar en el grupo como inserción en una jerarquía, las conductas de interferencia se segregan en una estructura de dominancia donde el recurso en disputa podría ser la realización de los comportamientos en estudio.

Respecto de la inserción ambiental en los experimentos en cautiverio la presentación de recompensas que eran parte de la dieta previno la exploración de ítems novedosos y en los experimentos a campo el grupo de estudio estaba habituado a visitar sitios experimentales donde les aprovisionaban bananas (Visalberghi et al, 2003), es decir la única novedad que introdujeron los dispositivos fue la dificultad de acceso estandarizada. A esto debemos añadir que en todas las instancias tenían disponibilidad de alimentos por fuera de los aparatos experimentales, sin obstaculización a su acceso. De lo que se puede concluir que el uso de herramientas en este contexto no solo formaría parte de la conducta alimentaria.

Luego de analizar el flujo de interacciones en el contexto experimental, se vio que la oportunidad de usar herramientas, al igual que la obtención del alimento, es también una recompensa. Los individuos se disputan la oportunidad de uso en el contexto de la estructura social.

7.2 Consideraciones finales

En este estudio se puede concluir que el uso de herramientas es reforzante por dos caminos: el alimento obtenido y el uso del objeto en sí. Esto explicaría por qué se observó obtención de alimento sin herramientas, uso de herramientas sin recuperación de recompensas e interferencias a las manipulaciones de la herramienta sin alimento. El desafío planteado a partir de la introducción de objetos en su ambiente propició en los individuos la expresión de competencias manipulativas y el despliegue de los patrones motores impulsados inicialmente por una situación externa novedosa (introducción de los dispositivos experimentales), y se observó más allá de la resolución del problema real (toma y consumo de las recompensas). Además hubo variaciones en las performances a nivel clase e individuo (sexo, edad, identidad). Esto conecta con el concepto de agencia (Barandiaran et al, 2009; Spinka & Wemelsfelder, 2011; Walsh, 2018; Spinka, 2019) cuya expresión, que puede diferir considerablemente entre

especies, grupos de edad, categorías de género e individuos, se considera gratificante para los animales independientemente de cualquier resultado funcional que pueda tener.

La marcada propensión hacia la exploración y manipulación de objetos facilita a los monos capuchinos el descubrimiento de las propiedades funcionales y las relaciones objeto-objeto y juega un papel importante en el surgimiento del uso flexible de herramientas. En los grupos estudiados, la recombinación de información adquirida en el contexto de manipulaciones que se evidenció en el reordenamiento de actos en las secuencias observadas durante el uso de herramientas permitió interpretarlo como un uso flexible y creativo (Burghardt, 2005; Call, 2013).

La aparición de actividades mediadas por objetos sin la finalidad de recuperar los ítems alimentarios puso de relieve el uso de herramientas como actividad autotélica, es decir, una actividad que es reforzante por sí misma. En este sentido, se relacionaría con la exploración y el juego con objetos con respecto a su función prospectiva para preparar acciones a futuro y retrospectiva al hacer uso de los medios y estrategias adquiridos en esas experiencias anteriores (Power, 2000; Pellegrini & Gustafson, 2004; Burghardt, 2005). Todo esto tiene implicancias en el bienestar animal, la experiencia y las habilidades adquiridas a través de este tipo de agencia que se combinan para proporcionar competencia al animal, producen experiencias emocionales placenteras y, por lo tanto, contribuyen al bienestar actual, del mismo modo al generar capacidades y recursos para hacer frente a los próximos desafíos también promueven el bienestar futuro (Spinka & Welmesfelder, 2011; Spinka, 2019).

Tal como se propone en el esquema etodinámico el uso de herramientas es una actividad post hoc, identificable a partir de la observación de determinado efecto producido por las manipulaciones que los individuos realizan sobre el ambiente. Los animales dirigen conductas a objetos y es el contexto el que decide si esas manipulaciones resultan o no favorecidas dentro de diferentes esferas de acción. La manipulación de objetos es una conducta en sí que permite a los individuos co-construir las affordances del ambiente y la conducta instrumental surge de determinadas manipulaciones que repercuten en alguna optimización y cuyos efectos pueden reforzar nuevas acciones.

Cuando las manipulaciones optimizan la consecución de una acción, esos objetos pueden volverse herramientas y la secuencia resultar reforzada. Entonces, la manipulación es una tendencia comportamental cooptada por diferentes esferas de

acción que según el contexto imprimen diferentes significados al objeto: herramienta en un contexto alimentario, arma en un contexto agonístico y material en la construcción de nidos.

En un estudio topológico sobre la estructura de las manipulaciones de monos capuchinos (Lazaro & Ferrari, 2019) se encontró que la mayor parte de las categorías analizadas correspondían a conductas dirigidas hacia el objeto en sí y no con el objeto como parte de una secuencia de uso. Esto tiene sentido en términos evolutivos, ya que la propensión a la manipulación del ambiente como estrategia estable garantiza las oportunidades de descubrir las asechabilidades que este ofrece. Desde esta perspectiva el uso de herramientas se interpreta como un subproducto, enjuta sensu Gould (2002), de la ejecución de manipulaciones que han pasado por el tamiz del contexto como mecanismo ordenador, y que han devenido en adaptaciones. La sacudida de la bandeja en la instancia control, la disputa por el acceso a los dispositivos aprovisionados o vacíos, la disputa por los palos y el uso de herramientas para obtener alimento que era posible tomar en forma directa, son evidencia de la manipulación y exploración de lo novedoso como una conducta auto-reforzada cuya finalidad inicial no es la obtención de un recurso. Es un fin en sí misma

Los estudios sobre la conducta instrumental en primates contribuyen al desarrollo de un conocimiento integral sobre las características y surgimiento del uso de herramientas en las diferentes especies. Junto con los hallazgos de la arqueología, aportan evidencias para la reconstrucción de la cultura material de los primeros homínidos (McGrew, 1996; Parker & Mckinney 1999; Matsuzawa, 2001; Baber, 2003; Byrne, 2004; Haidle, 2006; Seed & Byrne, 2010). En este sentido, el creciente interés en el uso y fabricación de herramientas en primates ha producido una estrecha colaboración entre distintos campos de la ciencia como la arqueología prehistórica, la etología, la primatología y la antropología (García-Raso, 2012).

Los hallazgos sobre conducta instrumental en monos del Nuevo Mundo, como en el caso del género *Sapajus* sp según expone Ottoni (2015), conducen a preguntas más amplias enfocando la atención no en la proximidad filogenética, sino más bien, en las condiciones y mecanismos cognitivos, ecológicos y sociales que fomentan el uso de herramientas.

Siguiendo esta línea, las investigaciones arqueológicas realizadas en Serra da Capivara, Brazil (Falótico et al 2019) revelaron variación a largo plazo en el registro de

herramientas usadas por *S. libidinosus*; este cambio tecnológico por fuera del linaje humano, abre la puerta a futuras investigaciones sobre cómo los animales que utilizan herramientas de piedra se adaptan a las tendencias ecológicas a largo plazo y amplía el alcance comparativo de los modelos de primates para la tecnología de nuestros antepasados homínidos. A esto se suma un trabajo reciente (Agnolín & Agnolín, 2023) sobre el material lítico encontrado en yacimientos arqueológicos del Pleistoceno de Brasil que se adjudica a depósitos producidos por monos capuchinos y no serían herramientas de origen antropogénico.

Finalmente, como lo señalan Visalberghi & Fragaszy (2012), comprender cómo los capuchinos aprenden a usar herramientas y qué aspectos de esta conducta los desafían, ofrece una nueva comprensión del uso de herramientas en nuestra propia especie, así como en otras especies de animales no humanos. Estas autoras consideran que hay tres direcciones prometedoras en el estudio del uso de herramientas en capuchinos: estudios descriptivos, experimentos a campo y experimentos en laboratorio usando la teoría de acción-percepción para examinar cómo estos monos detectan, producen y modulan relaciones espaciales entre objetos. El estudio sobre *S.cay* y *S. nigritus* realizado en esta tesis reúne conocimientos en esta dirección: aporta la descripción etogramática y evalúa en contexto experimental las relaciones combinatorias producidas y las mediaciones que intervienen en la expresión de las conductas dirigidas a objetos de estos monos capuchinos. Y aporta evidencia en el sentido de que tal vez debamos reconsiderar esta actividad, no como un medio para un fin, sino como un fin en sí mismo.



