

Preferencia del uso de herramientas en Cebus albifrons por medio de herramientas bioinformáticas

Pérez	lara	ΛΙΔν	Rafael
Perez	Jara.	Alex	Kalaei

Departamento de Ciencias de la Vida y la Agricultura

Carrera de Biotecnología

Trabajo de integración curricular, previo a la obtención del título de Ingeniero Biotecnólogo

Ph. D. Martin Solano, Sarah

02 de marzo del 2023

# Informe de originalidad

NOMBRE DEL CURSO UIC NRC 10453			
NOMBRE DEL ALUMNO ALEX RAFAEL PEREZ JARA			
NOMBRE DEL ARCHIVO ALEX RAFAEL PEREZ JARA - Documen	ito sin título		
SE HA CREADO EL INFORME 28 feb 2023			
Resumen			
Fragmentos marcados	0	0 %	
Fragmentos citados o entrecomillados	0	0 %	

Ph. D. Martin Solano, Sarah

Tutora

Firma:



# Departamento de Ciencias de la Vida y Agricultura

# Carrera de Biotecnología

## Certificación

Cebus albifrons por medio de herramientas bioinformáticas" fue realizado por el señor Pérez Jara, Alex Rafael, el mismo que cumple con los requisitos legales, teóricos, científicos, técnicos y metodológicos establecidos por la Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE, además fue revisado y analizada en su totalidad por la herramienta de prevención y/o verificación de similitud de contenidos; razón por la cual me permito acreditar y autorizar para que se lo sustente públicamente.

Sangolquí, 02 de marzo de 2023

Firma:

Ph. D. Martin Solano, Sarah

C. C. 1727221721

4



Departamento de Ciencias de la Vida y Agricultura

Carrera de Biotecnología

Responsabilidad de Autoría

Yo, Pérez Jara, Alex Rafael, con cédula N° 1717320368 declaro que el contenido, ideas y

criterios del trabajo de integración curricular: Preferencia del uso de herramientas en Cebus

albifrons por medio de herramientas bioinformática es de mi autoría y responsabilidad,

cumpliendo con los requisitos legales, teóricos, científicos, técnicos, y metodológicos

establecidos por la Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE, respetando los derechos

intelectuales de terceros y referenciando las citas bibliográficas.

Sangolquí, 02 de marzo de 2023

Firma

Pérez Jara, Alex Rafael

C.C.: 1717320368



# Departamento de Ciencias de la Vida y Agricultura

# Carrera de Biotecnología

#### Autorización de Publicación

Yo Pérez Jara, Alex Rafael, con cédula de ciudadanía N° 1717320368, autorizo a la Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE publicar el trabajo de integración curricular: Preferencia del uso de herramientas en Cebus albifrons por medio de herramientas bioinformática, en el Repositorio Institucional, cuyo contenido, ideas y criterios son de mi responsabilidad.

Sangolquí, 02 de marzo de 2023

Firma

Pérez Jara, Alex Rafael

C.C.: 1717320368

## Dedicatoria

A mi familia que comparten todos los días mis sueños e ideales. A ellos son mi razón de vivir, mi fortaleza y por quienes lucho en momentos difíciles. A ellos que siempre serán el pilar fundamental en mi vida, les dedico con todo mi cariño y aprecio infinito.

A todos mis amigos, que están a mi lado en cualquier situación, compartiendo años de aprendizaje y momentos inolvidables.

Alex Pérez

## **Agradecimientos**

A la Universidad de las Fuerzas Armadas ESPE, por el tiempo y recursos invertidos en la formación de mi persona, a sus docente y personas que aportaron un grano de arena durante la carrera.

A mi tutora, Sarah Martin Solano Ph. D., por la paciencia, motivación y enseñanza durante el desarrollo de la investigación, especialmente por compartir sus conocimientos y experiencias.

Un agradecimiento especial a Gabriela Rodríguez, por dedicar su tiempo a motivar mis progresos, por enseñarme a confiar en mis capacidades y demostrarme todo el amor que un hombre podría desear.

