



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

Grao en Bioloxía

Memoria do Traballo de Fin de Grao

**Análisis del uso de herramientas en macaca cangrejera
(*Macaca fascicularis*) en cautividad**

**Análise do uso de ferramentas en macaca cangrexeira
(*Macaca fascicularis*) en catividade**

**Analysis of tool use by crab-eating macaques
(*Macaca fascicularis*) in captivity**



Azucena Pumar Galdo

Curso 2019-2020, Febrero

Director Académico: María José Servia García

Codirector: Esther Valderrábano Cano

ÍNDICE

RESUMEN / RESUMO / SUMMARY	4
PALABRAS CLAVE / PALABRAS CHAVE / KEYWORDS	5
Introducción	6
Objetivos	7
Material y Métodos	8
<i>Especie estudiada</i>	8
<i>Centro de trabajo</i>	8
<i>Individuos estudiados</i>	9
<i>Diseño del experimento</i>	11
<i>Análisis estadístico</i>	13
Resultados	14
1. <i>Influencia de la jerarquía en el uso del dispositivo</i>	14
2. <i>Evolución de las interacciones</i>	16
Discusión	21
<i>Influencia de la jerarquía en el uso del dispositivo</i>	21
<i>Evolución de las interacciones</i>	21
Conclusiones / Conclusións / Conclusions	24
Bibliografía	27

RESUMEN

El uso de herramientas en Primates es común en numerosas especies, tanto en su hábitat natural como en cautividad. Se sabe que los macacos (Familia Cercophitecidae) presentan esta habilidad, y que la jerarquía del grupo juega un papel importante en dicho uso, pero existen discrepancias entre investigadores en cuanto a su capacidad de aprendizaje y la comprensión del uso de estas herramientas. En este trabajo se ha estudiado el uso de una herramienta en un grupo de 15 macacas cangrejas (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821) en cautividad en el parque zoológico Marcelle Natureza. En concreto, se ha estudiado la influencia de la jerarquía y si existen cambios y/o aprendizaje a lo largo del estudio. Para esto, se diseñó un dispositivo que consiste en un tubo en el que se introduce un premio que pueden extraer con una herramienta (palo). En la primera y última etapas, el palo se situó en uno de los extremos del tubo, y podía ser usado para extraer el premio, mientras que en la segunda etapa se clavó el palo al premio, debiendo ser este palo la única opción para extraerlo. Los resultados de este trabajo confirman que la jerarquía del grupo influye en gran medida en el uso de este dispositivo, y que existen cambios en este uso a lo largo de las distintas fases de este estudio, ya que a partir de la etapa intermedia aumenta el interés en el dispositivo, el número de éxitos y el uso del palo como herramienta.

RESUMO

O uso de ferramentas en Primates é común en numerosas especies, tanto no seu hábitat natural como en catividade. Sábese que os macacos (Familia Cercophitecidae) presentan esta habilidade, e que a xerarquía do grupo xoga un papel importante en dito uso, pero existen discrepancias entre investigadores en canto á súa capacidade de aprendizaxe e á comprensión do uso destas ferramentas. Neste traballo estúdiouse o uso dunha ferramenta nun grupo de 15 macacas cangrexeiras (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821) en catividade no parque zoolóxico Marcelle Natureza. En concreto, estúdiouse a influencia da xerarquía e si existen cambios e/ou aprendizaxe ao longo do estudo. Para isto, deseñouse un dispositivo que consiste nun tubo no que se introduce un premio que poden extraer cunha ferramenta (pau). Na primeira e última etapas, o pau situouse nun dos extremos do tubo, e podía ser usado para extraer o premio, mentres que na segunda etapa cravouse o pau ao premio, debendo ser este pau a única opción para extraelo. Os resultados deste traballo confirman que a xerarquía do grupo inflúe en gran medida no uso deste dispositivo, e que existen cambios neste uso ao longo das distintas fases deste estudo, xa que a partir da etapa intermedia aumenta o interese no dispositivo, o número de éxitos e o uso do pau como ferramenta.

SUMMARY

The use of tools in Primates is common in numerous species, both in their natural habitat and in captivity. It is known that macaques (Family Cercophitecidae) show this ability, and that the hierarchy of the group plays an important role in this use, but there are discrepancies among

researchers regarding their ability to learn and understand the use of these tools. In this work we have studied the use of a tool in a group of 15 crab-eating macaques (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821) in captivity in the Marcelle Natureza zoo. Specifically, the influence of the hierarchy and whether there are changes and / or learning throughout the study have been studied. For this, a device was designed consisting of a tube in which a prize is introduced that can be extracted with a tool (stick). In the first and last stages, the stick was placed at one end of the tube, and could be used to extract the prize, while in the second stage the stick was nailed to the prize, this stick being the only option to extract it. The results of this work confirm that the hierarchy of the group greatly influences the use of this device, and that there are changes in this use throughout the different phases of this study, since from the intermediate stage it increases the interest in the device, the number of successes and the use of the stick as a tool.

PALABRAS CLAVE

Macaca fascicularis, cautividad, uso de herramientas, comida, jerarquía, aprendizaje.

PALABRAS CHAVE

Macaca fascicularis, catividade, uso de ferramentas, comida, xerarquía, aprendizaxe.

KEYWORDS

Macaca fascicularis, captivity, tool use, food, hierarchy, learning.

Introducción

El uso de herramientas para la solución de problemas es una capacidad que se conoce en numerosas especies de Primates. Manipular un objeto de manera efectiva requiere un elevado nivel de competencia motriz y una capacidad cognitiva para asociar la manipulación de ese objeto a una tarea, e incluso para comprender cómo funciona ese objeto en la resolución de la misma (Garber, 2004). Los Primates, en general, son capaces de aprender la relación que dos objetos tienen entre sí (Tomasello & Call, 1997), y esto se ha demostrado en numerosos estudios sobre especies diferentes. Los bonobos (*Pan paniscus*) pueden desarrollar movimientos manuales similares a los de humanos o chimpancés (*Pan troglodytes*), además de seleccionar y modificar las herramientas que van a usar (Bardo et al., 2016). Los monos capuchinos (*Sapajus libidinosus*) usan piedras para abrir los alimentos que se encuentran protegidos (Haslam et al., 2016) e incluso seleccionan el peso y material de esas piedras utilizadas como martillo, así como el alimento en función de la resistencia al agrietamiento o las superficies utilizadas de yunque en función de la eficiencia y su uso reciente por otros individuos (Fragaszy et al., 2013). Además, se sabe que esta tradición tecnológica se viene produciendo desde hace al menos 600 o 700 años, y que abarca aproximadamente 100 generaciones de transmisión del comportamiento (Haslam et al., 2016). En tamarinos cabeza de algodón (*Saguinus edipo*) se observó que, en promedio, eligen herramientas funcionales, lo que indica el uso de una estrategia basada en la comprensión de una relación entre el método y su finalidad (Hauser et al. 2002). Por otro lado, el uso exitoso de una herramienta puede implicar la apreciación de la eficacia de la herramienta, pero no implica una comprensión de por qué se produce el éxito (Visalberghi & Limongelli, 1994).

Este estudio se centra en el uso de herramientas para la extracción de alimento en macacas cangrejas (*Macaca fascicularis*). Estudios previos en macacos (Familia Cercophitecidae) revelan que son capaces de aprender a usar herramientas para recuperar alimentos que están fuera de su alcance (Ishibashi et al., 2000; Marcellini et al., 2012). Sin embargo, el alcance de esta capacidad es discutido, ya que mientras Hihara et al. (2003) indican que poseen flexibilidad para aplicar la experiencia previa a una nueva situación de aprendizaje y que, además, son capaces de planificar la estrategia necesaria, Marcellini et al. (2012) afirman que su capacidad para ajustar las habilidades motoras aprendidas a un nuevo contexto es limitada.

La macaca cangrejera (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821) es una especie altamente social que convive en grupos mixtos (multimacho-multihembra) de hasta 60 individuos en los que suele haber más hembras que machos (Camus et al., 2013). Este tipo de grupos siguen una dominancia por sexos, las hembras siguen una jerarquía matrilineal, por lo que el rango se transfiere de madre a hija. Los machos también siguen una jerarquía de dominancia, pero estos abandonan el grupo inicial cuando llegan a la madurez sexual (Thierry et al., 2000).

Se sabe que las hembras de rango más alto tienen una ingesta total de alimentos igual o superior a la de hembras de menor rango. Además, la adquieren a un coste energético más bajo y suelen comer alimentos de mayor calidad (van Noordwijk & van Schaik, 1987).