Capítulo 8

Referencias bibliográficas

- Agoramoorthy, G. (2009). Primates in the Thar desert. En: Sivaperuman C., Baqri Q. H., Ramaswamy G., Naseema M. (eds.). Faunal ecology and conservation of the Great Indian Desert. Springer, Berlin/Heidelberg, pp 177–189.
- Albanese, V., Kuan, M., Accorsi, P.A., Berardi, R. & Marliani, G. (2021). Evaluation of an enrichment programme for a colony of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in a rescue centre. *Primates* 62, 585–593. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00908-8>.
- Alcock, J. (1972). The evolution of the use of tools by feeding animals. *Evolution*, 26, pp. 469-473.
- Alp, R. (1997). “Stepping-Sticks” and “Seat-Sticks”: New types of tools used by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Sierra Leone. *American Journal of Primatology*, 41, 45-52.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227–267.
- Ankel-Simons, F. (2007). *Primate anatomy: an introduction*, 3rd edn. Burlington, Academic Press.
- Arnold C., Matthews L. & Nunn C. (2010). The 10kTrees website: a new online resource for primate phylogeny. *Evolutionary Anthropology*, 19: 114–118.
- Baber, C. (2003). *Cognition and tool use: Forms of engagement in human and animal use of tools*. New York: Taylor & Francis.
- Barandiaran, X. E., Di Paolo, E., & Rohde, M. (2009). Defining Agency: Individuality, Normativity, Asymmetry, and Spatio-temporality in Action. *Adaptive Behavior*, 17(5), 367–386. doi:10.1177/1059712309343819.
- Bardo, A., Borel, A., Meunier, H., Guery, J-P & Pouydebat, E. (2016). Behavioral and functional strategies during tool use tasks in bonobos. *American Journal of Physical Anthropology*. 161. 10.1002/ajpa.23015.

- Barquez R.M., Díaz, M.M. & Ojeda, R.A. 2006. Mamíferos de Argentina. Sistemática y distribución. Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Mendoza.
- Barrett, B. J., Monteza-Moreno, C. M., Dogandzic', T., Zwyns, N., Ibáñez, A. & Crofoot, M. C. (2018). Habitual stone-tool-aided extractive foraging in white-faced capuchins, *Cebus capucinus*. Royal Society Open Science, 5 (8), 181002. doi: 10.1098/rsos.181002.
- Bauer, H. (2001). Use of tools by lions in Waza National Park, Cameroon. African Journal of Ecology, 39 (3), 317. doi:10.1046/j.1365-2028.2001.00311.x
- Beck, B. (1980). Animal tool behavior: The use and manufacture of tools by animals. New York: Garland STPM Press.
- Bekoff, M. & Dorr, R. (1976). Predation by “shooting” in archer fish, *Toxotes jaculatrix*: Accuracy and sequences. Bulletin of the Psychonomic Society. 7, 167–168 <https://doi.org/10.3758/BF03337154>
- Bentley-Condit, V. & Smith, E. (2010). Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. Behaviour, 147, 185-221.
- Bezerra, B.M., Barnett, A.A., Souto, A. & Jones G. (2011). Ethogram and natural history of golden-backed uakaris (*Cacajao melanocephalus*). International Journal of Primatology, 32, 46–68. <https://doi.org/10.1007/s10764-010-9435-1>.
- Biquand, S., Biquand-Guyot, V., Boug, A. & J-P Gautier. (1992). The distribution of *Papio hamadryas* in Saudi Arabia: ecological correlates and human influence. Int J Primatol 13:223–243.
- Bird, C. D. & Emery, N. J. (2009). Rooks use stones to raise the water level to reach a floating worm. Current Biology, 19(16), 1410–1414. doi:10.1016/j.cub.2009.07.033
- Birkinshaw, C.R. 1999. Use of millipedes by black lemurs to anoint their bodies. Folia Primatologica 70 (3), 170-171.
- Biro, D., Inoue-Nakamura, N., Tonooka, R., Yamakoshi, G., Sousa, C. & Matsuzawa, T. (2003). Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments. Animal Cognition, 6(4), 213–223. doi:10.1007/s10071-003-0183-x
- Bleisch, W., & Richardson, M. (2008). *Rhinopithecus bieti*. The IUCN red list of threatened species 2008: e.T19597A8986243. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T19597A8986243.en>.

- Boesch, C., & Boesch, H. (1983). Optimisation of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behaviour*, 83(3), 265–286. doi:10.1163/156853983x00192
- Boesch, C., & Boesch, H. (1989). Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American Journal of Physical Anthropology*, 78(4), 547–573. doi:10.1002/ajpa.1330780410.
- Boesch, C., Kalan, A.K., Mundry, R., Arandjelovic, M., Pika, S., Dieguez, P., Ayuk Ayimisin, E., Barciela, A., Coupland, C., Egbe, V. E., Eno-Nku, M., Fay, J. M., Fine, D., Hernandez-Aguilar, A. R., Hermans, V., Kadam, P., Kambi, M., Llana, M., Maretti, G., Morgan, D., Murai, M., Neil, E., Nicholl, S., Ormsby, L. J., Orume, R., Pacheco, L., Piel, A., Sanz, C., Sciaky, L., Stewart, F. A., Tagg, N., Wessling, E. G., Willie, J. & Kühl, H., S. (2020). Chimpanzee ethnography reveals unexpected cultural diversity. *Natural Human Behaviour*, 4, 910–916. <https://doi.org/10.1038/s41562-020-0890-1>.
- Bortolini, T. S. & Bicca-Marques, J. C. (2007). A case of spontaneous tool-making by a captive capuchin monkey. *Neotropical Primates* 14(2), 74-76.
- Borsari, A. & Ottoni, E. 2003. Preliminary observations of tool use in captive Hyacinth Macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*). XXVIII International Ethological Conference. Florianópolis, Brazil. *Revista de Etologia Suplemento*, 5, 148.
- Botting, J. & Bastian, M. (2019). Orangutans (*Pongo pygmaeus* and Hybrid) and Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) modify their visual, but not auditory, communicative behaviors, depending on the attentional state of a human experimenter. *International Journal of Primatology*, 40, 244–262. <https://doi.org/10.1007/s10764-019-00083-0>.
- Boubli, J.P., Lynch Alfaro, J.W., Heymann, E.W., Valença-Montenegro, M.M., Mollinedo, J.M. & Calouro, A.M. (2021a). "*Cebus unicolor*". *IUCN Red List of Threatened Species*. 2021: e.T70333194A191708016. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T70333194A191708016.en>. Acceso el 16 de octubre de 2023.
- Boubli, J.P., Stevenson, P.R., Palacios, E., de la Torre, S., Ravetta, A.L., Messias, M.R., Carvalho, A.S. & Mittermeier, R.A. (2021b). *Sapajus apella* (amended version of 2020 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2021:

- e.T172351505A192594550. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T172351505A192594550.en>. Acceso el 16 de octubre de 2023.
- Boyle, S.A. & Smith, A.T. (2010). Behavioral modifications in northern bearded saki monkeys (*Chiropotes satanas chiropotes*) in forest fragments of central Amazonia. *Primates*, 51, 43-51. <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0169-7>.
- Brain, C. (1992). Deaths in a desert baboon troop. *International Journal of Primatology* 13:593–599.
- Braza, F., Alvarez, F. & Azcarate, T. (1981). Behaviour of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in the Llanos of Venezuela. *Primates*, 22, 459–473 <https://doi.org/10.1007/BF02381238>.
- Breuer, T., Ndoundou-Hockemba, M. & Fishlock, V. 2005. First observation of tool use in wild gorillas. *PLoS Biology*, 3, 2041–2043. doi: 10.1371/journal.pbio.0030380.
- Brewer, S. M & McGrew, W.C. (1990). Chimpanzee use of a tool-set to get honey. *Folia Primatologica*, 54(1-2), 100–104. doi:10.1159/000156429
- Brosnan, S. F. & de Waal, F.B.M. (2000). Regulation of vocal output by chimpanzees finding food in the presence or absence of an audience. *Evolution of Communication*, 4, (2), 211 – 224. <https://doi.org/10.1075/eoc.4.2.05bro>
- Brown A.D. & G.E. Zunino. 1994. Hábitat, densidad y problemas de conservación de los primates en Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 3(1):30-40.
- Bshary, R., Wickler, W.& Fricke, H. (2002). Fish cognition: A primate's eye view. *Animal Cognition* 5:1-13.
- Buckmaster, C., Hyde, S., Parker, K. & Lyons, D. (2015). Cup tool use by squirrel monkeys. *American Journal of Primatology*, 77 (12), 1323–1332. doi:10.1002/ajp.22486
- Burgess, N., D'Amico Hales J., Underwood E. et al (2004). Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar: a conservation assessment. Island Press, Washington.
- Burghardt, G. M. (2005). The genesis of animal play: Testing the limits. MIT Press, Massachusetts.
- Byrne, R. W. (2004). The manual skills and cognition that lie behind hominid tool use. En: A. E. Russon & D. R. Begun (Eds.). *The Evolution of Thought. Evolutionary Origins of Great Ape Intelligence*, 31-44. Cambridge University Press.