# Índice de contenidos

Portada	1
Informe Originalidad	2
Certificación	3
Responsabilidad de autoría	4
Autorización de publicación	5
Dedicatoria	6
Agradecimientos	7
Resumen	13
Abstract	14
Glosario	15
Capítulo I: Generalidades	16
Antecedentes	16
Justificación	16
Hipótesis	17
Objetivos	18
Objetivo general	18
Objetivos específicos	18
Capítulo II: Marco teórico	18
Definición de uso de herramientas y tipos	18
Primeros reportes de uso de herramientas en animales	19

Cebus albifrons y uso de herramientas	19
Dimorfismo	21
Herramientas bioinformáticas	22
Morfometría Geométrica	22
Conceptos básicos de morfometría geométrica basado en coordenadas cartesianas	23
Análisis General de Procrustes	23
Análisis de componentes principales	24
Capítulo III: Metodología	25
Sitio y grupo de estudio.	25
Muestro focal, scan y muestreo ad libitum	25
Estrategia de morfometría geométrica	26
Capítulo IV: Resultados	27
Uso de herramientas	27
Caracterización de herramientas	32
Capítulo V: Discusión	36
Uso de herramientas en <i>Cebus albifrons yuracus</i>	36
Comparación de herramientas líticas entre machos y hembras	38
Uso de herramientas en juveniles	39
Análisis morfológico	40
Capítulo VI: Conclusiones y Recomendaciones	41
Conclusiones	41
Recomendaciones	41

	afía	_
Diblioa	atia //	,
אנטוונטא	diid	,

# Índice de tablas

Tabla 1 Número de eventos de uso de herramientas líticas según el sexo y edad.	. 27
<b>Tabla 2</b> Número de eventos de uso de herramientas líticas y antrópicas, clasificados por sexo y edad	. 28
Tabla 3 Número de eventos de uso de herramientas líticas según el sexo y edad.	.30
Tabla 4 Características de las herramientas líticas registradas por el grupo de Cebus albifrons	. 31
Tabla 5 Promedio del tamaño y peso de las herramientas líticas utilizadas.	.32

# Índice de figuras

Figura 1 Metodología gráfica de la superposición de Procrustes	24
Figura 2 Uso de herramientas antrópicas	29
Figura 3 Uso de herramientas líticas	30
Figura 4 Transporte de herramientas líticas	32
Figura 5 Digitalización del contorno de las herramientas líticas	33
Figura 6 Gráfico del contorno de todas las herramientas líticas.	33
Figura 7 Posicionamiento de coordenadas después del Análisis de Procrustes	34
Figura 8 Gráfico de dispersión de los resultados de ACP.	35
Figura 9 Dendrograma basado en el Análisis de Componentes Principales (ACP)	36
Figura 10 Individuos de Cebus albifrons buscando en depósitos de basura	37

#### Resumen

El reino animal ha desarrollado capacidades cognitivas y motoras que le han permitido manipular herramientas, que conduce al estudio de la evolución de este reino. Los humanos crean una cultura de manipulación y creación de herramientas funcionales, que les permitió sobrevivir en ambientes hostiles por millones de años. La importancia evolutiva del uso de herramientas, ha permitido analizar este comportamiento en primates del viejo mundo, como chimpancés y macacos, hasta primates del nuevo mundo, como los monos capuchinos. Dentro de los monos capuchinos, el género Cebus, se caracteriza por su habilidad innata de manipulación y transporte de herramientas funcionales, comparado con otras especies que necesitan entrenamiento para desarrollar estas habilidades. Por ello analizar la preferencia de uso de estas herramientas es un factor importante dentro de la ecología de los monos capuchinos. Se analizó a un grupo de 11 individuos de Cebus albifrons yuracus en Puerto Misahuallí, Tena, Ecuador. Por medio de muestreos focales, scan y ad libitum, se recogieron datos comportamentales de uso de herramientas, tanto antrópicas como líticas. Se fotografiaron y caracterizaron las herramientas líticas (alto, largo, ancho y peso) para posteriores análisis de morfometría geométrica. Se aplicó un análisis no paramétrico de los datos y no se encontró ninguna diferencia significativa en la frecuencia de uso de herramientas ni el peso, entre los grupos de análisis (sexo y edad). Dentro del análisis de morfometría geométrica, se encontró una tendencia morfológica de las herramientas utilizadas por los monos capuchinos, que se describieron como ovaladas, trapezoidales y con zona puntiaguda, que se comparan con estudios de análisis morfológicos de herramientas líticas utilizadas por chimpancés y macacos.