Las interacciones sociales entre los Primates les permiten predecir comportamientos de otros individuos, representar sus intenciones y aprender de sus acciones. Observando pueden llegar a comprender qué resultado implica una acción y aplicarlo, o no, en un futuro (Nougaret et al., 2019). El aprendizaje social de Primates ha demostrado un papel importante en muchos dominios conductuales, incluido el uso de herramientas (Whiten & de Waal, 2018). Esto es especialmente importante, por ejemplo, durante el período infantil de muchas especies, donde son las madres las que enseñan a sus hijos a usarlas. La transmisión social del uso de herramientas puede explicar las tradiciones y culturas tan bien desarrolladas y documentadas en Primates (Visalberghi & Limongelli, 1994). Sin embargo, aunque estos factores sociales son muy importantes, no son cruciales para el aprendizaje del uso de herramientas (Marcellini et al., 2012).

Las macacas con las que se ha trabajado en este estudio se encuentran en cautividad. Suele haber diferencias en el uso de herramientas entre primates cautivos y en libertad. En primates salvajes este comportamiento puede ser poco frecuente y, por lo tanto, se dispone de observaciones fortuitas y, a veces, inferenciales (Beck, 1975). En cautividad, por el contrario, se tiene más acceso a este tipo de comportamientos. Así, la expresión ``sesgo de cautiverio`` se utiliza para explicar que los animales en cautividad a menudo superan en frecuencia y diversidad en el uso de herramientas a los animales de su misma especie en libertad. Esto puede provocar que se infravalore la capacidad cognitiva de una especie si se estudia el uso de herramientas en libertad pero no en cautividad (Haslam, 2013).

El hábitat nativo es, sin duda, el mejor escenario para estudiar el comportamiento de uso de herramientas, aunque este, a veces, puede provocar también sesgos en los resultados. Así, hay estudios de campo importantes realizados en zonas agrícolas, ciudades o parques nacionales afectados por industrias humanas. Por otro lado, el comportamiento de uso de herramientas ha aparecido espontáneamente tanto en grupos salvajes como en grupos cautivos (Beck, 1975).

Objetivos

En este estudio se ha diseñado un dispositivo que permite el uso de una herramienta para conseguir alimento por parte de un grupo de macacas cangrejas (*Macaca fascicularis*) que se encuentran en el parque zoológico Marcelle Natureza (Outeiro de Rei, Lugo), con el objetivo de estudiar principalmente dos aspectos:

1. Cómo influye la jerarquía en el uso de este dispositivo.
2. Cómo cambian las interacciones con el dispositivo a lo largo del tiempo, así como las estrategias empleadas, con el fin último de discutir si existe aprendizaje en el uso de esta herramienta.

Material y Métodos

Especie estudiada

Las macacas cangrejeras o macacos de cola larga (*Macaca fascicularis* Raffles, 1821) son una especie de primates del Viejo Mundo de la familia Cercopithecidae. El estado de conservación de esta especie es de "Preocupación Menor" debido a su amplia distribución por el sudeste asiático, su presunta gran población, su existencia en varias áreas protegidas y la poca probabilidad de que su población disminuya a una velocidad que potencie una posible inclusión en una categoría amenazada (Ong & Richardson, 2008).

Su hábitat son las selvas tropicales, que presentan climas cálidos y húmedos, y son animales principalmente arbóreos. También se pueden encontrar en otros espacios como humedales, zonas costeras o asentamientos humanos a los que se acercan para asaltar los cultivos en busca de alimento o incluso pedir comida a los humanos (Lucas & Corlett, 1991).

Su alimentación es principalmente frugívora pero, aunque son consumidores selectivos, pueden explotar una gran variedad de fuentes de alimentos durante los períodos de escasez como insectos, tallos, hojas, flores, semillas, hierba, hongos, invertebrados, huevos de aves, arcilla y corteza (Yeager, 1996). En zonas de manglares pasan mucho tiempo consumiendo cangrejos, y también se les ha visto comer ranas, camarones y pulpo (Sussman & Tattersall, 1986).

Centro de trabajo

El estudio se llevó a cabo en el Parque Zoológico Marcelle Natureza, una empresa privada que se encuentra en Outeiro de Rei (Lugo). Los objetivos de esta empresa son la conservación de la biodiversidad y la educación de los visitantes para proteger la naturaleza, y con ella la fauna silvestre. Para ello se trabaja teniendo en cuenta el bienestar animal, alojando a los animales en condiciones adecuadas para satisfacer sus necesidades físicas y psicológicas. Los animales que se encuentran en Marcelle proceden de otros zoológicos, centros de recuperación o centros de rescate, y en ningún caso de capturas de animales en libertad.

Además, el centro participa en programas de cría en cautividad de especies amenazadas, como The European Endangered Species Program (EEP) y European Studbook Species (ESBs). También realizan labores de investigación y desarrollan programas educativos para la conservación de la biodiversidad (Marcelle Natureza, 2020).

Para este estudio se hizo uso de las instalaciones del Departamento de Primates, que consisten en una sala en semicírculo con cocina que está en contacto con la parte interior de las instalaciones de macacas cangrejeras y de babuinos sagrados (*Papio hamadryas*).

La instalación interior de las macacas consiste en 3 habitáculos de diferente tamaño (superficie total: 120 m²) conectados por compuertas, y cada habitáculo consta de diferentes elementos de enriquecimiento ambiental como troncos, tubos o péndulos. Esta instalación interior está, a su vez, conectada de forma permanente por gateras a una exterior más grande (superficie total: 1250 m²). La parte exterior consiste en un campo extenso con diferentes troncos y plataformas diseñadas para

su enriquecimiento, además de un gran árbol y una charca, todo ello con el objetivo de fomentar la locomoción y el patrón conductual natural de la especie.

Individuos estudiados

Los individuos con los que se llevó a cabo este estudio son 15 macacas cangrejeras, todas ellas hembras adultas de aproximadamente 14 años de edad. Estas macacas fueron material de experimentación de píldoras anticonceptivas (cuyo compuesto desconocemos como parte del acuerdo para su rescate) en un laboratorio, por lo que alguna de ellas presenta problemas gastrointestinales. Una vez que el laboratorio terminó las pruebas, cedió estos animales al centro de rescate de animales salvajes AAP Primadomus en Villena, Alicante (<https://www.aap-primadomus.org/>) en el que estuvieron 2 años, que a su vez los cedió a Marcelle Natureza, donde llevan viviendo 6 años.

Actualmente conocemos la jerarquía lineal de este grupo de macacas gracias a un estudio previo del centro (E. Valderrábano, conservadora de Marcelle, com. pers.). En este estudio, realizado mediante observación conductual y análisis de datos con el programa Gephi (<https://gephi.org/>), se valoró la existencia de conexiones (líneas) y su intensidad (grosor) como indicadores del rango jerárquico al que pertenece cada individuo (Fig.1 y Fig.2).

Así, el elemento central, que es el individuo con el mayor número de interacciones con el resto del grupo, sería la líder del mismo (Sukma). La que mayor cantidad de interacciones afiliativas (Fig.1) presenta con la líder, por el elevado grosor de la línea, se consideró colíder (Murni), siguiéndole Samira como cabeza del siguiente rango y Riam como segunda. Rakus quedaría por debajo de Riam por la cantidad reducida de interacciones agonísticas (Fig. 2) con ella, pero por encima de Kécil porque aumentan de forma notable respecto a esta última. El resto de posiciones se obtuvieron sumando las interacciones afiliativas y agonísticas (Tabla 1).