- Call, J. (2013). Three ingredients for becoming a creative tool user. En: C. M. Sanz, J. Call & Boesch, C (Eds.). *Tool Use in Animals. Cognition and Ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Cardoso, R.M. & Ottoni, E.B. (2016). The effects of tradition on problem solving by two wild populations of bearded capuchin monkeys in a probing task. *Biology Letters* 12: 20160604. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2016.0604>
- Carpenter, C. R. (1934). A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. *Comparative psychology monographs*, 10(2).
- Carpenter, C. R. (1935). Behavior of Red Spider Monkeys in Panama. *Journal of Mammalogy*, 16(3), 171. doi:10.2307/1374442
- Cartes, J. L., Velilla, M., González-Brítez, N. & Thompson, J. J. (2018). Estado y conservación de los primates en Paraguay. En: B. Urbani, M. Kowaleski, R. G. T. Cunha, S. de la Torre & Cortés-Ortiz, L. (Eds.) *La primatología en Latinoamérica 2. Tomo II Costa Rica-Venezuela*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela, 583-596.
- Cherevko, L. S. (2018). Comfort Behavior of Black-and-White (*Varecia variegata variegata*) and Red (*Varecia variegata rubra*) Ruffed Lemurs (Primates, Lemuridae). *Biology Bulletin Russian Academy Science*, 45, 973–982. <https://doi.org/10.1134/S1062359018090042>.
- Chevalier-Skolnikoff, S. & Liska, J. (1993). Tool use by wild and captive elephants. *Animal Behavior*, 46, 209-219.
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1990). Tool use by wild cebus monkeys at Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Primates*, 31(3), 375–383. doi:10.1007/bf02381108.
- Coates, A. & Poole, T. B. (1983). The behavior of the callitrichid monkey, *Saguinus labiatus labiatus*, in the laboratory. *International Journal of Primatology*, 4, 339–371. <https://doi.org/10.1007/BF02735599>.
- Coussi-Korbel, S. & Fragaszy, D. M. (1995). On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, 50, 1441-1453.
- Crain, B., Giray T. & Abramson, C. (2013). A tool for every job: Assessing the need for a universal definition of tool use. *International Journal of Comparative Psychology*, 26, 281-303.
- Cronin, K. A., Pieper, B. A., van Leeuwen, E. J. C., Mundry, R. & Haun, D. B. M. (2014) Problem solving in the presence of others: how rank and relationship quality

- impact resource acquisition in chimpanzees (*Pan troglodytes*). PLoS ONE 9(4): e93204. doi:10.1371/journal.pone.0093204.
- Cunningham, C. L., Anderson, J. R. & Mootnick, A. R. (2006). Object manipulation to obtain a food reward in hoolock gibbons, *Bunopithecus hoolock*. *Animal Behaviour*, 71(3), 621–629. doi:10.1016/j.anbehav.2005.05.013
- Cuthill I. (1991). Field experiments in animal behaviour: methods and ethics. *Animal Behaviour*, 42(6), 1007-1014. doi:10.1016/s0003-3472(05)80153-8.
- Dawkins, M. S. (2007). *Observing animal behavior: Design and analysis of quantitative data*. Oxford University Press, Oxford.
- de Moraes, P.Z.P.M.R. & Mendes, F.D.C. (2011). Uso de ferramentas para beber água por macacos-aranha (*Ateles* spp.) cativos. *A primatologia no Brasil*, 12, 189-204.
- de Resende, B. D., Ottoni, E. B., & Frigaszy, D. M. (2008). Ontogeny of manipulative behavior and nut-cracking in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): a Perception–action perspective. *Developmental Science*, 11(6), 828-840.
- De Waal, F. (2016). *¿Tenemos suficiente inteligencia para entender la inteligencia de los animales?* Tusquets Editores, Barcelona.
- Dean, A., Voss, D. & Draguljić, D. (2017). *Design and Analysis of Experiments. Texts in Statistics*. Springer International Publishing, Cham, Suiza.
- Del Claro, K. (2004). *Comportamento Animal - Uma introdução à ecologia comportamental*. Livraria Conceito, Jundiaí, Brasil. ISBN: 85-89874-02-8.
- Di Bitetti, M. & Wheeler, B. (2017). The vocal repertoire of the black-horned capuchin (*Cebus [Sapajus] nigritus*): an acoustic and contextual analysis. En: M. Kowaleski & Oklander, L. I. (Eds.) *Primateology in Argentina. SAREM Series A. Investigaciones Mastozoológicas*. Buenos Aires, Argentina, 171-199.
- Di Bitetti, M. S. (2001). Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigritus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *Journal of Zoology*, 253(1), 33-45.
- Drea, C. M., & Wallen, K. (1999). Low-Status Monkeys “Play Dumb” When Learning in Mixed Social Groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(22), 12965–12969. doi: <http://www.jstor.org/stable/49456>.

- Dubois, M., Gerard, J., Sampaio, E., Galvao, O. & Guilhem, C. (2001). Spatial facilitation in a probing task in Wedge-capped capuchins (*Cebus olivaceus*). *International Journal of Primatology*, 22(6), 993-1006.
- Escobar Aliaga, M. & García González, C. (1997). La importancia de la mano y de la manipulación en la adaptación de los primates. En F. Peláez del Hierro & V. Baró (Eds). *Etología: bases biológicas de la conducta animal y humana*. Zaragoza, Pirámide.
- Evans, H. E. (1959). Observations on the nesting behavior of digger wasps of the genus *Ammophila*. *American Midland Naturalist*, 62(2), 449. doi:10.2307/2422538
- Falótico, T. & Ottoni, E. B. (2014). Sexual bias in probe tool manufacture and use by wild bearded capuchin monkeys. *Behavioural Processes*, 108, 117-122. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.09.036>
- Falótico, T. & Ottoni, E. B. (2016). The manifold use of pounding stone tools by wild capuchin monkeys of Serra da Capivara National Park, Brazil. *Behaviour*, 153(4), 421-442. doi:10.1163/1568539x-00003357
- Fernández-Duque, E. (2007). Aotinae: Social monogamy in the only nocturnal Haplorhines. En: C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger & S. K. Bearder (Eds.) *Primates in perspective*. First Edition. Oxford University Press. Oxford. pp 139-154.
- Ferrari, H. R. & Lazaro, L. C. (2013). La descripción crítica como herramienta en el estudio del comportamiento. En *Actas de Resúmenes de la XIV Reunión Nacional y III Encuentro Internacional de la Asociación Argentina de Ciencias del Comportamiento RACC (28-30)*. Córdoba, Argentina.
- Finn J.K., Tregenza, T. & Norman, M.D. (2009). Defensive tool use in a coconut-carrying octopus. *Current Biology*, 19(23): R1069-70. doi:10.1016/j.cub.2009.10.052. PMID: 20064403.
- Fontaine, B., Moisson, P. Y. & Wickings, E. J. (1995). Observations of Spontaneous Tool Making and Tool Use in a Captive Group of Western Lowland Gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Folia Primatologica*, 65(4), 219-223. doi:10.1159/000156892
- Fox, E. A. & Bin'Muhammad, I. (2002). New tool use by wild Sumatran orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*). *American Journal of Physical Anthropology*, 119(2), 186-188. doi:10.1002/ajpa.10105

- Fragaszy, D. M. & Visalberghi, E. (1989). Social influences on the acquisition of tool-using behaviors in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 103, 159–170.
- Fragaszy, D., Pickering, T., Liu, Q., Izar, P., Ottoni, E., & Visalberghi, E. (2010). Bearded capuchin monkeys' and a human's efficiency at cracking palm nuts with stone tools: field experiments. *Animal Behaviour*, 79(2), 321-332. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.11.004
- Fragaszy, D., Visalberghi, E. & Fedigan, L. (2004). *The complete capuchin. The biology of the genus Cebus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Freitas, D. S. & Bicca-Marques, Júlio César. (2009). Object manipulation in a captive group of capuchin monkeys (*Cebus nigritus*). *Neotropical Primates*, 16(2), 80-81. <https://doi.org/10.1896/044.016.021>.
- Frey, S. (2007). What puts the How in Where? Tool use and the divided visual streams hypothesis. *Cortex*, 43, 368-375.
- Garber, P. A. & Bicca-Marques, J. C. (2007). Field experiments: a critical approach to the study of primate cognition. *A primatologia no Brasil*, 10, 547-563.
- Garber, P. A. & Brown, E. (2004). Wild capuchins (*Cebus capucinus*) fail to use tools in an experimental field study. *American Journal of Primatology*, 62, 165–170.
- Garber, P.A., Gomes, D.F. & Bicca-Marques, J.C. (2012). Experimental field study of problem-solving using tools in free-ranging capuchins (*Sapajus nigritus*, formerly *Cebus nigritus*). *American Journal of Primatology*, 74(4):344-58. doi: 10.1002/ajp.20957.
- García de la Chica, A & Fernández-Duque, E. (2018). Entendiendo los monos nocturnos (*Aotus azarae*) en la Argentina: veinte años de aportes científicos del Proyecto Mirikiná. En: B. Urbani, M. Kowaleski, R. G. T. Cunha, S. de la Torre & Cortés-Ortiz, L. (Eds.) *La primatología en Latinoamérica 2. Tomo I Argentina-Colombia*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela, pp. 57-67.
- Geissmann, T. (2000). Gibbon songs and human music from an evolutionary perspective. En: *The origins of music*, N. Wallin, B. Merker, & S. Brown (eds.). Cambridge MA: MIT Press, pp. 103-123.
- Geissmann, T. (2009). Door slamming: Tool-use by a captive white handed gibbon (*Hylobates lar*). *Gibbon Journal*, 5, 53-60.