Palabras clave: Cebus albifrons, herramientas líticas, herramientas antrópicas, morfometría geométrica

Abstract

The animal kingdom has developed cognitive and motor capabilities that have allowed it to manipulate

tools, which leads to the study of the evolution of this kingdom. Humans created a culture of hand

manipulation and creation of functional tools, which allowed them to survive in hostile environments for

millions of years. The evolutionary importance of tool use has allowed us to analyze this behavior in

primates from the old world, such as chimpanzees and macaques, to primates from the new world, such

as capuchin monkeys. Within the capuchin monkeys, the genus Cebus, is characterized by its innate ability

to manipulate and carry functional tools, compared to other species that need training to develop these

skills. Therefore, analyzing the preference for the use of these tools is an important factor in the ecology

of capuchin monkeys. We analyzed a group of 11 individuals of Cebus albifrons yuracus in Puerto

Misahuallí, Tena, Ecuador. By means of focal, scan and ad libitum sampling, behavioral data on tool use,

both anthropic and lithic, were collected. Lithic tools were photographed and characterized (height,

length, width and weight) for subsequent geometric morphometry analysis. A non-parametric analysis of

the data was applied and no significant difference was found in the frequency of tool use or weight

between the analysis groups (sex and age). Within the geometric morphometry analysis, a morphological

trend of the tools used by capuchin monkeys was found, which were described as oval, trapezoidal and

with a pointed area, which are compared with morphological analysis studies of lithic tools used by

chimpanzees and macaques.

Key words: Cebus albifrons, lithic tools, anthropic tools, geometric morphometry

# Glosario

MG: Morfometría Geométrica

**2D:** Dos dimensiones

**3D:** Tres dimensiones

AC: Aproximación por contorno

**AGP:** Análisis General de Procrustes

**ACP:** Análisis de Componentes Principales

**PC:** Componente Principal

**DE:** Desviación Estándar

#### Capítulo I: Generalidades

#### **Antecedentes**

El reino animal ha demostrado el desarrollo de habilidades cognitivas (Baber, 2003) y motoras (Russel, 2011) que han permitido la manipulación funcional de herramientas. La aparición del uso de herramientas representa un punto de inflexión en la evolución, que conduce al estudio de la evolución del uso de herramientas en humanos (Bracken et al., 2020), que, en comparación con otras especies, crearon una cultura de manipulación e invención de objetos que les permitió sobrevivir en ambientes hostiles desde hace 2.5 millones de años (Johnson-Frey, 2004; Peeters et al., 2009). Sin embargo, Harmand et al. (2015), marcan un precedente tras el descubrimiento de herramientas de piedra de hace 3.3 millones de años, que son anteriores a los orígenes del género *Homo*.

Los monos capuchinos (*Cebidae*), son primates arbóreos del Nuevo Mundo que se caracterizan por sus habilidades de manipulación de herramientas para la alimentación (Phillips, 1998) y defensa (Boinski, 1988). Estos primates se agrupan en el género *Cebus*, reconociendo cuatro especies: *C. olivaceus, C. capucinus,y C. albifrons* (Lynch Alfaro et al., 2014). Al uso de herramientas, se añade la destreza en el trasporte de herramientas, que tiene un coste energético significativo (Luncz et al., 2016), además el género *Cebus* puede seleccionar herramientas para una determinada función (Seed & Byrne, 2010). Los monos capuchinos son omnívoros con una musculatura comparada a los monos del Viejo Mundo, y unido al uso de herramientas, este género puede abrir sustancias duras para extraer semillas, larvas o insectos, además de recoger frutas de alta calidad con cáscara dura (Fedigan et al., 1996).

# Justificación

La morfometría es una ciencia que se enfoca en estudiar descripciones estructurales (forma), y analizar la variabilidad morfológica entre grupos mediante análisis multivariados (Toro Ibacache et al., 2010). La morfometría tradicional centraba sus esfuerzos en distancias o longitudes cuantificables de

organismos, como también áreas y volúmenes (Zeldich et al., 2012), pero, con la aparición del concepto contorno, landmark y el procesamiento de imágenes, la morfometría evoluciona a un concepto geométrico, donde se reconoce a las coordenadas como datos viables para la descripción morfológica (Marcus et al., 1993).

La primera caracterización de herramientas líticas fue propuesta en 1976, tras el descubrimiento de un conjunto de piedras en Etiopía, donde se hizo una clasificación de la forma de los artefactos y la suposición de que las herramientas fueron intencionalmente reducidas de tamaño (Harris, 1983). Así, identificar la variabilidad morfológica de materiales, ha sido un objetivo importante en la biología, que ha permitido la interpretación evolutiva de las culturas (Matzig et al., 2021). Además, el uso de herramientas ha sido un comportamiento cuestionado también como adaptativo y oportunista (Shumaker et al., 2011). Sin embargo, desde un enfoque filogenético la evolución se relaciona con el uso de herramientas, donde solo se ha visto en el 1% de las especies (Biro et al., 2013).

Es importante analizar la relación esquemática del uso de herramientas, con su preferencia de uso y función, lo cual nos lleva a la comprensión del desarrollo cultural y evolutivo de las especies (Cabrera-Álvarez & Clayton, 2020; Charlin & González-José, 2012). Sin embargo, existen pocos estudios esquemáticos de morfometría geométrica y otros que analizan las herramientas desde un enfoque de clasificación por tipo, sin analizar la relación forma y preferencia de uso (Charlin & González-José, 2012; Li et al., 2021; Méndez-Quintas, 2022; Timbrell et al., 2022).