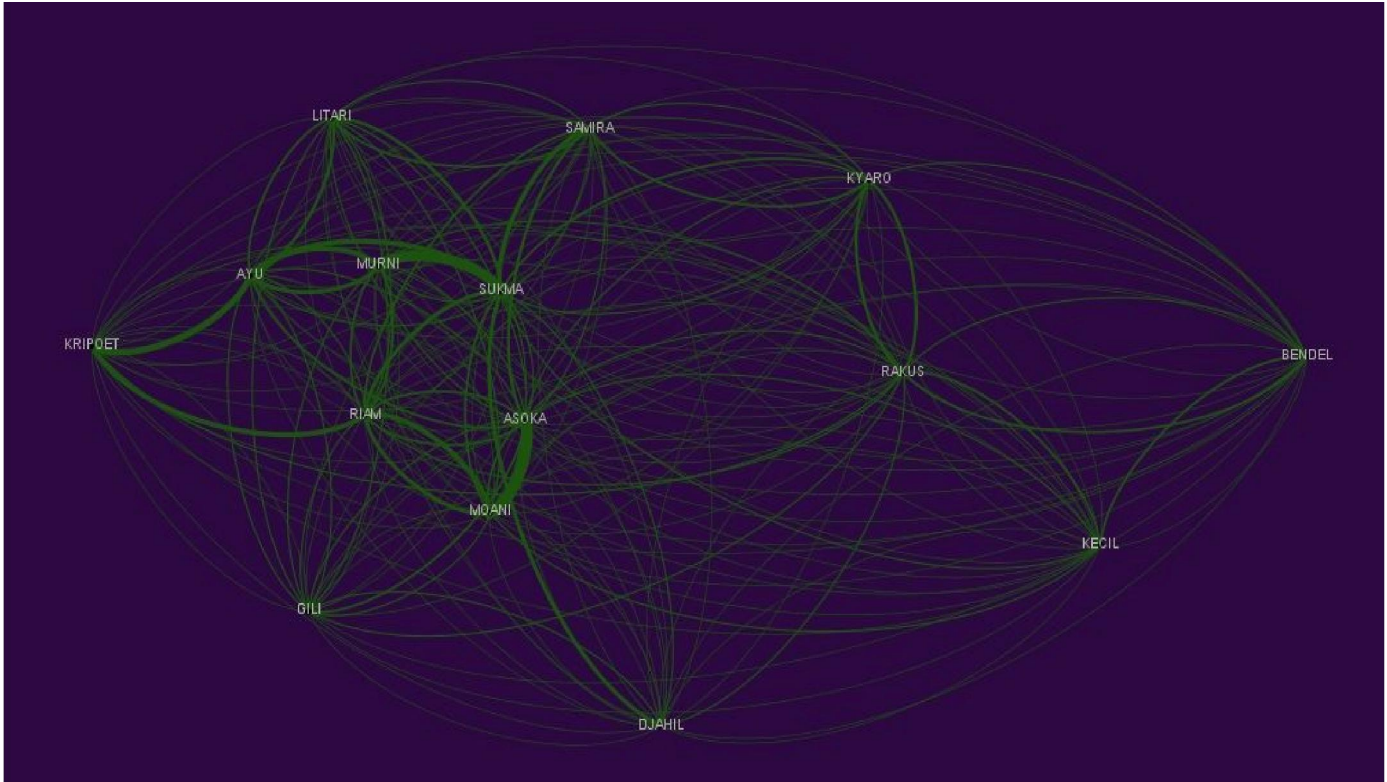


Figura 1. Conexiones obtenidas del estudio de las interacciones afiliativas entre los individuos.

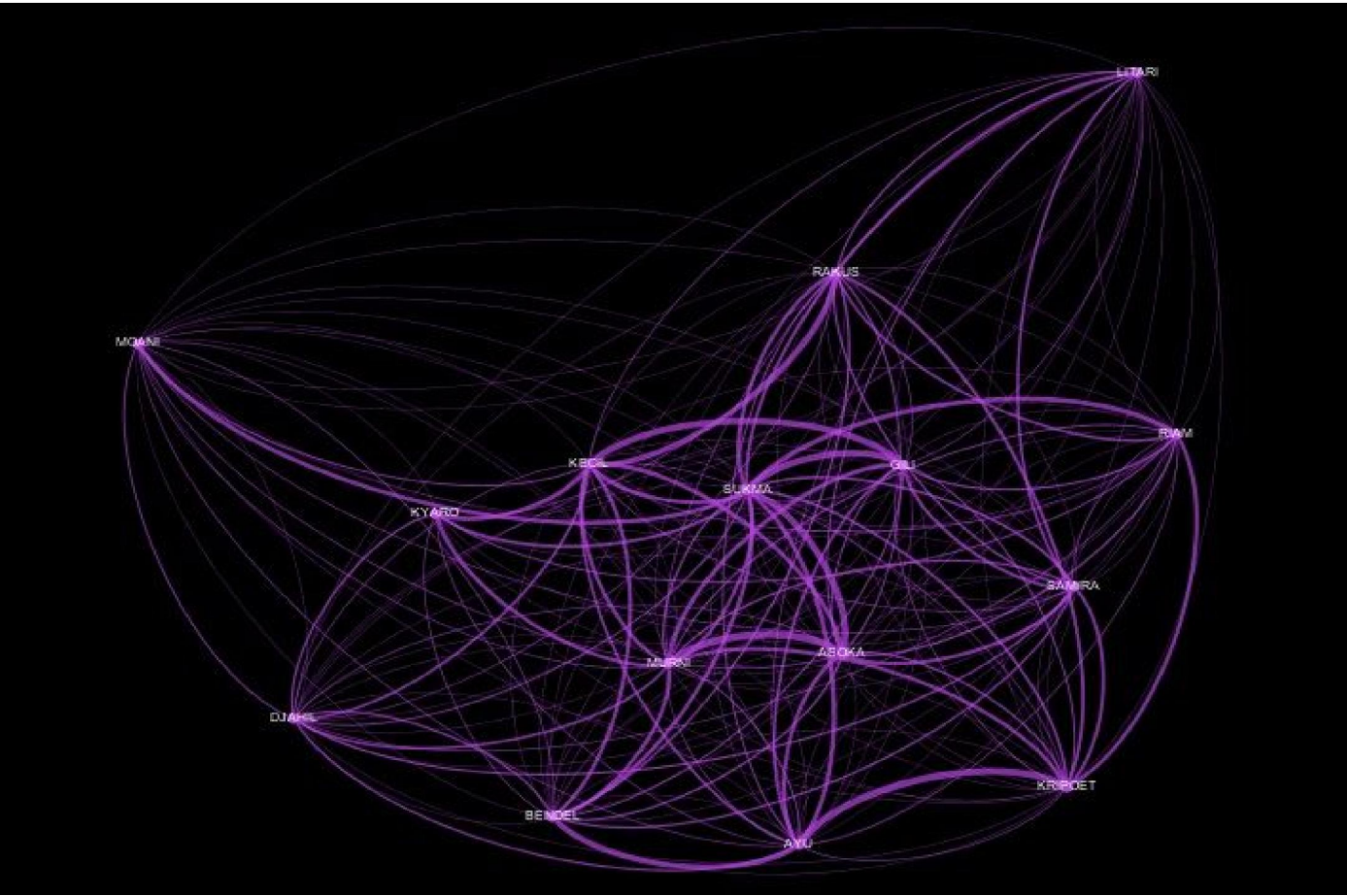


Figura 2. Conexiones obtenidas del estudio de las interacciones agonísticas entre los individuos.

Tabla 1. Estructura jerárquica del grupo de macacas.

Rango jerárquico	Orden jerárquico	Individuos
Líder	1	Sukma
Colíder	2	Murni
1° rango	3	Samira
	4	Riam
	5	Rakus
	6	Kécil
2° rango	7	Ayu
	8	Bendel
	9	Litari
	10	Asoka
	11	Gili
3° rango	12	Djahil
	13	Kyaro
	14	Moani
	15	Kripoet

Diseño del experimento

Se diseñó un experimento para estudiar el uso de herramientas en esta especie, para el cual se utilizaron entre tres y cuatro estaciones compuestas por:

- Un tubo de metacrilato transparente de 33 cm de largo y 30 mm de diámetro.
- Cuerdas y bridas.
- Un palo de un grosor inferior a 30 mm.
- Cacahuetes.
- Cámara de vídeo OLYMPUS TOUGH TG-310.

El montaje de las estaciones se hizo en la verja que separa la instalación interior de las macacas de la cocina del Departamento de Primates. El tubo se colocó siempre en la cara de la verja perteneciente a la cocina, que resulta más incómodo para su manejo por parte de las macacas, pero más seguro para ellas. Estas estaciones se montaron y desmontaron cada día por seguridad y para evitar la pérdida de interés por habituación. El número de estaciones colocadas fueron tres durante 10 días, pero se amplió a cuatro los días restantes para dar más accesibilidad a los individuos. La duración del estudio fue de 24 días, entre el 13/11/2019 y el 20/12/2019.

El tubo se ató con una cuerda a la verja y se aseguró con una o dos bridas. Se dividió el experimento en tres etapas por orden cronológico: Pre-fijado, Fijado y Post-fijado. La etapa de Pre-fijado es la inicial, se introduce el premio (cacahuete) hacia el centro del tubo y posteriormente el palo, sobresaliendo por uno de los extremos del tubo. Tiene una duración de 7 días. En la etapa de Fijado, que dura 5 días, se introdujo en el tubo el palo con el premio clavado en la punta. Por último, en la etapa de Post-fijado, se volvieron a independizar premio y palo, como al inicio, durante los restantes 12 días.