- Gibson, E. J., & Pick, A. D. (2000). An ecological approach to perceptual learning and development. Oxford University Press, New York.
- Giudice, A. & Pavé, R. (2007). *Cebus paraguayanus* in zoos: The spontaneous expression of species-specific behaviors. *Neotropical Primates*, 14 (2), 65-71.
- Giudice, A. M. (1999). Análisis del comportamiento de *Cebus apella* en jardines zoológicos (Tesis doctoral). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Gomes Martins-Junior A. M., Carneiro J., Sampaio I., Ferrari S. F. & Schneider H. (2018). Phylogenetic relationships among Capuchin (Cebidae, Platyrrhini) lineages: An old event of sympatry explains the current distribution of Cebus and Sapajus. *Genetics and Molecular Biology*, 41 (3), 699-712.
- Gómez, J. C. (1990). Lenguaje y cognición social en los monos antropoides. En: *Cognición comparada. Estudios experimentales sobre la mente animal*. Ed. Luis Aguado Aguilón. Alianza Psicología. Pp. 219-237.
- Gómez, J.C., Sarriá, E., Tamarit, J., Brioso, A., León, E. (1995). *Los inicios de la comunicación: estudio comparado de niños y primates no humanos e implicaciones para el autismo*. Ministerio de educación y ciencia: Closas-Orcoyen, S.L., Madrid.
- Gonçalves de Freitas, E. & Mitiko Nishida, S. (2006). Métodos de estudo do Comportamento Animal. En: *Comportamento Animal*. M. E. Yamamoto & G. L. Volpato (eds.). EDUFRN.
- Gonzalez Ferreira, L., Dutra Fogaça, M. & Izar, P. (2017). Percepção de risco de predação por um grupo de macacos-prego (*Sapajus nigritus*) do PE Carlos Botelho, SP. *A primatologia no Brasil*, 14, 111-127.
- Goodall, J. (1986). *En la senda del hombre*. Salvat Editores, Barcelona.
- Gould, S. J. (2002). *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press, USA.
- Grier, J. W. & Burk, T. (1992). *Biology of animal behavior*. Brown Publishers, Dubuque, USA.
- Griffin, D. R. (1986). *El pensamiento de los animales*. Editorial Sudamericana-Planeta, Barcelona.
- Groves, C. P. (2001). *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

- Groves, C. P. (2005). Order Primates. En: Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Third Edition, D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds), pp. 111–184. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. Groves, C. P. 2005. Order Primates. In: Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Third Edition, D. E. Wilson & D. M. Reeder (eds), pp. 111–184. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Groves, C.P. (2017). Primate taxonomy. The International Encyclopedia of Primatology. John Wiley & Sons, Inc. DOI: 10.1002/9781119179313.wbprim0045
- Gumert, M. D., Kluck, M. & Malaivijitnond, S. (2009). The physical characteristics and usage patterns of stone axe and pounding hammers used by long-tailed macaques in the Andaman Sea region of Thailand. *American Journal of Primatology*, 71(7), 594–608. doi:10.1002/ajp.20694.
- Haidle, M. N. (2012). How to think tools? A comparison of cognitive aspects in tool behavior of animals and during human evolution. *Cognitive perspectives in tool behaviour* Vol. 1. Tobias Lib. Tübingen, Alemania.
- Hall, K. R. L. & Schaller, G. B. (1964). Tool-using behavior of the California sea otter. *Journal of Mammalogy*, 45(2), 287–298. doi: 10.2307/1376994.
- Hall, K. R. L. (1963). Tool-using performances as indicators of behavioral adaptability. *Current Anthropology*, 4 (5), 479-494.
- Hamilton, W. J., Buskirk, R. E., & Buskirk, W. H. (1975). Defensive stoning of baboons. *Nature*, 256(5517), 488–489. <https://doi.org/10.1038/256488a0>
- Hare, B., Call, J. & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees deceive a human competitor by hiding. *Cognition*, 101, 495-514.
- Hart, B. L., Hart, L. A., McCoy, M. & Sarath, C. R. (2001). Cognitive behaviour in Asian elephants: Use and modification of branches for fly switching. *Animal Behaviour*, 62(5), 839–847. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1815>
- Hauser, M., Pearson, H. & Seelig, D. (2002). Ontogeny of tool use in cottontop tamarins, *Saguinus oedipus*: innate recognition of functionally relevant features. *Animal Behaviour*, 64, 299 – 311.
- Heesy, C. P. (2009). Seeing in stereo: The ecology and evolution of primate binocular vision and stereopsis. *Evolutionary Anthropology* 18(1): 21–35.
- Heinonen Fortabat, S. 2001. Los mamíferos del Parque Nacional Río Pilcomayo, provincia de Formosa, Argentina, *Facena*, 17, 15-34.

- Henschel, J. (1995). Tool use by spiders: Stone selection and placement by Corolla spiders *Ariadna* (Segestriidae) of the Namib Desert. *Ethology* 101, 187 – 199.
- Hernández-Camacho, J. & Cooper, R.W. (1976). The nonhuman primates of Colombia. En R. Thorington (Ed.). *Neotropical primates: Field studies and conservation*. Washington, DC: National Academy of Sciences, 35-69.
- Hirata, S., Myowa, M. & Matsuzawa, T. (1998). Use of leaves to sit on wet ground by wild chimpanzees. *American Journal of Primatology*; 44, 215-220.
- Hohmann, G. & Fruth, B. (2003). Culture in Bonobos? Between species and within species variation in behavior. *Current Anthropology*, 44(4), 563–571. doi:10.1086/377649
- Humle, T. & Matsuzawa, T. (2002). Ant-dipping among the chimpanzees of Bossou, Guinea, and some comparisons with other sites. *American Journal of Primatology*, 58, 133-148.
- Humle, T. & Matsuzawa, T. (2004). Oil palm use by adjacent communities of chimpanzees at Bossou and Nimba Mountains, West Africa. *International Journal of Primatology*, 25, (3), 551-581.
- Humle, T., Yamakoshi, G. & Matsuzawa, T. (2011). Algae scooping remains a puzzle. En: Matsuzawa, T., Humle, T. & Sugiyama, Y. (Eds). *The Chimpanzees of Bossou and Nimba*. *Primate Monographs*. Springer, Tokyo. Pp: 117-122. https://doi.org/10.1007/978-4-431-53921-6_12
- Hunt, G. (1996). Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature* 379, 249–251. <https://doi.org/10.1038/379249a0>
- Hunt, G., Rutledge, R. & Gray, R. (2006). The right tool for the job: What strategies do wild New Caledonian crows use? *Animal cognition*. 9. 307-16. [10.1007/s10071-006-0047-2](https://doi.org/10.1007/s10071-006-0047-2).
- Hutt, S. J. & Hutt, C. (1974). *Direct observation and measurement of behavior*. Charles C. Thomas, Springfield, USA.
- IUCN (2020). *The IUCN red list of threatened species*. Version 2020. <https://www.iucnredlist.org>.
- IUCN. (2022). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org>. Acceso el 16 de octubre de 2023.
- IUCN/SSC. (2023). *Primate Group*. <http://www.primatesg.org/taxonomy/>. Acceso el 16 de octubre de 2023.

- Izar, P., Dogo de Resende, B. & Ferreira, R. G. (2018). Proximate causes of tool use in the genus *Sapajus*. En: B. Urbani, M. Kowaleski, R. G. T. Cunha, S. de la Torre & Cortés-Ortiz, L. (Eds.) *La primatología en Latinoamérica 2. Tomo I Argentina-Colombia*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela, pp. 239-249.
- Janson, C. H., & Brosnan, S. F. (2013). Experiments in primatology: From the lab to the field and back again. En E. J. Sterling, N. Bynum & M. E. Blair (Eds.) *Primate ecology and conservation: a handbook of techniques*. Techniques in Ecology & Conservation Series. Cap. 10, pp. 177-194. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199659449.003.0010>.
- Janson, C., Baldovino, M. C. & Di Bitteti, M. (2012). The group life cycle and demography of brown capuchin monkeys (*Cebus [apella] nigritus*) in Iguazú National Park, Argentina. En P. M. Kappeler & D. P. Watts (eds.), *Long-term field studies of primates*. Cap. 9, pp. 185-212. Springer-Verlag Berlin. https://doi.org/10.1007/978-3-642-22514-7_9.
- Jefferson, J. P., Tapanes, E., & Evans, S. (2014). Owl monkeys (*Aotus* spp.) Perform self- and social anointing in captivity. *Folia Primatologica*, 85(2), 119-134. doi:10.1159/000359970
- Juárez, C., Kowaleski, M., Baldovino, C. & Fernandez-Duque, E. (2012). Los primates de Argentina: Ecología y conservación. En: G. Porini & D. Ramadori (Eds.), *Manejo de Fauna Silvestre en Argentina: Programas de Especies Amenazadas*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires.
- Júnior, O. F., de Oliveira Porfirio, G. E., Martin Santos, F., Nantes, W. A. G., de Assis, W. O., de Andrade, G. B., Herrera, H. M. & Rímoli, J. (2019). Behavioral activities and diet of Azaras's capuchin monkey, *Sapajus cay* (Illiger, 1815), in a forest remnant of the Brazilian Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 55(2), 149-154. doi: 10.1080/01650521.2019.1708228
- Kahrs, B. A. & Lockman, J. J. (2014). Building tool use from object manipulation: A perception–action perspective. *Ecological Psychology*, 26, 1-2, 88-97. doi: 10.1080/10407413.2014.874908.
- Karg, K., Schmelz, M., Call, J. & Tomasello, M. (2015). Chimpanzees strategically manipulate what others can see. *Animal Cognition*, 18, 1069–1076. <https://doi.org/10.1007/s10071-015-0875-z>