#### **Hipótesis**

Los individuos de *Cebus albifrons* utilizan herramientas según su preferencia.

#### **Objetivos**

# Objetivo general

Analizar la preferencia del uso de herramientas en Cebus albifrons, por medio de herramientas bioinformáticas en Misahuallí, Napo, Ecuador.

## Objetivos específicos

- Registrar el uso de herramientas de los individuos de Cebus albifrons por medio de muestreo (focal y scan) para analizar su morfología.
- Marcar las herramientas y geolocalizarlas, medir los tamaños y el peso, mediante GPS, caliper y
   balanza para caracterizar dichas herramientas
- Analizar la morfometría geométrica por medio de herramientas bioinformáticas para determinar
   la preferencia de su uso.

## Capítulo II: Marco teórico

## Definición de uso de herramientas y tipos.

El uso de herramientas tiene varias definiciones (Fragaszy & Mangalam, 2018). Sin embargo, la definición que se utilizó en este estudio es el siguiente: empleo externo de un objeto para alterar eficientemente la forma y/o posición de otro objeto, organismo o el mismo usuario, cuando este sostiene y manipula la herramienta directamente durante o antes del uso, y es responsable de la efectiva y correcta orientación de la herramienta (Shumaker et al., 2011).

Además del uso de herramientas, ciertos animales han desarrollado una capacidad cognitiva para reconocer y diferenciar objetos según su funcionalidad, y de esta forma, analizar cuál es mejor para cierta función (Gumert & Malaivijitnond, 2013). Algunos de ellos son, cuervos (*Corvus moneduloides*) (St Clair & Rutz, 2013), babuinos (*Papio papio*) y chimpancés (*Pan troglodyte*) (Beck, 1974), macacos

(Macaca fascicularis aurea) (Gumert & Malaivijitnond, 2013) y capuchinos (Sapajus apella) (Cummins-Sebree & Fragaszy, 2005). De hecho, en la literatura se describen herramientas con funciones específicas en un extenso número de especies de primates, que se basan generalmente para el forrajeo extractivo, es decir, para conseguir alimento, por ejemplo: chimpancés (Pan troglodytes), usan palos de madera para cazar termitas (Macrotermes bellicocus); también usan hojas para limpiarse el cuerpo o como una herramienta para beber agua (Goodall, 1964); del mismo modo, chimpancés (Pan troglodyte) y macacos (Macaca fascicularis aurea) utilizan palos y piedras como martillo para machacar y romper alimento (Goodall, 1964; Gumert & Malaivijitnond, 2013).

#### Primeros reportes de uso de herramientas en animales.

El uso de herramientas se consideraba una característica única de los seres humanos que eran capaces no solo de manipular, sino también de crear herramientas funcionales (Ambrose, 2001). No obstante, Goodall (1964), descubre el alcance de los chimpancés (*Pan troglodytes*) en cautiverio de manipular herramientas de distinto tipo. Además, Beck (1974), reporta el uso de herramientas en chimpancés salvajes, donde los arrastran, golpean y modifican para mejorar su desempeño, es decir, fabrican herramientas. De la misma forma, en monos capuchinos (*Cebidae*), Glickman & Sroges (1966), mencionan que esta especie presenta una extensa variedad de reacciones frente a objetos, que las describen desde colocar un tubo alrededor del cuello, hasta frotarse el cuerpo con una espina.

#### Cebus albifrons y uso de herramientas

Los monos capuchinos (*Cebidae*) son considerados de las especies más inteligentes entre los monos del Nuevo Mundo, por su entusiasmo y tendencia de manipulación de herramientas (Visalberghi, 1990), además de poseer un cerebro grande en comparación con su cuerpo (Schall et al., 2017). Los capuchinos se dividen en dos géneros: *Sapajus* y *Cebus*. Son monos que se encuentran principalmente en zonas del neotrópico, desde Centroamérica hasta el norte de Argentina (Fleagle, 2013). Los

capuchinos de frente blanca (*Cebus albifrons*), se hallan distribuidos en zonas Amazónicas de Ecuador (C. a. yuracus) (Martin-Solano, 2021) y Perú (Álvarez-Solas et al., 2018), además de regiones costeras del Ecuador (C. a. aequatorialis) (Moreno, 2018).