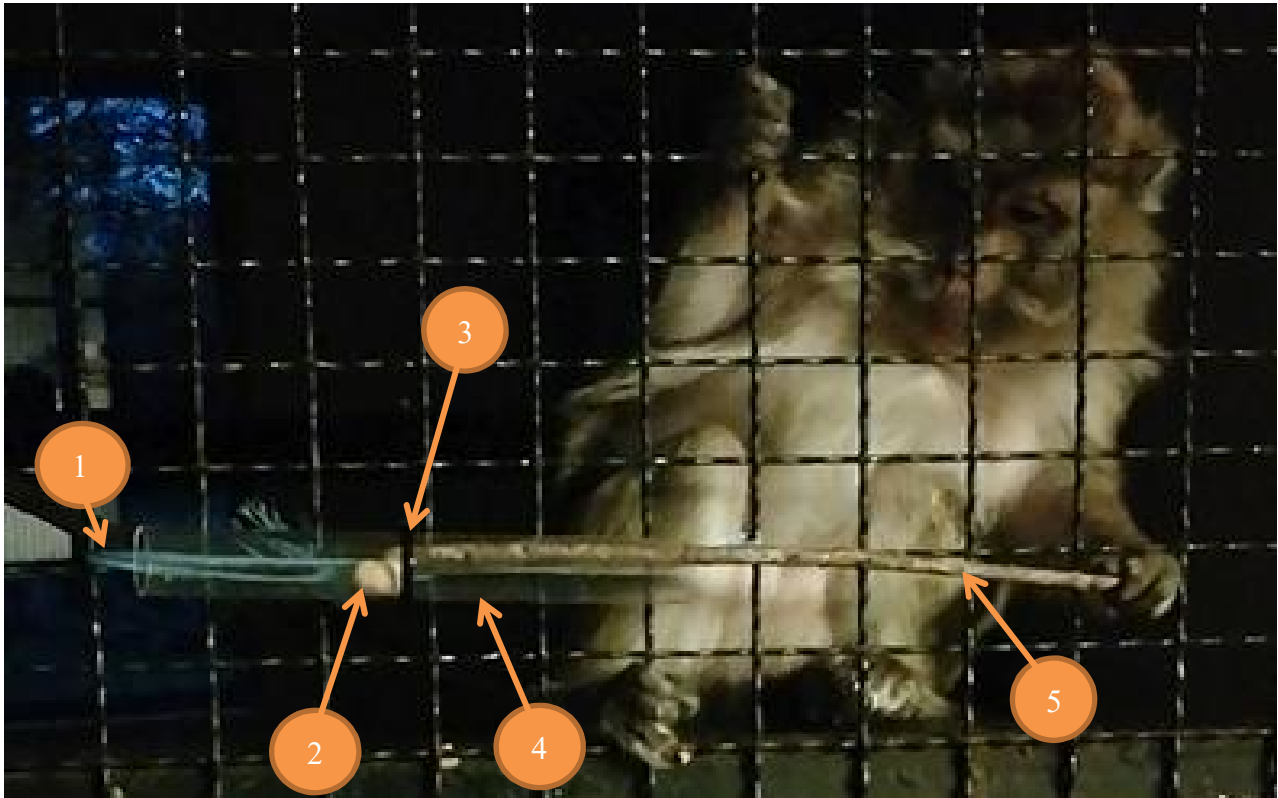


Figura 3. Diseño de la estación de estudio y sus partes: 1) Cuerda; 2) Premio; 3) Brida; 4) Tubo; 5) Palo.

Se grabaron los accesos de las macacas a las estaciones con una cámara de vídeo y posteriormente se llevó a cabo un estudio observacional mediante el análisis de 24 vídeos de una duración aproximada de 30 min cada uno. Se recogieron los datos de cada acceso en una tabla teniendo en cuenta las siguientes variables:

- Individuo
- Fecha.
- N° de acceso: número de intento correspondiente a ese individuo, que implica toda posición del individuo en el dispositivo independientemente del resultado.
- Éxito: haber conseguido o no el premio.
- Desplazado: haber sufrido o no un desplazamiento de la estación por parte de otro individuo.
- Sustituto: individuo que provoca el desplazamiento.

- Método: procedimiento mediante el cual el individuo intenta conseguir el premio. Se establecieron 3 tipos de métodos empleados:
 - Tipo I: uso del palo para conseguir el premio. Implica tanto tirar hacia sí como empujarlo.
 - Tipo II: uso del palo en combinación con otra estrategia (agitar, meter el brazo...).
 - Tipo III: uso de cualquier otra estrategia que no implique el uso del palo.
- Rango jerárquico: Grupo social a la que pertenece el individuo (ver Tabla 1).
- Orden jerárquico: número asignado según la jerarquía lineal del grupo (ver Tabla 1).
- Etapa: Pre-fijado, Fijado o Post-fijado, según corresponda.

Análisis estadístico

En base al estudio previo sobre la jerarquía de este grupo de macacas, se analizó la posible relación entre ésta y los accesos al dispositivo y los desplazamientos sufridos. Para ello se utilizó el paquete Rcmdr del software R versión 3.6.2 (<https://www.r-project.org/>), donde consideramos como estadísticamente significativas las pruebas con $p\text{-valor} < 0.05$. Para determinar si hay evidencias significativas de que los accesos estén relacionados con el orden jerárquico se utilizó una tabla de distribución de frecuencias a la que se le aplicó un Test Chi-cuadrado por bondad de ajuste. Por otro lado, para determinar si hay evidencias significativas de que los desplazamientos producidos tienen relación con el grupo jerárquico, se realizó un Test Chi-cuadrado y posteriormente un Test exacto de Fisher, ya que las frecuencias esperadas de un grupo eran inferiores a 5. Además, con este programa también se ha representado gráficamente la frecuencia de uso de cada método por los individuos según su número de ensayos (Fig. 19).

Se estudiaron gráficamente el resto de variables de interés mediante el programa Microsoft Excel.

Resultados

A continuación, se expondrán los resultados agrupados en dos secciones, de acuerdo con los objetivos de este trabajo.

1. Influencia de la jerarquía en el uso del dispositivo

Los resultados muestran que los accesos al dispositivo están relacionados con el orden de jerarquía (Test Chi-cuadrado por bondad de ajuste, $p\text{-valor} < 2.2e^{-16}$). Así, del total de eventos de todos los individuos, son los que presentan un orden jerárquico más alto los que acumulan más accesos (Fig. 4).

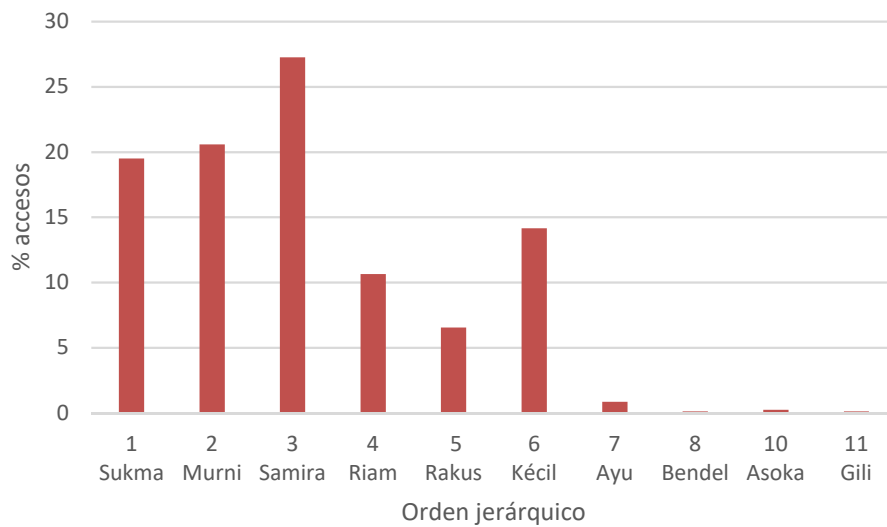


Figura 4. Porcentaje de accesos de cada individuo respecto al total registrado.

Por otra parte, se observa una relación significativa entre los desplazamientos sufridos por cada individuo y el grupo jerárquico al que pertenece (Test exacto de Fisher, $p\text{-valor} < 2.2e^{-16}$), ya que la líder del grupo, Sukma, nunca es desplazada, mientras los individuos que sufren más desplazamientos son los del grupo jerárquico más bajo (Fig. 5).

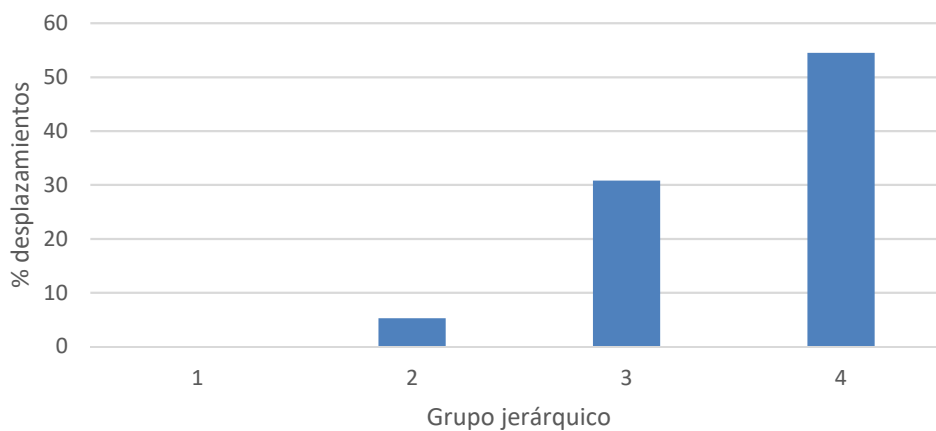


Figura 5. Porcentaje de desplazamientos sufridos en cada grupo jerárquico respecto al total.

De hecho, del total de accesos al dispositivo de cada individuo, sólo Sukma no es desplazada en ninguna ocasión, mientras que individuos de rango muy bajo como Bendel, Asoka o Gili son desplazados prácticamente siempre (Fig. 6).