- Keenleyside, M. H. A. & Prince, C. E. (1976). Spawning-site selection in relation to parental care of eggs in *Aequidens paraguayensis* (Pisces: Cichlidae). *Canadian Journal of Zoology* 54, 2135-2139.
- Kendrick, K. M., Dixon, A. F. (1984). A quantitative description of copulatory and associated behaviors of captive marmosets (*Callithrix jacchus*). *International Journal of Primatology*, 5, 199–212 <https://doi.org/10.1007/BF02735757>
- King, N. E., Stevens, V. J. & Mellen, J. D. (1980). Social behavior in a captive chimpanzee (*Pan troglodytes*) group. *Primates*, 21, 198–210 <https://doi.org/10.1007/BF02374033>
- Klimovsky, G. (1997). *Las desventuras del conocimiento científico*. AZ editora. Buenos Aires, Argentina. 3ª edición.
- Knox, K. L., Sade, D.S. (1991). Social behavior of the emperor tamarin in captivity: Components of agonistic display and the agonistic network. *International Journal of Primatology* 12, 439–480. <https://doi.org/10.1007/BF02547634>.
- Köhler W. (1925). *The mentality of Apes*. New York. Harcourt, Brace & Company Inc.
- Koops, K., Schöning, C., Isaji, M. & Hashimoto, C. (2015). Cultural differences in ant-dipping tool length between neighbouring chimpanzee communities at Kalinzu, Uganda. *Science Report* 5, 12456; doi: 10.1038/srep12456.
- Krützen, M., Mann, J., Heithaus, M. R., Connor, R. C., Bejder, L., & Sherwin, W. B. (2005). Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(25), 8939–8943. doi: 10.1073/pnas.0500232102.
- Kummer, H., Anzenberger, G. & Hemelrijk, C.K. (1996). Hiding and perspective taking in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Journal of Comparative Psychology*, 110,97–102. DOI:10.1037/0735-7036.110.1. 97
- Lahitte, H. (1996). *Epistemología y cognición*. Ed. de la Universidad de Salamanca, Salamanca, España.
- Lahitte, H. B. (2000). An ecological approach to the idea of behavior. *Revista de Etologia*, 2 (2), 129-136.
- Lahitte, H. B., Ferrari, H. R. & Lazaro, L. C. (2002). Sobre el Etograma, 1: del Etograma como lenguaje al lenguaje de los Etogramas. *Revista de Etologia*, 4 (2), 129-141.

- Lahitte, H. B., Ferrari, H. R. & Lazaro, L. C. (2003). Sobre el Etograma 2: aspectos metodológicos de la naturaleza semiótica del Etograma. *Revista de Etologia*, 5 (1), 29-39.
- Lahitte, H. B., Ferrari, H. R. & Lazaro, L. C. (2012). *Etogramática. Teoría y práctica de la descripción en ciencias del comportamiento*. Buenos Aires, Nobuko. ISBN 987-584-026-2.
- Laska, M., Bauer, V. & Salazar, L. T. H. (2007). Self-anointing behavior in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mexico. *Primates* 48, 160–163. <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0019-9>.
- Lazaro, L. C. & Ferrari, H. R. (2008). Análisis y comparación de patrones de manipulación y uso de objetos en monos caí (*Cebus apella*). [Presentación de Póster]. XXIV Encontro Anual de Etologia, Poços de Caldas, Minas Gerais. <https://http://www.etologiabrasil.org.br/media/upload/eae/anais-2008.pdf>
- Lazaro, L. C. & Ferrari, H. R. (2019). Manipulación en caí: una clasificación topográfica para el análisis de las estructuras comportamentales. [Presentación de Póster]. Segunda Reunión de Biología del Comportamiento del Cono Sur” (IIRBC 2019), Montevideo, Uruguay.
- Lazaro, L. C. & Ferrari, H. R. (2020). Antrozoología de la cognición: igualando las diferencias. *Revista Calidad de Vida y Salud de la Universidad de Flores*, 13, núm. Especial, 126-143. (ISSN 1850-6216).
- Lefauve, M. & Margulis, S. (2015). Functionality in tool use in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Animal Behavior and Cognition*. 2. 96-104. [10.12966/abc.02.08.2015](https://doi.org/10.12966/abc.02.08.2015).
- Lehner, P. N. (1979). *Handbook of Ethological Methods*, Garland STPM Press, New York, USA.
- Lethmate, J. (1976). Werkzeugverhalten von Orang-Utans. *Biologie in Unserer Zeit*, 6(2), 33–40. [doi:10.1002/biuz.19760060202](https://doi.org/10.1002/biuz.19760060202)
- Levin, L. A., Gooday A. J. & James D. W. (2001). Dressing up for the deep: Agglutinated protists adorn an irregular urchin. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 81(5), 881-882.
- Levitis, D., Lidicker, W. & Freund, G. (2009). Behavioural biologists do not agree on what constitutes behaviour. *Animal Behaviour*, 78, 103-110.

- Li, J. H., Kappeler, P. M. (2020). Social and life history strategies of tibetan macaques at Mt. Huangshan. En: Li J.H., Sun L., Kappeler P.M. (eds.). The behavioral ecology of the Tibetan, fascinating life sciences. Springer, Cham, Suiza.
- Lindshield, S. M. & Rodrigues, M. A. (2009). Tool use in wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates* 50, 269–272 <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0144-3>
- Liu, Q., Frigaszy, D., Wright, B., Wright, K., Izar, P., & Visalberghi, E. (2011). Wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) place nuts in anvils selectively. *Animal Behaviour*, 81(1), 297–305. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.10.021>
- Lockman, J. (2005). Tool use from a perception–action perspective: developmental and evolutionary considerations. En: V. Roux & B. Bril (Eds.). Stone knapping: The necessary conditions for a uniquely hominin behaviour, McDonald Institute for Archaeological Research, UK, pp. 319-330.
- Lockman, J. J. & Kahrs, B. A. (2017). New insights into the development of human tool use. *Current Directions in Psychological Science*, 26(4), 330–334. [doi:10.1177/0963721417692035](https://doi.org/10.1177/0963721417692035).
- Lonsdorf, E. V., Ross, S. R., Linick S. A., Milstein M. S. & Melber T. N. (2009). An experimental, comparative investigation of tool use in chimpanzees and gorillas. *Animal Behaviour*, 77, 1119–1126.
- Lorenz, K. (1993). La Ciencia Natural del Hombre, el manuscrito de Rusia. *Metatemas*, vol. 32, Tusquets editores, Barcelona, España.
- Ludwig, G., de Melo, F.R., Martins, W.P., Miranda, J.M.D., Lynch Alfaro, J.W., Alonso, A.C., dos Santos, M.C. & Rímoli, J. (2022). *Sapajus nigritus* (amended version of 2021 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2022:e.T136717A210336199. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T136717A210336199.en>. Acceso 16 de octubre de 2023.
- Luncz, L. V., Sirianni, G., Mundry, R. & Boesch, C. (2018). Costly culture: differences in nut-cracking efficiency between wild chimpanzee groups. *Animal Behaviour*, 137, 63-73.
- Lynch Alfaro, J. W., Boubli, J. P., Olson, L. E., Di Fiore, A., Wilson, B., Gutiérrez-Espeleta, G. A., Chiou, K. L., Schulte, M., Neitzel, S., Ross, V., Schwochow, D., Nguyen, M. T. T., Farias, I., Janson, C. H. & Alfaro, M. E. (2012a). Explosive

- Pleistocene range expansion leads to widespread Amazonian sympatry between robust and gracile capuchin monkeys. *Journal of biogeography*, 39(2), 272-288.
- Lynch Alfaro, J. W., Izar, P. & Ferreira, R. G. (2014). Capuchin monkey research priorities and urgent issues. *American Journal of Primatology*, 76(8), 705–720.
- Lynch Alfaro, J. W., Silva Jr, J. D. S. E., & Rylands, A. B. (2012b). How different are robust and gracile capuchin monkeys? An argument for the use of *Sapajus* and *Cebus*. *American Journal of Primatology*, 74(4), 273-286.
- Machado, F., Costa, C. & Loures-Ribeiro, A. (2014). Behavioural description of *Sapajus nigritus* (Goldfuss, 1809) in captivity. *Holos*, 4, 12-21.
DOI:10.15628/holos.2014.1671
- Machairas, I., Camperio Ciani, A. & Sgardelis, S. (2003). Interpopulation differences in activity patterns of *Macaca sylvanus* in the Moroccan Middle Atlas. *Human Evolution* 18(3), 185–202. <https://doi.org/10.1007/BF02436286>
- Mackinnon, J. E. (1971). The Orangutan in Sabah Today. *Oryx*, 11, 141-191.
- Makepeace Tanner, N. (1988). Becoming human, our links with our past. En: What is an animal? Edited by T. Ingold. Unwin Hyman, London, pp. 127-140.
- Malaivijitnond, S., Lekprayoon, C., Tandavanittj, N., Panha, S., Cheewatham, C. & Hamada, Y. (2007). Stone-tool usage by Thai long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 69(2), 227-233. doi:10.1002/ajp.20342
- Mangalam, M., & Frigaszy, D. M. (2016). Transforming the body-only system into the body-plus-tool system. *Animal Behaviour*, 117, 115-122.
- Mannu, M. & Ottoni, E. B. (2009). The Enhanced Tool-Kit of Two Groups of Wild Bearded Capuchin Monkeys in the Caatinga: Tool Making, Associative Use, and Secondary Tools. *American Journal of Primatology*, 71, 242-251.
<https://doi.org/10.1002/ajp.20642>
- Martin, P. & Bateson, P. (1986). *Measuring behavior: An introductory guide*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Matsuzawa T, Yamakoshi G & Humle T. (1996). Newly found tool use by wild chimpanzees: Algae scooping (in Japanese, abstract). *Primate Research* 12,283.
- Matsuzawa, T. (2019). Chimpanzees foraging on aquatic foods: algae scooping in Bossou. *Primates*, 60, 317–319. <https://doi.org/10.1007/s10329-019-00733-0>