La reproducción en primates, es una etapa que lleva consigo una serie de cambios físicos, metabólicos y comportamentales de un individuo (Onyango et al., 2013), el cual lleva al estudio de la historia de vida, que describe las etapas de desarrollo de un individuo, desde su nacimiento hasta la muerte (Jack et al., 2014). En los estudios de Rowe et al (1996) y Carneige et al (Carnegie et al., 2011), se reconoció que los monos capuchinos (*Cebus*) pasan a través de diferentes etapas de desarrollo, basados en la edad, apariencia física y comportamiento. La primera etapa es de infante, donde el individuo es dependiente de la madre por la leche (Rowe et al., 1996), luego sigue la etapa de juvenil, el cual el individuo adquiere independencia aunque se mantiene en la cercanía de los adultos (Carnegie et al., 2011; Jack et al., 2014), la siguiente etapa de subadulto, que se puede comparar con la adolescencia en humanos, estos individuos son capaces de reproducirse pero no tienen una pareja para ello (Rowe et al., 1996), después sigue la etapa de adulto, donde ha desarrollado su tamaño corporal pero no sus rasgos secundarios (ver Dimorfismo) (Jack et al., 2014), y por último, la etapa de alfa donde el individuo ha desarrollado completamente sus rasgo secundarios y es dominante con todos los individuos del grupo (Carnegie et al., 2011).

Los capuchinos, en términos de uso de herramientas, tienen una predisposición para el uso de herramientas, es decir, utilizan herramientas sin necesidad de entrenamiento (Visalberghi & Trinca, 1989), exhiben movimientos coordinados entre manos, cola y pies (Schall et al., 2017). Un rasgo importante, es la persistencia de exploración (Visalberghi & Trinca, 1989), que incluyen repeticiones sistemáticas utilizando herramientas como una extensión de su cuerpo (Visalberghi, 1990). De esta forma, se ha visto que solo el género *Cebus* usa herramientas sin necesidad de entrenamiento, en

comparación con otras especies de monos (Peeters et al., 2009), tanto en ambientes salvajes (Phillips, 1998), como en cautiverio (Visalberghi & Trinca, 1989).

De igual importancia, (Araujo et al., 2021) reporta por primera vez el uso de herramientas de *Cebus albifrons*, en Puerto Misahuallí, Napo, Ecuador. Utilizan herramientas líticas, como martillos para aplastar semillas. Además, registra la manipulación de herramientas antrópicas, como botellas plásticas, donde se vio la capacidad de abrir la tapa rosca para beber su contenido; y encendedores, que lo acercaban a su pelaje para quemarlo, sin embargo, solo se reporta el uso de herramientas en machos adultos y juveniles.

#### **Dimorfismo**

El dimorfismo es un concepto que denota la diferencia en dos morphos (forma) que aparece en una especie, además, los rasgos que difieren entre machos y hembras se conocen como dimorfismo sexual (Fairbairn, 1997). El dimorfismo sexual se puede clasificar en dos categorías dependiendo del rol que ocupa en la reproducción de la especie, es primario, si está ligado directamente a la reproducción, por ejemplo, los órganos sexuales (Fairbairn, 2016), mientras que son secundarios, aquellos que no son esenciales para la reproducción, aunque pueden aumentar el éxito reproductivo, por ejemplo, color de plumaje o tamaño corporal (Mealey, 2000). Los rasgos secundarios han evolucionado en respuesta a la selección sexual, donde aparece la competencia entre machos (intrasexual), además de la elección de la pareja sexual por las hembras (intersexual). Estas respuestas desencadenan la variación de los rasgos, generalmente en machos, que incluye el tamaño corporal, armas y exhibición (Andersson & Iwasa, 1996).

Los primates son mamíferos muy bien caracterizados que representan un modelo para el estudio del dimorfismo sexual y el tamaño corporal (Dunham et al., 2013). De esta forma, Clutton-Brock et al. (1977) en su estudio menciona que el dimorfismo sexual esta positivamente relacionado con el

tamaño corporal y Dunham et al. (2013), afirma que la selección intrasexual es el principal factor del dimorfismo sexual y el tamaño corporal en primates.

# Herramientas bioinformáticas

Con el avance de la tecnología y el aumento de la cantidad de datos biológicos, ha surgido una nueva disciplina llamada bioinformática, una rama central de la biología enlazada a la ciencia del procesamiento de datos (Bilotta et al., 2019; Pathak et al., 2022). De igual importancia, con el aumento de datos biológicos mediante secuenciación de proteínas (Bayat, 2002), modelamiento de sistemas biológicos (Hou et al., 2016) y procesamiento de imágenes en dos y tres dimensiones (Madiajagan & Raj, 2019), crece el entendimiento y la predicción del comportamiento de los procesos biológicos, junto con la integración de la informática (Choudhuri, 2014).