Figura 6. Porcentaje de desplazamientos sufridos por cada individuo respecto al número total de intentos de acceso al dispositivo de cada uno.

Es interesante destacar también que el registro de los individuos que son desplazados por otro muestra un ajuste prácticamente perfecto al orden jerárquico con el que se trabaja en este estudio, detectándose un único caso anómalo donde un individuo de mayor rango, Rakus (orden jerárquico 5), es desplazado por Ayu (orden jerárquico 7) (Tabla 2).

Tabla 2. Resumen de desplazamientos por individuo según el orden jerárquico. En rojo se representa un caso anómalo de individuo desplazado por otro de rango más bajo.

Orden jerárquico	Individuo	Individuos desplazados
1	Sukma	2, 3, 4, 6
2	Murni	3, 4, 5, 6
3	Samira	4, 5, 6, 10
4	Riam	5, 6
5	Rakus	6
6	Kécil	7
7	Ayu	5
8	Bendel	-
10	Asoka	-
11	Gili	-

2. Evolución de las interacciones

El análisis de los accesos al dispositivo en las distintas etapas del experimento (Pre-fijado: palo y premio no fijados; Fijado: premio fijado al palo; Post-fijado: de nuevo palo y premio no fijados) muestra que, en la etapa inicial, prácticamente todos los individuos intentaron acceder al mismo, pero aparentemente no existe una relación clara con el orden jerárquico (Fig. 7). El número de accesos por día cambia en la etapa de Fijado, con individuos que mantienen aproximadamente esa cantidad (p. ej. Sukma) pero destacando otros que la aumentan considerablemente (p. ej. Murni o Samira). Por último, en la etapa de Post-fijado se observa un aumento en el número de accesos de casi todos los individuos, a excepción de los de rangos más bajos, destacando los accesos de Sukma y Samira (Fig. 7).

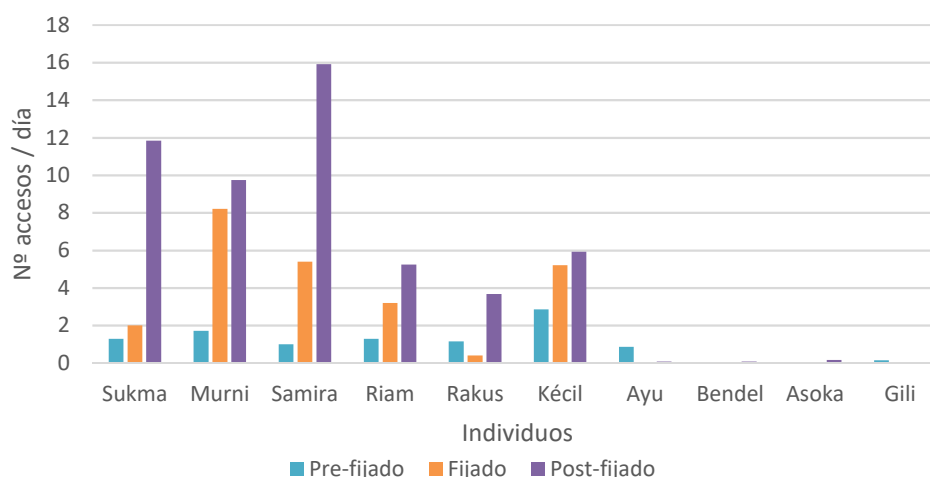


Figura 7. Número de accesos por día de cada individuo en las diferentes etapas.

En cuanto al éxito de cada individuo para obtener el premio al acceder al dispositivo, se pueden ver cambios claros desde la etapa de Pre-fijado a la de Post-fijado en alguno de ellos (Fig. 8). En el caso de Sukma, la líder, en la etapa de Pre-fijado no obtuvo ningún éxito, pero sin embargo en la etapa de Fijado esos éxitos ascienden a un 60% para seguir aumentando a un 90% en la fase de Post-fijado. En el caso de Murni también observamos un aumento de los éxitos en las tres etapas, con la diferencia de que ésta presentó un 50% de éxitos en la etapa inicial. Riam, Rakus y Kécil difieren de las compañeras superiores en rango en que su mayor porcentaje de éxitos ocurre en la etapa de Fijado y no en la de Post-fijado (Fig. 8).

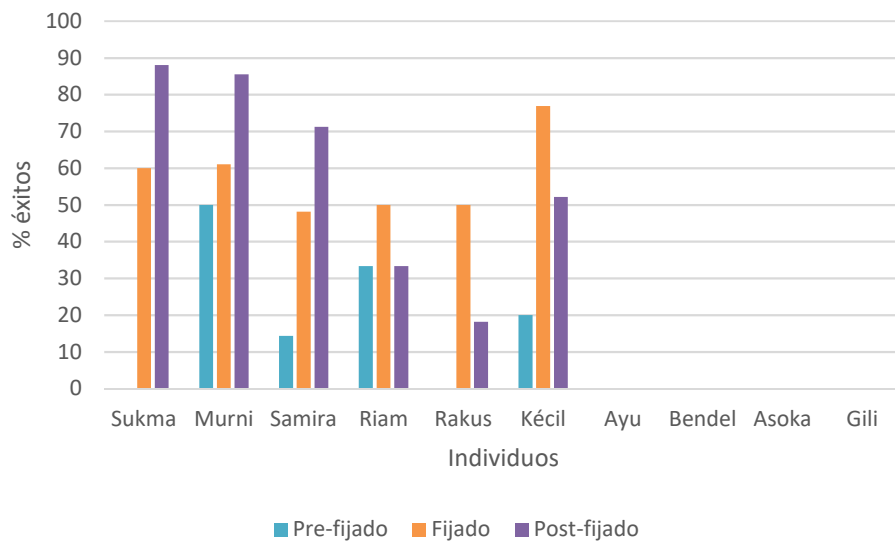


Figura 8. Porcentaje de éxitos de cada individuo respecto a su número de accesos en cada etapa.

Como puede observarse en la Figura 10, el método utilizado para obtener el premio cambia de forma notable de una etapa a otra. Así, se puede comprobar cómo, en la etapa de Pre-fijado, algo más del 60% de los accesos no correspondieron con ningún método resolutorio, y la mayoría de los casos pertenecientes a algún método lo son al 3 (sin uso del palo). En la etapa de Fijado aumenta el uso exclusivo del palo para conseguir el premio hasta casi un 70% (método 1), mientras que se reduce el uso del método 3 (que no desaparece) y no utilizar ninguna estrategia. En la etapa de Post-fijado, el uso del palo disminuye un 10% aproximadamente, aunque sigue siendo el método más utilizado, y aumenta el uso de estrategias alternativas (Fig.9).

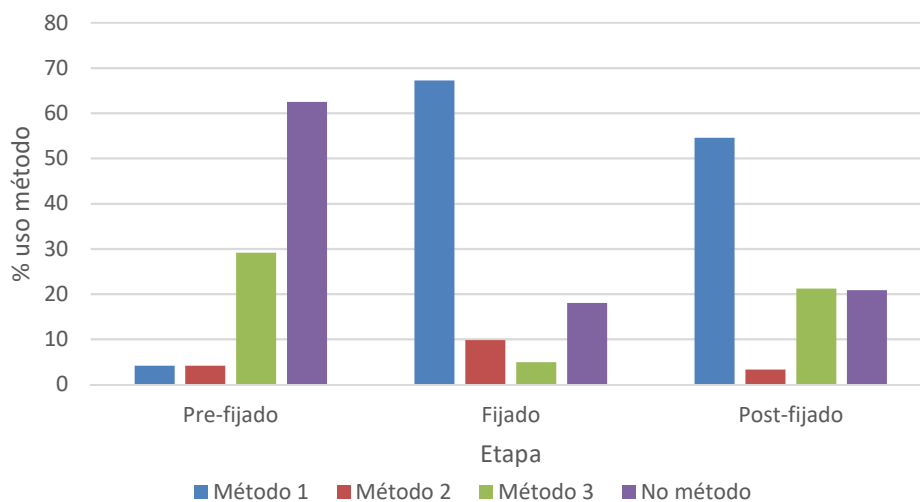
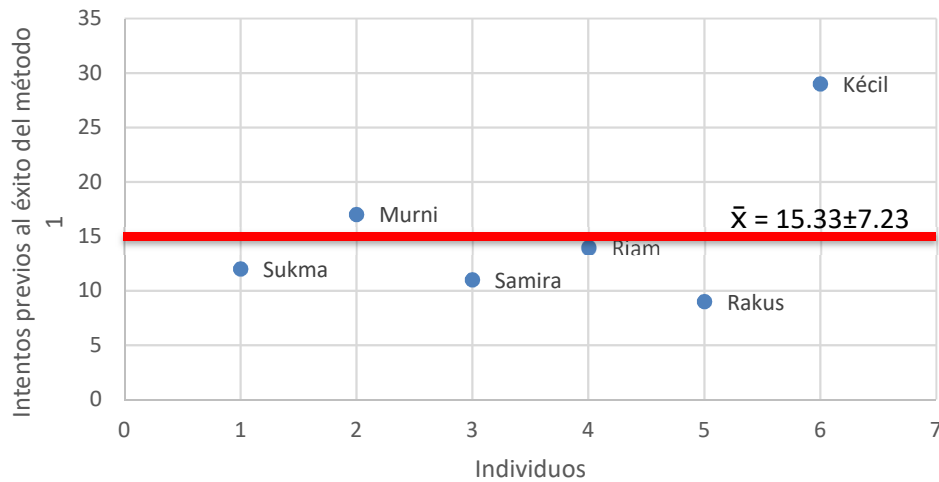


Figura 9. Porcentajes de uso de los métodos resolutorios, respecto a los accesos producidos, según la etapa del experimento.