- Mc Grew, W. (1977). Socialization and object manipulation in wild chimpanzees. En: Primate bio-social development: Biological, social and ecological determinants. S. Chevalier-Skolnikoff, & F. Poirier (Eds.). New York: Garland Publishing, pp. 261-288.
- McGrew, W. C. (1974). Tool use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants. *Journal of Human Evolution*, 3, 501-508.
- McGrew, W. C., Pruetz, J. D. & Fulton, S. J. (2005). Chimpanzees use tools to harvest social insects at Fongoli, Senegal. *Folia Primatologica*, 76(4), 222–226.
- McGrew, W., Baldwin, P., Marchant, L., Pruetz, J., Calcutt, S. & Tutin, C. (2003). Ethoarchaeology and elementary technology of unhabituated chimpanzees at Assirik, Senegal, West Africa. *PalaeoAnthropology*, 1, 1-20.
- Mellen, J. D., Littlewood, A. P., Barrow, B. C. & Stevens, V. J. (1981). Individual and social behavior in a captive troop of mandrills (*Mandrillus sphinx*). *Primates* 22, 206–220. <https://doi.org/10.1007/BF02382611>.
- Mendes, F.D.C, Martins, L.B.R., Pereira, J.A. & Marquezan, R.F. (2000) . Fishing with a bait: A note on behavioural flexibility in *Cebus apella*. *Folia Primatologica*, 71, pp. 350-352.
- Mendes, N., Hanus, D. & Call, J. (2007). Raising the level: Orangutans use water as a tool. *Biology letters*, 3, 453-455. 10.1098/rsbl.2007.0198.
- Ministerio de Desarrollo Agrario, (2022). https://www.gba.gob.ar/desarrollo_agrario/ecas. Visitado el 10 de noviembre de 2022.
- Mittermeier R. A. & Cheney, D. L. 1987. La conservación de los primates y sus hábitats. *Boletín Primatológico Argentino* 5, 28-64.
- Mittermeier, R. A., Rylands A. B., Konstan W. R. (1999). Primates of the world: an introduction. En: Nowak R.M. (ed.). *Walker's primates of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 1–52.
- Mittermeier, R. A., Wilson, D. E., & Rylands, A. B. (Eds.). (2013). *Handbook of the mammals of the world: primates*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Möbius, Y., Boesch, C., Koops, K., Matsuzawa, T. & Humle, T. (2008). Cultural differences in army ant predation by West African chimpanzees? A comparative study of microecological variables. *Animal Behaviour*, 76, 37-45. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.01.008.

- Montero, R. & Autino, A. G. (2018). Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina. Tercera edición. Editorial Independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina. 627 pp.
- Montilla, S. O., Mopán-Chilito, A. M., Murcia, L. N. S. et al. (2021). Activity patterns, diet and home range of night monkeys (*Aotus griseimembra* and *Aotus lemurinus*) in tropical lowland and mountain forests of central Colombia. *International Journal of Primatology* 42, 130–153. <https://doi.org/10.1007/s10764-020-00192-1>.
- Morris, D. (1988). El hombre al desnudo. Biblioteca de divulgación científica, Muy Interesante.
- Morrone, J. J. (1995). Del parque de la sabiduría del emperador Wen-Wang a la conservación de la biodiversidad en los jardines zoológicos. *Revista Museo*, 5, 19-23.
- Motes-Rodrigo, A., Hernandez-Aguilar, R. A. & Laska, M. (2019). Preferential hand use by captive chimpanzees (*Pan troglodytes*) in manual and tool digging. *Primates* 60, 367–373. <https://doi.org/10.1007/s10329-019-00727-y>
- Moura, A. & Lee, P. (2005). Capuchin stone tool use in caatinga dry forest. *Science*, 306, 1909. doi: 10.1126/science.1102558.
- Mulcahy, N. J., Call, J. & Dunbar, R. I. M. (2005). Gorillas (*Gorilla gorilla*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*) encode relevant problem features in a tool-using Task. *Journal of Comparative Psychology*, 119(1), 23–32. doi:10.1037/0735-7036.119.1.23.
- Nakamichi, M. (2004). Tool-use and tool-making by captive, group-living orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*) at an artificial termite mound. *Behavioural Processes*, 65, 87–93.
- Napier, J. R. (1960). Studies of the hands of living primates. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 134(4), 647–657. doi:10.1111/j.1469-7998.1960.tb05606.x
- Napier, J. R., & Napier, P. H. (1967). *Handbook of living primates*. Academic Press, New York, 456 pp.
- Neufuss, J., Humle, T., Cremaschi, A. & Kivell, T. L. (2016). Nut-cracking behaviour in wild-born, rehabilitated bonobos (*Pan paniscus*): a comprehensive study of hand-preference, hand grips and efficiency. *American Journal of Primatology*, 79(2), e22589. doi:10.1002/ajp.22589

- Nickelson, S.A., Lockard, J.S. (1978). Ethogram of Celebes monkeys (*Macaca nigra*) in two captive habitats. *Primates*, 19, 437–447 <https://doi.org/10.1007/BF02373307>.
- Nieves, M. & Mudry, M. D. (2016). Diversity of *Cebus* species from the southern distribution of the genus. En: M. Ruiz-García & J. Shostell (Eds.). *Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of Neotropical primates*, 115-134.
- Nissen, H. W. (1958). Axes of behavioral comparison. En A. Roe & G. G. Simpson (Eds). *Behavior and evolution* (pp 183-205). Yale University Press.
- O'Malley & Mc Grew. 2000. Oral tool use by captive orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Folia Primatologica*, 71; 334-341.
- Oakley, K. P. (1957). *Man the Tool-Maker*. The Trustees of British Museum. London.
- Ohashi, G. (2015). Pestle-pounding and nut-cracking by wild chimpanzees at Kpala, Liberia. *Primates*, 56, 113–117. doi: 10.1007/s10329-015-0459-1
- Osuna-Mascaró, A. J., Ortiz C., Stolz C. Musgrave, S., Sanz, C. M., Morgan, D. B. & Fragaszy, D. M. (2021). Dexterity and technique in termite fishing by chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in the Goulougo Triangle, Republic of Congo. *American Journal of Primatology*. <https://doi.org/10.1002/ajp.23215>
- Otoni, E. & Mannu, M. (2001). Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. *International Journal of Primatology*, 22, (3), 347-358.
- Otoni, E. B. (2015). Tool use traditions in nonhuman primates: The case of tufted capuchin monkeys. *Human Ethology Bulletin*, 30(1), 22-40.
- Otoni, E. B., Dogo de Resende, B. & Izar, P. (2005). Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool-using skills. *Animal Cognition*, 24, 215–219.
- Panger, M. A. (1998). Object-use in free-ranging white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Costa Rica. *American Journal of Physical Anthropology*, 106(3), 311–321. doi:10.1002/(sici)1096-8644(199807)106:3<311::aid-ajpa4>3.0.co;2-p
- Pansini, R., & de Ruiter, J. R. (2011). Observation of tool use and modification for apparent hygiene purposes in a mandrill. *Behavioural Processes*, 88(1), 53-55.
- Parker S. T. & Gibson K. R. (1977). Object manipulation, tool use and sensorimotor intelligence as feeding adaptations in cebus monkeys and great apes. *Journal of Human Evolution*, 6(7), 623–641. doi:10.1016/s0047-2484(77)