#### Morfometría Geométrica

La morfometría geométrica (MG) es una metodología que analiza la forma de un objeto, cuando los efectos de las variables posición, escala y rotación son mínimos (Lei et al., 2021). Se lleva a cabo un análisis descriptivo que permite la interpretación de la variabilidad morfológica del objeto de estudio (Rohlf, 1990). De esta manera, se ha utilizado esta herramienta para cuantificar la variación de la forma de objetos, que responde a preguntas de diferencia taxonómica entre grupos (Charlin & González-José, 2012; Méndez-Quintas, 2022), examinación de la relación forma y filogenia (Bellin et al., 2021), y la creación de morfotipos ancestrales (Anastasiadou et al., 2022).

Sin embargo, el avance de la técnica desde la morfometría tradicional, que se enfocaban en utilizar distancias lineales para comparar características morfológicas y diferenciar entre muestras (Lei et al., 2021), ha permitido el desarrollo de la morfometría geométrica, que utiliza herramientas complejas de procesamiento de imágenes para cuantificar la variabilidad de un objeto, como también la exploración de técnicas y patrones superficiales (Dujardin, 2011).

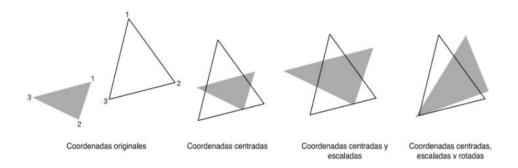
#### Conceptos básicos de morfometría geométrica basado en coordenadas cartesianas

Los métodos analíticos de morfometría geométrica se basan en dos tipos. El primero es la aproximación por medio de landmarks, que precisa de puntos cartesianos homólogos, en dos dimensiones (2D) o tres dimensiones (3D), para definir una posición destacada de una forma (Luna, 2020). Sin embargo, los resultados de este método pueden conducir a pérdida de información de la forma analizada. El segundo, y último, es el método de Aproximación por Contorno (AC), que utiliza descripciones geométricas superficiales, que pueden ser abiertas o cerradas, para extraer información de la forma analizada (Cooke & Terhune, 2015; Matzig et al., 2021; Timbrell et al., 2022).

#### **Análisis General de Procrustes**

Antes de un análisis por MG, se debe realizar Análisis General de Procrustes (AGP) de la configuración de puntos cartesianos (Cooke & Terhune, 2015). Este análisis puede alcanzarse filtrando los puntos cartesianos en base a criterios de posición, escalado y orientación (Figura 2) (Zeldich et al., 2012), es decir, minimiza la variación entre coordenadas cartesianas mediante la superposición de imágenes en función de los criterios mencionados (Charlin & Manzi, 2018), y permite analizar la variación entre dos configuraciones (Torcida & Perez, 2012). Existen dos versiones del AP: el AP clásico, también llamada AP por mínimos cuadrados, y el AP robusto por medianas repetidas, que permite superponer perfectamente cada par de landmark y analizar la variación entre aquellos landmarks que difieren en la superposición (Pacheco, 2016; Torcida & Perez, 2012).

**Figura 1**Metodología gráfica de la superposición de Procrustes, al eliminar la variación de posición, escalado y orientación



Nota: Tomado de *Una herramienta web para el Análisis Morfométrico Resistente*, por Pacheco, 2016, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires.

La diferencia entre dos formas homólogas, se describe por el movimiento de uno o varios puntos en el espacio (Luna, 2020). Cuando la superposición busca la mínima variación de distancia entre estos puntos, se conoce como superposición de Procrustes por mínimos cuadrados, y es aplicable para el análisis con landmarks o contornos, por su sencillez (Pacheco, 2016).

La transformación de las coordenadas bajo criterios de posición, escalado y rotación, permite cambiar una configuración completa para que los puntos (landmarks) coincidan con el resto de configuraciones (Dijksterhuis, 1996), y de esta forma analizar la forma de un objeto mediante la variación entre las configuraciones (Kalivas, 2008).

# Análisis de componentes principales

Después de realizar una superposición de Procrustes, se adquieren coordenadas que describen la forma de las muestras (coordenadas de Procrustes), y se utilizan para posteriores análisis multivariables (López, 2015). Uno de los métodos multivariados utilizados en MG es el Análisis de

Componentes Principales (ACP), que nos permite representar gráficamente la variación morfológica de los datos por medio de la creación de Componentes Principales (PC, por sus siglas en inglés) (Savriama, 2018). De esta manera, el primer PC explica la máxima varianza posible de los datos, el segundo PC explica la máxima varianza después del primer PC, y así sucesivamente (Abdi & Williams, 2010). El objetivo principal del PCA es reducir la dimensionalidad del conjunto de datos, mientras se conserva la mayor cantidad de información que explica la variabilidad (Jolliffe & Cadima, 2016), es decir, permite encontrar líneas o puntos que tengan un ajuste cercano al sistema de puntos de análisis (Pearson, 1901).