Es interesante destacar, además, que la obtención del primer éxito mediante el uso del palo, herramienta cuyo uso se pretendía estudiar, se produce, en todos los individuos, durante la fase de Fijado, habiendo necesitado 15.33 ± 7.23 intentos para lograrlo (Fig.



10).

Figura 10. Número de intentos previos que requirió cada individuo para lograr su primer éxito haciendo uso del método 1 (uso del palo). La línea roja indica el número medio de intentos (\pm SD).

De hecho, durante el experimento pudo observarse que el método seleccionado por cada individuo para obtener el premio sufrió cambios entre las distintas etapas (Fig. 11). Así, individuos como Sukma (1), Samira (3) y Riam (4) comienzan con un uso mayoritario de métodos alternativos (método 3) y a partir de la etapa de Fijado hacen uso del palo como herramienta (método 1) hasta el final del experimento. Murni (2) y Kécil (6), sin embargo, comienzan también empleando métodos alternativos y en la etapa de Fijado el método 1, pero la diferencia con las anteriores es que en la etapa de Post-fijado vuelven a hacer del método 3 la estrategia mayoritaria. Rakus (5) comienza utilizando el método 2 (combinación entre uso del palo y estrategia alternativa) en la fase de Pre-fijado, y su evolución, al igual que Sukma, Samira y Riam es de empleo del método 1 en las dos fases restantes.

Además, es interesante destacar que, en la etapa de Fijado, donde el uso del palo debía ser obligatorio para la obtención del premio, algún individuo es capaz de utilizar métodos alternativos sin usar este elemento (método 3) (Fig. 11).

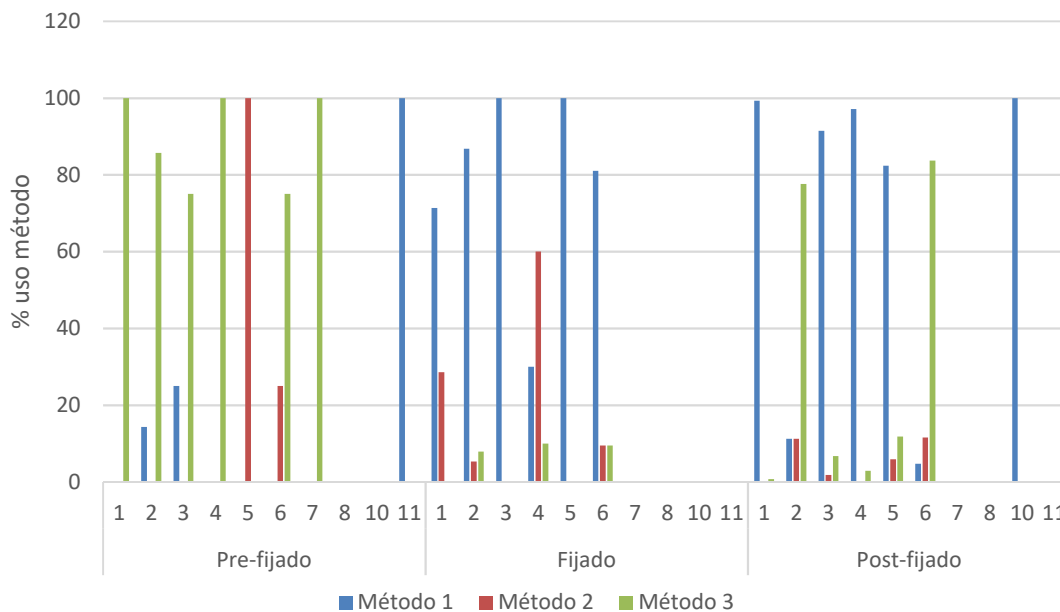


Figura 11. Porcentaje de uso de cada método por individuo en cada etapa.

Por último, en la Figura 12 se ha representado el número de individuos que utilizaban cada uno de los métodos siguiendo el orden del número de acceso que correspondía a cada uno (del 1 al 225, que es el máximo número de accesos de uno de los individuos, Samira), y se han incluido también los accesos en los que no tuvieron éxito (Método = no). Así, puede observarse cómo en los accesos iniciales de los individuos, correspondientes con la etapa de Pre-fijado, éstos utilizan con más frecuencia el método 3 (sin uso del palo) o bien no utilizan ningún método. A continuación, en la etapa de Fijado, representada por un círculo rojo (este círculo es aproximado, ya que no todos los individuos realizan el mismo número de accesos), se ve la acumulación mayoritaria de las frecuencias en el uso del palo (método 1). En la etapa de Post-fijado restante se observa una pequeña disminución de las frecuencias de uso del método 1, aunque se mantiene en el tiempo, y se recupera el uso del método 3.

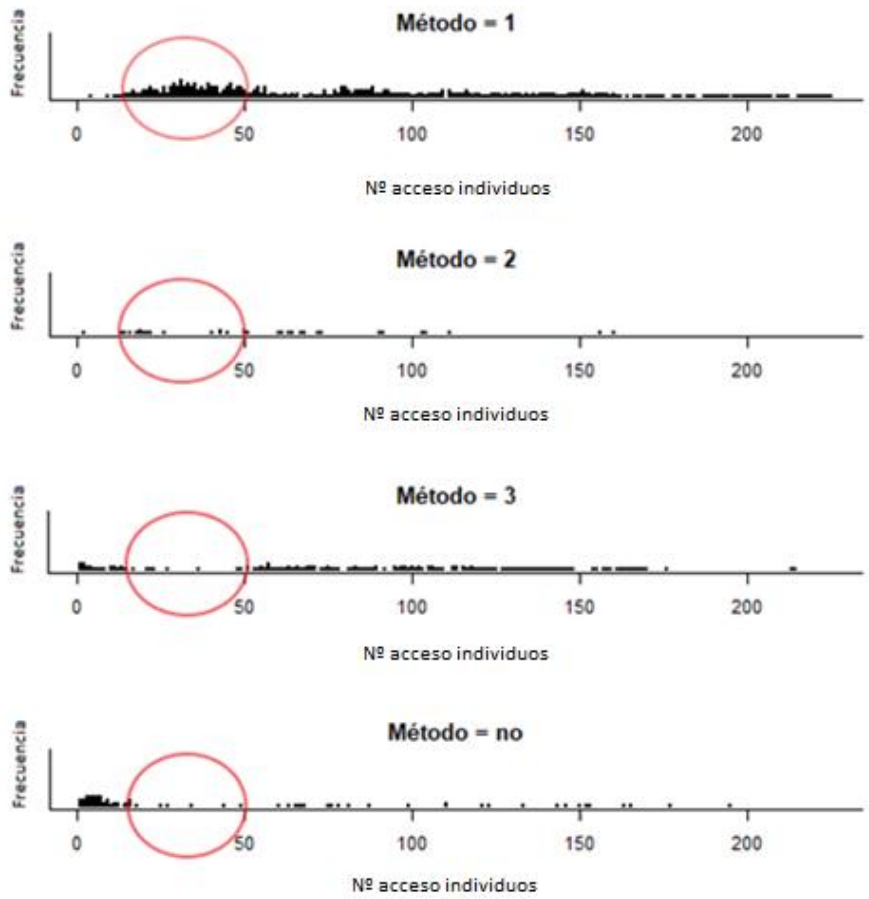


Figura 12. Frecuencia de uso de cada método por los individuos según su número de acceso. El círculo rojo representa la franja aproximada de accesos que se corresponden con la etapa de Fijado.

Discusión

Ser capaz de obtener el premio ofrecido en el dispositivo utilizado en este trabajo no sólo implica que los individuos tengan capacidad resolutoria, si no también que puedan acceder a él. Por eso en este estudio se tiene en cuenta la jerarquía del grupo y su posible influencia.

Influencia de la jerarquía en el uso del dispositivo

La competencia por los alimentos en los grupos de macacas cangrejas hembras se basa en la monopolización de los mismos por parte de las que pertenecen a un rango jerárquico alto (van Noordwijk & van Schaik, 1987). En este estudio se ha comprobado esto con los accesos de los individuos al dispositivo, que nos indican que, efectivamente, son los individuos de orden jerárquico más elevado los que tienen más acceso.