- Parker, S. T. & Poti, P. (1990). The role of innate motor patterns in ontogenetic and experiential development of intelligent use of sticks in cebus monkeys. En: Parker, S. & Gibson, K. (Eds.). *Language and intelligence in monkeys and apes: Comparative developmental perspectives*; pp 219-244. Cambridge University Press, New York.
- Parnell, R. J. & Buchanan-Smith, H. M. (2001). An unusual social display by gorillas. *Nature*, 412(6844), 294–294. doi:10.1038/35085631
- Patterson, T. (1979). The behavior of a group of captive pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*). *Primates*, 20, 341–354. doi: <https://doi.org/10.1007/BF02373388>
- Pellegrini, A. D., & Gustafson, K. (2005). Boys' and girls' uses of objects for exploration, play, and tools in early childhood. En: A. D. Pellegrini & P. K. Smith (Eds.). *The nature of play: Great apes and humans* (pp. 113–138). New York, NY: Guilford Press.
- Peters, H. (2001). Tool use to modify calls by wild orangutans. *Folia Primatologica*, 72 (4), 242-244. doi:10.1159/000049943
- Phillips, K. (1998). Tool use in wild capuchin monkeys (*Cebus albifrons trinitatis*). *American Journal of Primatology*, 46, 259-261.
- Phillips, K. A., Bernstein, I. S., Dettmer, E. L., Devermann, H. & Powers, M. (1994). Sexual behavior in brown capuchins (*Cebus apella*). *International Journal Primatology*, 15, 907–917. doi: <https://doi.org/10.1007/BF02736076>
- Phillips, K., Sherwood, C. & Lilak, A. (2007). Corpus callosum morphology in capuchin monkeys is influenced by sex and handedness. *PloS one*. 2. e792. doi: 10.1371/journal.pone.0000792
- Pierce, J. (1986). A review of tool use in insects. *The Florida Entomologist*, 69, 95-104.
- Power, T. G. (2000). *Play and exploration in children and animals*. Lawrence Erlbaum Associates Publishers, Mahwah, New Jersey, USA.
- Prozesky-Schulze, L., Prozesky, O. P. M., Anderson, F. & Van Der Merwe, G. J. J. (1975). Use of a self-made sound baffle by a tree cricket. *Nature*, 255(5504), 142–143. doi:10.1038/255142a0
- Ransom, T. W. & Ransom, B. S. (1971). Adult male-infant relations among baboons (*Papio anubis*). *Folia Primatologica*, 16(3-4), 179–195. doi: 10.1159/000155400
- Real, L. (1991). Animal choice behavior and the evolution of cognitive architecture. *Science*, 253(5023), 980-986.

- Resende, B., Ballesteros-Ardilla, A., Fragaszy, D., Visalberghi, E. & Izar, P. (2021). Revisiting the fourth dimension of tool use: how objects become tools for capuchin monkeys. *Evolutionary Human Sciences* 3, e18, 1–13. doi: <https://doi.org/10.1017/ehs.2021.16>
- Ribeiro Cutrim, F. H. & Izar, P. (2017). Uso de ferramentas e orçamento de atividades de macacos-prego (*Sapajus libidinosus*) residentes em manguezal no maranhão. *A Primatologia no Brasil*, 14, 137-157.
- Richard, A. (1970). A comparative study of the activity patterns and behavior of *Alouatta villosa* and *Ateles geoffroyi*. *Folia Primatologica*, 12(4), 241–263. doi:10.1159/000155295
- Richard-Hansen, C., Bello, N. & Vié, J. C. (1998). Tool use by a red howler monkey (*Alouatta seniculus*) towards a two-toed sloth (*Choloepus didactylus*). *Primates*, 39, 545-548. 10.1007/BF02557575
- Rímoli, J., Smith, R.L., Ludwig, G., Martinez, M., Kowalewski, M., Melo, F.R. & Lynch, W. (2022). *Sapajus cay* (errata version published in 2022). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2022: e.T136366A222944655. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-1.RLTS.T136366A222944655.en>. Acceso el 10 de octubre de 2023.
- Rochedo Ferraz, M. (2011). Manual de comportamento animal. Rio de Janeiro, Editora Rubio.
- Rodríguez-Vargas A. R. (2020). Ecology and Conservation of the World's Primates. En: Leal Filho W., Azul A., Brandli L., Özuyar P., Wall T. (eds.). *Climate Action. Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals*. Springer, Cham, Suiza. Pp. 1-19.
- Rosenberger A. L. (2012). New World Monkey Nightmares: Science, Art, Use, and Abuse (?) in Platyrrhine Taxonomic Nomenclature. *American Journal of Primatology*, 74(8), 692-695.
- Rosenberger, A. L. (2020). *New world monkeys: The evolutionary odyssey*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Ross, D. M. (1971). Protection of hermit crabs (*Dardanus* spp.) from Octopus by commensal sea anemones (*Calliactis* spp.). *Nature*, 230(5293), 401–402. doi:10.1038/230401a0

- Ruiz-García, M., Castillo, M. I. & Luengas-Villamil, K. (2016). It is misleading to use *Sapajus* (robust capuchins) as a genus? A review of the evolution of the capuchins and suggestions on their systematics. En: M. Ruiz-García & J. Shoshtell (Eds.). Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of Neotropical primates, 209-268.
- Rumbaugh, D. M. (1970). Learning skills of Anthropoids. En Roseblum, L. A. (Ed.), Primate behavior. Developments in field and laboratory research (pp. 1-70). New York: Academic Press.
- Rumiz, D. I. (2013). Los primates de Bolivia. *Bolivia Ecológica*, 71, 1-36.
- Ruppert, N., Holzner, A., See, K. W., Gisbrecht, A. & Beck, A. (2018). Activity budgets and habitat use of wild southern pig-tailed macaques (*Macaca nemestrina*) in oil palm plantation and forest. *International Journal of Primatology*, 39, 237–251. <https://doi.org/10.1007/s10764-018-0032-z>
- Rylands A. B., R. A. Mittermeier & J. S. Silva Jr. 2012. Neotropical primates: taxonomy and recently described species and subspecies. *International Zoo Yearbook*, 46, 11–24.
- Sakura, O. & Matsuzawa, T. (1991). Flexibility of wild chimpanzee nut-cracking behavior using stone hammers and anvils: an experimental analysis. *Ethology*, 87, 237–248.
- Santos, L.R., Mahajan, N.& Barnes, J.L. (2005). How prosimian primates represent tools: Experiments with two lemur species (*Eulemur fulvus* and *Lemur catta*). *Journal of Comparative Psychology*, 119(4), 394-403.
- Sanz, C. M., & Morgan D. B. (2013) Ecological and social correlates of chimpanzee tool use. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 368: 20120416. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0416>
- Sanz, C.M., Morgan, D.B. (2009). Flexible and persistent tool-using strategies in honey-gathering by wild chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 30, 411–427. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9350-5>
- Schultz, A. H. (2013). Some factors influencing the social life of primates in general and of early man in particular. En: S. Washburn (Ed.). *Social life of early man*. Routledge Library Editions, Londres. Pp. 126-179.
- Seed, A., & Byrne, R. (2010). Animal Tool-Use. *Current Biology*, 20(23), R1032–R1039. doi:10.1016/j.cub.2010.09.042

- Serbena, A. L. & Monteiro-Filho, E. L. A. (2002). A behavioral description of captive young capuchin monkey (*Cebus apella*). *Revista de Etologia*, 4(2), 109-116.
- Serralonga i Atset, J. (1994). *Homo faber*: el fin de un mito. *Etología y prehistoria, una aproximación al presente para reconstruir el pasado del "útil"*. *Pyrenae*, 25, 31-49.
- Shumaker, R. W., Walkup, K. R. & Beck, B. B. (2011). *Animal tool behavior. The use and manufacture of tools by animals*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Shuster, G. & Sherman, P. (1998). Tool use by naked mole-rats. *Animal Cognition*, 1, 71-74.
- Smith, R. L. (2017). Preliminary observations of complex object manipulation in a wild population of *Sapajus cay* Illiger 1815 (Primates: Cebidae) in a fragment of upper Paraná Atlantic Forest, Rancho Laguna Blanca, eastern Paraguay. *Acta Ethologica*, 20, 75–80. <https://doi.org/10.1007/s10211-016-0244-1>
- Smitsman, A., & Bongers, R. (2005). Tool use and tool making: A developmental action perspective. En: Valsiner, J. & Connolly, K. (Eds.). *Handbook of Developmental Psychology*. Sage Publications Ltd, London, pp. 172-193.
- Snowdon, C. T. (2017). The remarkable cognitive complexity of neotropical Primates. *A Primatologia no Brasil*, 14, 20-36.
- Spagnoletti, N., Visalberghi, E., Verderane, M., Ottoni, E., Izar, P. & Fragaszy, D. (2012). Stone tool use in wild bearded capuchin monkeys, *Cebus libidinosus*. Is it a strategy to overcome food scarcity? *Animal Behaviour*, 83(5), 1285–1294. [10.1016/j.anbehav.2012.03.002](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.002).
- Špinka, M. (2019). Animal agency, animal awareness and animal welfare. *Animal Welfare*, 28(1), 11-20. [doi:10.7120/09627286.28.1.011](https://doi.org/10.7120/09627286.28.1.011).
- Špinka, M., & Wemelsfelder, F. (2011). Environmental challenge and animal agency. *Animal Welfare*. Wallingford, UK, CAB International. Pp. 27-44.
- Springer, M. S.; Meredith, R. W.; Gatesy, J.; Emerling, C. A.; Park, J.; Rabosky, D. L.; Stadler, T.; Steiner, C.; Ryder, O. A.; & Janečka, J. E. (2012). Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PLoS ONE*, 7, e49521.
- St Amant, R. & Horton, T. E. (2008). Revisiting the definition of animal tool use. *Animal Behaviour*, 75, 1199-1208.