#### Capítulo III: Metodología

#### Sitio y grupo de estudio.

Se recogieron datos en Puerto Misahuallí, un pequeño pueblo de la selva amazónica, ubicado a 30 km de la ciudad de Tena, Napo, Ecuador. Esta zona presenta un clima cálido-húmedo tropical con una media anual de precipitaciones de 3900 mm, una temperatura promedio de 25°C y una humedad de 90% (Paredes et al., 2015).

Se analizó a un grupo de monos capuchinos de frente blanca (*Cebus albifrons yuracus*), que presentan un área de vida de 6.68 ha (Rodríguez, 2023), enfocado en el parque central del pueblo y una zona conocida como "playa de los monos", donde los suelos son de grava, arena y también una franja de bosque que predominan las plantas arbóreas. Este grupo de capuchinos están adaptados a la presencia humana (locales y turistas), que los alimentan frecuentemente, aunque también consiguen alimento de los árboles frutales de la zona (Paredes et al., 2015).

# Muestro focal, scan y muestreo ad libitum

Desde el 01 al 30 de noviembre de 2022, se recolectaron datos de comportamiento y el uso de herramientas de un grupo de 11 individuos de *Cebus albifrons*. Las observaciones se hicieron entre las 06:00 y 18:30, de acuerdo a observaciones *ad libitum* durante observaciones focales (20 minutos

centrado en un individuo) y scan (5 minutos centrado en un grupo) (Altmann, 1974). El uso de herramientas se clasificó en dos categorías (herramientas líticas y herramientas antrópicas). Se documentó el uso de herramientas mediante fotografías y videos. Además, las herramientas líticas se identificaron con números en orden ascendente en función de su uso. Luego, se midieron las dimensiones (largo, ancho y alto, en centímetros) y se pesaron con una balanza electrónica (625.25 g ± 390.13).

# Estrategia de morfometría geométrica

Se empleo un AC en dos dimensiones en fotografías de herramientas líticas utilizadas por individuos de *Cebus albifrons yuracus*. Para la extracción del contorno de las herramientas, las imágenes se pusieron en un solo archivo thin-plate spline (.tps) con el programa tpsUtil versión 1.82; luego, las coordenadas del contorno de las herramientas se obtuvieron en el programa tpsDig2 versión 2.32, donde presentaron 50 puntos cartesianos (Figura 3). Finalmente, los datos se exportaron como un archivo TPS al programa R versión 4.2.2.

Se evaluó la normalidad (Shapiro & Wilk, 1965) de los eventos de uso de herramientas y se analizó la diferencia entre grupos (edad y sexo) de individuos con la prueba U de Mann-Whitney (Mann & Whitney, 1947), además de la prueba de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis, 1952).

Para el análisis de morfometría geométrica se hizo un análisis de superposición de Procrustes por mínimos cuadrados, para eliminar los efectos de posición, escala y orientación. Luego, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con la matriz de correlación, para obtener nuevos ejes que expliquen la variación de las coordenadas, de esta forma, obtener una clasificación de las herramientas líticas en base a variaciones similares, y con ello, se construyó un dendrograma de las herramientas líticas a partir de los resultados. Todos los análisis se realizaron con el programa R versión 4.2.2 (R Core Team, 2022), en conjunto con los paquetes geomporh (Adams et al., 2022; Baken et al., 2021), Momocs (Bonhomme et al., 2014) y Morpho (Schlager, 2017), para el análisis de morfometría geométrica.

#### **Capítulo IV: Resultados**

#### Uso de herramientas

Se obtuvieron un total de 3078 minutos de comportamiento (Tabla 1), de los cuales se registraron un total de 52 eventos de uso de herramientas (Tabla 2.) Los eventos se registraron tanto para el uso de herramientas líticas (n = 17), como para el uso de herramientas antrópicas (n = 35). Se realizó la prueba de Shapiro-Wilk de normalidad, para los conjuntos de datos: uso de herramientas antrópicas (W=0.781, p=0.01), uso de herramientas líticas (W=0.628, p<0.01) y peso de las piedras (W=0.79, p<0.01). Sin embargo, no hubo diferencia significativa entre el uso de herramientas antrópicas y herramientas líticas por parte de los individuos de *Cebus albifrons* (W=67.5, p = 0.06), aunque se encuentra cerca de la zona de rechazo de igualdad entre ambos tipos de herramientas.