Otro indicativo de este comportamiento jerárquico son los desplazamientos, que consisten en que el individuo que maneja un recurso, o tiene intención de hacerlo, lo abandone por la presencia de un individuo superior en orden jerárquico. Este comportamiento puede ser agonístico si el individuo de menor rango se resiste, pero generalmente los individuos subordinados obtienen alimentos que son menos atractivos para los de mayor rango y no protestan (Massen et al., 2012), y evitan la competencia alejándose del centro del grupo (van Noordwijk & van Schaik, 1987). Se ha comprobado que en el grupo de macacas del presente estudio se llevan a cabo estos desplazamientos en los que nunca se desplaza a ningún individuo que pertenezca a un nivel jerárquico superior. Esto supone que la jerarquía en el grupo se mantiene con respecto al estudio previo realizado en el centro en 2017 (E. Valderrábano, conservadora de Marcelle, com. pers.).

Por otro lado, en un estudio con macacas cangrejas realizado por Wergård et al. (2016), se observó que, bajo las mismas condiciones, existen diferencias individuales de respuesta en los entrenamientos a causa de la personalidad de cada individuo. Los individuos curiosos obtienen acceso y son buenos resolviendo problemas, llegando a explicarse mejor los resultados de ese trabajo por la personalidad de las macacas que por la jerarquía del grupo.

Evolución de las interacciones

En este trabajo, durante la etapa inicial de Pre-fijado no se observó relación entre el número de accesos al día y el orden jerárquico. En un estudio sobre intercambios de alimentos en monos capuchinos (*Cebus apella*) los resultados mostraron que, entre un individuo dominante y subordinado, el caso más frecuente fue la de recolección por parte del subordinado de alimentos descartados por el dominante (de Waal et al., 1993). Así, en la etapa de Pre-fijado, el acceso de los subordinados podría verse favorecido por el poco interés demostrado por los individuos dominantes. A su vez, este poco interés por parte de individuos de alto rango jerárquico podría deberse al número escaso de éxitos en esta etapa, lo que implica un esfuerzo elevado en comparación con la recompensa. En la etapa de Fijado estas dos variables, número de accesos al día y orden jerárquico, empiezan

a relacionarse y esto continúa en la etapa de Post-fijado, probablemente por el aumento de interés de los individuos de mayor rango jerárquico, que ya disfrutaban de éxitos y son más eficientes.

Sin embargo, otro factor a tener en cuenta en los accesos de cada individuo es el número de estaciones (dispositivos) disponibles para ellos. En la etapa de Pre-fijado el número de estaciones colocadas fue de 4, lo que podría aumentar las posibilidades de que accedan individuos de bajo rango. De hecho, Ayu, Asoka y Gili (individuos de bajo rango en el grupo estudiado) acceden durante esta etapa, mientras que en la etapa de Fijado el número de estaciones colocadas fue de 3, lo que podría estar detrás del descenso en el número de accesos de estos individuos. En cambio, en la etapa de Post-fijado el número de estaciones colocadas durante los cinco días iniciales fue de 3 y los siete días restantes fue de 4, por lo que en esta última etapa se podría haber reducido ese efecto.

Si analizamos únicamente los éxitos, puede verse que éstos han ido en aumento en cada etapa, lo que indicaría un aprendizaje en el uso del dispositivo. La excepción se produce con algunos individuos, como Riam, Rakus y Kécil, ya que sus éxitos disminuyen en la etapa de Post-fijado respecto a la de Fijado. Esto podría tener relación con que, bajo riesgo de ataque de un dominante, los individuos no aprenden correctamente (Fragaszy & Visalberghi, 1990), y hemos comprobado que en esta última fase aumentan significativamente los accesos de individuos superiores en jerarquía. Por otro lado, el número de intentos realizados antes del primer éxito en el uso del palo (método 1) resultó ser similar entre los individuos, aunque destaca el dato de Kécil, que necesitó más intentos para conseguirlo. Esto puede deberse a la capacidad de esta macaca de introducir el brazo en el tubo (único individuo del grupo que puede hacerlo), lo que podría disminuir su interés por idear una estrategia alternativa. Además, la elección del método de resolución puede verse influido por haber tenido éxito con el uso de estrategias anteriores (Bandini & Tennie, 2008), los intentos en los que tuvieron desplazamientos o incluso la presión de individuos superiores (Fragaszy & Visalberghi, 1990).

Estudiando la variación del uso de los diferentes métodos por etapas se ha visto que, en la fase inicial, no hubo iniciativa evidente de utilizar el palo como herramienta. Cuando en la etapa de Fijado se ancla el premio al palo, si aumenta su uso para conseguir el premio. Esto se ha considerado como una asociación, por parte de los individuos, del palo con el cacahuete, ya que mayoritariamente siguen empleando el palo hasta la última fase, e incluso adaptando los movimientos del mismo para extraer el cacahuete de forma óptima. Marcellini et al. (2012) observaron cómo macacos cola de cerdo (*Macaca nemestrina*) entrenados para usar una herramienta generalizan esta capacidad a herramientas de diferente forma y longitud, y aprenden a adaptar su estrategia motora a una nueva tarea.

Que las frecuencias de uso de cada método en los individuos se acumulen en franjas de números de acceso al dispositivo respaldaría esta asociación individual pero simultánea de la utilidad de la herramienta a la consecución del premio, suponiendo la etapa de Fijado el período crítico para ello.

Marcellini et al. (2012) concluyeron que la observación de un modelo experto aumenta las manipulaciones de la herramienta por parte de los observadores, facilitando el descubrimiento individual de las propiedades relevantes de ese objeto como herramienta. Por otro lado, Keupp et al. (2019) observaron que los individuos prestan mucha atención a las acciones del resto cuando están relacionadas con la disponibilidad de alimentos. Esta observación del resto de individuos del grupo puede ser un factor de ayuda para el aprendizaje en el uso del palo como herramienta.

Por otra parte, Bandini & Tennie (2008) en un estudio con macacas cangrejas llegaron a la conclusión de que, si un individuo aprende a usar una herramienta específica, esa estrategia preexistente puede dificultar la capacidad del individuo o su motivación para idear un método diferente. Así, que Murni y Kécil hayan vuelto a escoger en la última etapa del experimento la estrategia alternativa inicial (agitar el tubo y meter el brazo, respectivamente, que se englobarían en el método 3) podría indicar que no es una estrategia escogida al azar, si no que la consideran óptima.

Conclusiones

Las principales conclusiones de este trabajo son:

- 1- El acceso a un dispositivo diseñado para la obtención de un premio (comida) mediante el uso de una herramienta por parte del grupo de macacas cangrejas (*Macaca fascicularis*) del parque zoológico Marcelle Natureza depende de la jerarquía existente dentro del grupo, acumulando más accesos los individuos de orden jerárquico más alto.
- 2- Las macacas pueden ser desplazadas por otros individuos cuando tratan de usar el dispositivo, y estos desplazamientos también se ajustan a la jerarquía del grupo, realizándose sólo de individuos dominantes a subordinados con la excepción de un único registro donde esto se incumple.
- 3- Los accesos al dispositivo a lo largo de las tres etapas de este estudio aumentan notablemente en los individuos de orden jerárquico más alto durante la etapa intermedia en la que el premio se fijó a la herramienta, continuando su aumento tras ser independizados premio y herramienta, por lo que la etapa intermedia parece haber jugado un papel determinante en despertar el interés de los individuos por su uso.
- 4- El éxito a la hora de conseguir el premio aumentó en los tres individuos de orden jerárquico más alto a lo largo de las tres etapas del experimento, mientras que disminuyó en la última etapa en aquellos de menor orden jerárquico.
- 5- El método resolutivo empleado por los individuos varió en función de la etapa del experimento en la que se encontraban:
 - En la etapa inicial (Pre-fijado) no suelen utilizar ningún tipo de método, y si lo hacen escogen mayoritariamente estrategias alternativas (Método 3).
 - En la etapa intermedia de Fijado, el uso del palo (Método 1) se vuelve claramente dominante.
 - En la última etapa (Post-fijado) la mayoría de los individuos continúan empleando el palo como método principal y consiguen más éxitos, mientras que dos de las macacas vuelven a utilizar la estrategia alternativa de la etapa inicial.
- 6- Dado que el primer éxito en el empleo de la herramienta (palo) como método resolutivo coincide en todos los individuos con la etapa de Fijado y continúa este uso en la etapa de Post-fijado en la mayor parte de ellos, incluso perfeccionando los movimientos necesarios para obtener el premio, se podría considerar que en la etapa de Fijado los individuos aprenden a asociar la herramienta y el premio.