- St. Amant, R. (2001). The Use of Tools. Department of Computer Science Technical Report. North Carolina State University. TR-2014-4.
- Starin, E. D. (1990). Object manipulation by wild red colobus monkeys living in the Abuko Nature Reserve, the Gambia. *Primates*, 31(3), 385–391. doi: 10.1007/bf02381109
- Steinberg, D. L., Lynch, J. W. & Cartmill, E. A (2022). A robust tool kit: First report of tool use in captive crested capuchin monkeys (*Sapajus robustus*). *American Journal of Primatology*, 84(11). doi: 10.1002/ajp.23428
- Sterling, E. & Povinelli, D. 1999. Tool use, aye-ayes, and sensorimotor intelligence. *Folia Primatologica*, 70,8-16.
- Stoinski, T. S. & Beck, B. B. (2001). Spontaneous tool use in captive, free-ranging golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia rosalia*). *Primates* 42, 319–326. <https://doi.org/10.1007/BF02629623>
- Struhsaker, T. (2010). The red colobus monkeys: variation in demography, behavior, and ecology of endangered species. Oxford University Press Inc., New York. doi:10.1093/acprof:oso/9780198529583.001.0001
- Szokolszky, A., Read, C., Palatinus, Z. & Palatinus, K. (2019). Ecological approaches to perceptual learning: learning to perceive and perceiving as learning. *Adaptive Behavior*, 27(6), 363-388. doi:10.1177/1059712319854687
- Tebbich, S. & Bshary, R. (2004). Cognitive abilities related to tool use in the woodpecker finch, *Cactospiza pallida*. *Animal Behaviour*, 67(4), 689-697.
- Thomsen, L. R., Campbell, R. D. & Rosell, F. (2007). Tool-use in a display behaviour by Eurasian beavers (*Castor fiber*). *Animal Cognition*, 10(4), 477–482. doi:10.1007/s10071-007-0075-6
- Tinbergen, N. (1958). Curious naturalists. New York, The American Museum of Natural History. Pp. 1-18.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20(4), 410-433.
- Tokida E., Tanaka, I., Takefushi, H. & Hagiwara, T. (1994). Tool using in Japanese macaques: use of stones to obtain fruit from a pipe. *Animal Behaviour*, 47, 1023-1030.
- Tonooka, R. (2001). Leaf-folding behavior for drinking water by wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Bossou, Guinea. *Animal Cognition*, 4, 325-334.

- Toth, N., Schick, K. D., Savage-Rumbaugh, E. S., Sevcik, R. A. & 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. doi:10.1006/jasc.1993.1006
- Tujague, M. P. (2013). Comportamiento espacial y memoria en el mono caí (*Cebus apella*) en contexto de grupo: semejanzas entre primates no-humanos y humanos (Tesis doctoral). Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, Argentina.
- Tujague, M. P., Agostini, I., Oklander, L., Peker, S.; Pfoh, R., Baldovino, M. C., Nieves, M. & Apellaniz, M. (2019). *Sapajus nigritus*. En: SAyDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- van Lawick-Goodall, J. (1970). Tool using in primates and other vertebrates. En D. Lehrman, R. Hinde, & E. Shaw (Eds.). *Advances in the study of behavior*. Vol 3, pp. 195-249. New York, Academic Press.
- Van Schaik, C. P., Ancrenaz, M., Borgen, G., Galdikas, B., Knott, C. D., Singleton, I., Suzuki, A., Utami, S. S. & Merrill, M. (2003). Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science*, 299(5603), 102–105. doi:10.1126/science.1078004
- Van Schaik, C. P., Deaner, R. O. & Merrill, M. Y. (1999). The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material cultura. *Journal of Human Evolution*, 36, 719–741.
- Van Schaik, C. P., van Noordwijk, M. A. & Vogel, E. R. (2009). Ecological sex differences in wild orangutans. En: S. Wich, S. Atmoko, T. Setia & C. P. van Schaik (Eds.). *Orangutans: Geographic Variation in Behavioral Ecology and Conservation*, 255-268. Oxford University Press, New York, USA. 10.1093/acprof:oso/9780199213276.001.0001.
- Van Schaik, C., van Noordwijk, M. & Wich, S. (2006). Innovation in wild Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*). *Behaviour*, 143(7), 839–876. doi:10.1163/156853906778017944.
- Vauclair, J. (1996). *Animal cognition. An introduction to modern comparative psychology*. Harvard University Press, Cambridge, USA.

- Verderane, M., Falótico, T., de Resende, B., Labruna, M., Izar, P. & Ottoni, E. (2007). Anting in a semifree-ranging group of *Cebus apella*. *International Journal of Primatology* 28(1), 47-53. doi: 47-53. 10.1007/s10764-006-9102-8.
- Vick, L.G., Conley, J.M. (1976). An ethogram for *Lemur fulvus*. *Primates*, 17, 125–144. <https://doi.org/10.1007/BF02382847>.
- Visalberghi, E. & Fragaszy, D. (2006). What is challenging about tool use? The capuchin's perspective. En: E. Wasserman & T. R. Zentall (Eds.) *Comparative cognition: Experimental explorations of animal intelligence*. Oxford University Press, New York, pp. 529-552.
- Visalberghi, E. & Tomasello, M. (1998). Primate causal understanding in the physical and psychological domains. *Behavioural Processes*, 42, 189–203.
- Visalberghi, E., & McGrew, W. C. (1997). *Cebus* Meets *Pan*. *International Journal of Primatology*, 18(5), 677–681. doi:10.1023/a:1026387628001.
- Visalberghi, E., Janson, C. H. & Agostini, I. (2003). Response toward novel foods and novel objects in wild *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, 24, (3), 653-675. <https://doi.org/10.1023/A:1023700800113>
- Visalberghi, E., N. Spagnoletti, E.D.R., da Silva, F.R.D. Andrade, E. Ottoni, P. Izar, & Fragaszy, D. (2009). Distribution of potential suitable hammers and transport of hammer tools and nuts by wild capuchin monkeys. *Primates* 50(2), 95-104.
- Visalberghi, E., Sabbatini, G., Taylor, A. H. & Hunt, G. R. (2017). Cognitive insights from tool use in nonhuman animals. En: J. Call, G. M. Burghardt, I. M. Pepperberg, C. T. Snowdon, & T. Zentall (Eds.), *APA handbook of comparative psychology: Perception, learning, and cognition* (pp. 673–701). American Psychological Association. <https://doi.org/10.1037/0000012-030>
- Walsh, D. M. 2018. Objectcy and Agency: Towards a methodological vitalism. En D.J. Nicholson & J. Dupré (Eds.). *Everything flows: Towards a processual Philosophy of Biology*. Oxford, Oxford University Press. doi:<https://doi.org/10.1093/oso/9780198779636.003.0008>
- Watanabe, K. & Tokita, K. (2008). *Macaca fuscata*. The IUCN red list of threatened species 2008. e.T12552A3355997. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T12552A3355997.en>.

- Watanabe, K., Urasopon, N. & Malaivijitnond, S. (2007). Long-tailed macaques use human hair as dental floss. *American Journal of Primatology*, 69(8), 940–944. doi:10.1002/ajp.20403
- Westergaard, G. C. & Frigaszy, D. (1987). The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 101, 159–168. doi: 10.1037//0735-7036.101.2.159
- Westergaard, G. C. & Suomi, S. J. (1995b). The stone tools of capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 16, (6), 1017–1024. doi:10.1007/bf02696114
- Westergaard, G. C. (1993). Development of combinatorial manipulation in infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(1), 34–38. doi:10.1037/0735-7036.107.1.34
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1993). Use of a tool-set by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Primates*, 34(4), 459–462. doi:10.1007/bf02382655.
- Westergaard, G. C., & Suomi, S. J. (1995a). The production and use of digging tools by monkeys: a nonhuman primate model of a hominid subsistence activity. *Journal of Anthropological Research*, 51(1), 1–8.
- Westergaard, G. C., Lundquist, A. L., Kuhn, H. E. & Suomi, S. J. (1997). Ant-gathering with tools by captive tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology* 18, 95–103. https://doi.org/10.1023/A:1026345307953
- Westergaard, G. C., Wagner, J. L. & Suomi, S. J. (1999). Manipulative tendencies of captive *Cebus albifrons*. *International Journal of Primatology*, 20(5), 751–759. https://doi.org/10.1023/A:1020756803437
- White, L. A. (1949). On the use of tools by primates. En: *A science of culture: a study of man and civilization*. Pp. 40-48. New York: Grove Press Inc.
- Wickler, W. & Seibt, U. (1997). Aimed object-throwing by a wild African elephant in an interspecific encounter. *Ethology*, 103(5), 365-368.
- Wittiger, L. & Sunderland-Groves, J. (2007). Tool use during display behavior in wild cross river gorillas. *American Journal of Primatology*, 69, 1307-11. DOI. 10.1002/ajp.20436
- Worch, E. A. (2001). Simple tool use by a red-tailed monkey (*Cercopithecus ascanius*) in Kibale Forest, Uganda. *Folia Primatologica*, 72(5), 304–306. doi:10.1159/000049953.

Yamakoshi, G. (2004). Evolution of complex feeding techniques in primates: is this the origin of great ape intelligence? En A. E. Russon & D. R. Begun (Eds.). The evolution of thought. Evolutionary origins of great ape intelligence. Cambridge University Press.