Conclusións

As principais conclusións deste traballo son:

- 1- O acceso a un dispositivo deseñado para a obtención dun premio (comida) mediante o uso dunha ferramenta por parte do grupo de macacas cangreiras (*Macaca fascicularis*) do parque zoolóxico Marcelle Natureza depende da xerarquía existente dentro do grupo, acumulando máis accesos os individuos de orde xerárquica máis alta.
- 2- As macacas poden ser desprazadas por outros individuos cando tratan de usar o dispositivo, e estes desprazamentos tamén se axustan á xerarquía do grupo, realizándose só de individuos dominantes a subordinados coa excepción dun único rexistro no que isto se incumpre.
- 3- Os accesos ao dispositivo ao longo das tres etapas deste estudo aumentan notablemente nos individuos de orde xerárquica máis alta durante a etapa intermedia na que o premio se fixou á ferramenta, continuando o seu aumento tras ser independizados premio e ferramenta, polo que a etapa intermedia parece xogar un papel determinante en despertar o interese dos individuos polo seu uso.
- 4- O éxito á hora de conseguir o premio aumentou nos tres individuos de orde xerárquica máis alta ao longo das tres etapas do experimento, mentres que diminuíu na última etapa naqueles de menor orde xerárquica.
- 5- O método resolutivo empregado polos individuos variou en función da etapa do experimento na que se atopaban:
 - Na etapa inicial (Pre-fixado) non adoitan utilizar ningún tipo de método, e se o fan escollen maioritariamente estratexias alternativas (Método 3).
 - Na etapa intermedia de Fixado, o uso do pau (Método 1) vólvese claramente dominante.
 - Na última etapa (Post-fixado) a maioría dos individuos continúan empregando o pau como método principal e conseguen máis éxitos, mentres que dúas das macacas volven a empregar a estratexia alternativa da etapa inicial.
- 6- Dado que o primeiro éxito no emprego da ferramenta (pau) como método resolutivo coincide en todos os individuos coa etapa de Fixado e continúa este uso na etapa de Post-fixado na maior parte deles, mesmo perfeccionando os movementos necesarios para obter o premio, poderíase considerar que na etapa de Fixado os individuos aprenden a asociar a ferramenta e o premio.

Conclusions

The main conclusions of this work are:

- 1- Access to a device designed to obtain a prize (food) through the use of a tool by the group of crab-eating macaques (*Macaca fascicularis*) of the Marcelle Natureza zoo depends on the hierarchy within the group, accumulating more accesses individuals of the highest hierarchical order.
- 2- Macaques can be displaced by other individuals when they try to use the device, and these displacements also conform to the hierarchy of the group, being made only from dominant individuals to subordinates with the exception of a single interaction that breaches it.
- 3- The access to the device throughout the three stages of this study increases significantly in individuals of the highest hierarchical order during the intermediate stage in which the prize was nailed to the tool. Access continues to increase prize and tool were separated, so the intermediate stage seems to have played a decisive role in arousing the interest of individuals in its use.
- 4- The success in obtaining the prize increased in the three individuals of the highest hierarchical order throughout the three stages of the experiment, while it decreased in the last stage in those of lower hierarchical order.
- 5- The operative method used by the individuals varied depending on the stage of the experiment:
 - In the initial stage (Pre-fixed) they usually do not use any type of method, and if they do it, they choose mostly alternative strategies (Method 3).
 - In the intermediate stage (Fixed), the use of the stick (Method 1) becomes clearly dominant.
 - In the last stage (Post-fixed) most of the individuals continue using the stick as the main method and achieve more success, while two of the macaques reuse the alternative strategy they used in the initial stage.
- 6- Since the first success in the use of the tool (stick) as a resolving method coincides in all individuals with the Fixed stage and this use continues in the Post-fixed stage in most of them, even perfecting the necessary movements to obtain the prize, it could be considered that in the Fixed stage the individuals learn to associate the tool and the prize.

Bibliografía

Bandini, E., & Tennie, C., (2018). Naive, captive long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) fail to individually and socially learn pound-hammering a tool-use behaviour. *Royal Society Open Science*, 5:171826.

Bardo, A., Borel, A., Meunier, H., Guéry, J. P., & Pouydebat, E., (2016). Behavioral and functional strategies during tool use tasks in bonobos. *American Journal of Physical Anthropology*, 161:125-140.

Beck, B. B., (1975). Primate tool behavior. En Tuttle, R. H., (Ed.), *Socioecology and Psychology of Primates* (413-448). The Hague: Mouton Publishers.

Camus, S. M. J., Blois-Heulin, C., Li, Q., Hausberger, M., & Bezard, E., (2013). Behavioural profiles in captive-bred macaques: towards monkey models of mental disorders?. *Plos One*, 8(4): e62141.

De Waal, F. B.M., Luttrell, L. M., & Canfield, M. E., (1993). Preliminary data on voluntary food sharing in Brown capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 29 (1):73-78.

Fragaszy, D. M., Biro, D., Eshchar, Y., Humle, T., Izar, P., Resende, B., & Visalberghi, E., (2013). The fourth dimension of tool use: temporally enduring artefacts aid primates learning to use tools. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 368:20120410.

Fragaszy, D. M., & Visalberghi, E., (1990). Social processes affecting the appearance of innovative behaviors in capuchin monkeys. *Folia Primatologica*, 54(3-4):155-165.

Garber, P. A., (2004). New perspectives in Primate Cognitive Ecology. *American Journal of Primatology*, 62:133-137.

Haslam, M., (2013). ``Captivity bias`` in animal tool use and its implications for the evolution of hominin technology. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 368:20120421.

Haslam, M., Luncz, L. V., Staff, R. A., Bradshaw, F., Ottoni, E. B., & Falótico, T., (2016). Pre-Columbian monkey tools. *Current Biology*, 26:R521-R522.

Hauser, M. D., Santos, L. R., Spaepen, G. M., & Pearson, H. E., (2002). Problem solving, inhibition and domain-specific experience: experiments on cottontop tamarins, *Saguinus oedipus*. *Animal Behaviour*, 64:387-396.

Hihara, S., Obayashi, S., Tanaka, M., & Iriki, A., (2003). Rapid learning of sequential tool use by macaque monkeys. *Physiology & Behaviour*, 78(3):427-434.

Ishibashi, H., Hihara, S., & Iriki, A., (2000). Acquisition and development of monkey tool-use: behavioral and kinematic analyses. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 78(11):958-966.

- Keupp, S., Titchener, R., Bugnyar, T., Mussweiler, T., & Fischer, J., (2019). Competition is crucial for social comparison processes in long-tailed macaques. *Biology Letters*, 15:20180784.
- Lucas, P. W., & Corlett, R. T., (1991). Relationship between the diet of *Macaca fascicularis* and forest phenology. *Folia Primatologica*, 57(4):201-215.
- Marcelle Natureza, (2020). *Objetivos: Investigación y Conservación* [online]. Disponible en <https://marcellnatureza.com/conservacion/investigacion-y-conservacion/> [Consultado 21 de enero 2020].
- Marcellini, S., Maranesi, M., Bonini, L., Simone, L., Rozzi, S., Ferrari, P. F., & Fogassi, L., (2012). Individual and social learning processes involved in the acquisition and generalization of tool use in macaques. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 367:24-36.
- Massen, J. J. M., Van Den Berg, L. M., Spruijt, B. M., & Sterck, E. H. M., (2012). Inequity aversion in relation to effort and relationship quality in long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *American Journal of Primatology*, 74(2):145-156.
- Nougaret, S., Ferucci, L., & Genovesio, A., (2019). Role of the social actor during social interaction and learning in human-monkey paradigms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 102:242-250.
- Ong, P., & Richardson, M., (2008). *Macaca fascicularis*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2008*, e.T12551A3355536.
- Sussman, R. W., & Tattersall, I., (1986). Distribution, abundance, and putative ecological strategy of *Macaca fascicularis* on the island of Mauritius, Southwestern Indian Ocean. *Folia Primatologica*, 46(1):28-43.
- Thierry, B., Iwaniuk, A. N., & Pellis, S. M., (2000). The influence of phylogeny on the social behaviour of macaques (Primates: Cercopithecidae, genus *Macaca*). *Ethology*, 106(8):713-728.
- Tomasello, M., & Call, J., (1997). *Primate cognition*. New York, EEUU: Oxford University Press.
- Van Noordwijk, M. A., & Van Schaik, C. P., (1987). Competition among female long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 35(2), 577-589.
- Visalberghi, E., & Limongelli, L., (1994). Lack of comprehension of cause-effect relations in tool-using capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 108(1):15-22.
- Wergård, E. M., Westlund, K., Spångberg, M., Fredlund, H., & Forkman, B., (2016). Training success in group-housed long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) is better explained by personality than by social rank. *Applied Animal Behaviour Science*, 177:52-58.

Whiten, A., & van de Waal, E., (2018). The pervasive role of social learning in primate lifetime development. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72:80.

Yeager, C. P., (1996). Feeding ecology of the long-tailed macaque (*Macaca fascicularis*) in Kalimantan Tengah, Indonesia. *International Journal of Primatology*, 17(1):51-62.