**Tabla 1**Minutos de observación de individuos por edad y sexo

Edad	Sexo _	Tiempo de observación (minutos)			Total
		Focales	Scan	Ad libitum	Total
Adulto	Masculino	800	15	22	837
	Femenino	790	11	4	805
Subadulto	Masculino	660	8	17	685
	Femenino	0	0	0	0
	Masculino	740	3	8	751
Juvenil	Femenino	0	0	0	0
To	tal	2990	37	51	3078

 Tabla 2

 Número de eventos de uso de herramientas líticas y antrópicas, clasificados por sexo y edad.

	Número de individuos	Eventos de uso de herramientas antrópicas	Eventos de uso de herramientas líticas	Media de eventos de uso de piedras
Sexo				
Masculino	8	31	16	9
Femenino	3	4	1	1
Edad				
Adulto	4	16	11	5
Subadulto	5	11	6	5
Juvenil	2	8	0	0
Total	11	35	17	

La diversidad de herramientas antrópicas (n=35, DE=2.17) que se identificó fue: botellas, vasos y envases de plástico, manejados para beber líquidos (Figura 2 a, b y c). Además, se vio al macho alfa usar encendedores, donde él acercaba el fuego a su pelaje para después olerlo (Figura 2 d). El uso de herramientas fue registrado tanto en machos como hembras, y en todas las clases de edad. Los adultos (n = 16, DE = 2.94), que incluye a hembras (n=4, DE=1.41) y machos (n=16, DE= 2.23), fue un grupo activo en la manipulación de herramientas antrópicas, seguido de los subadultos (n = 11, DE=1.5) y juveniles (n = 8, DE=2.83) (Tabla 2), pero no se encontró diferencia significativa en la frecuencia de uso de herramientas entre machos y hembras (W=3.5, valor-p=0.29), y con la prueba de Kruskal-Wallis, no se encontró diferencia entre el uso de herramientas antrópicas y las edades de los individuos (chicuadrado=0.08, valor-p=0.96).

Figura 2

Uso de herramientas antrópicas. a) macho alfa toma yogurt de una botella plástica, b observa subadulto tomando agua de una botella de plástico, c) juvenil usando envase de plástico para beber su contenido, y d) macho alfa usa un mechero mientras un adulto observa.



Por lo que se refiere a manipulación de, los individuos del grupo de *Cebus albifrons* mostraron habilidades para el uso de herramientas líticas (n=17, DE=1.69) para triturar frutos de almendro de la especie *Terminalia catappa* (Figura 3). De esta forma, los adultos (n = 11, DE=0.74) y subadultos (n = 6, DE=0) fueron los principales actores en el uso de herramientas líticas, aunque también se observó un evento de una hembra adulta, donde usó una piedra para triturar frituras; además, no se registró ningún evento de uso de herramientas líticas de los juveniles del grupo (Tabla 2).

En cuanto a la frecuencia de uso de las herramientas líticas (Figura 3), la piedra número 4 (Tabla 3), fue la herramienta más utilizada por adultos y juveniles, seguida de la piedra número 5. En la Tabla 3, se puede observar que los machos, en comparación con las hembras, tuvieron más eventos de uso de herramientas líticas, independientemente de la piedra, aunque estadísticamente no hubiera diferencia en el valor del test en cuanto al sexo (W=2.5, p=0.645), los adultos registraron más eventos comparado con los subadultos, sin embargo, como el caso anterior, no hubo diferencia significativa entre ellos (W=0, p= 0.107).

Figura 3

Uso de herramientas líticas. a) y b) subadulto usa piedra para aplastar semilla de almendro, c) y d)

adulto salta para triturar semilla de almendro con piedra.



**Tabla 3**Número de eventos de uso de herramientas líticas según el sexo y edad.

	Número	Sexo		Edad		
Piedras	de eventos totales	Macho	Hembra	Adulto	Subadulto	Juvenil
1	1	1	-	1	-	-
2	1	1	-	-	1	-
3	2	2	-	2	-	-
4	5	5	-	3	2	-
5	4	4	-	2	2	-
6	2	2	-	1	1	-
7	1	-	1	1	-	-
8	1	1	-	1	-	-

En cuanto a las características físicas de las herramientas (Tabla 4), el grupo de monos capuchinos utilizó herramientas con un peso promedio de 629.25 $\pm$ 390.12 g, un promedio de ancho, largo y ancho de 7.89  $\pm$  1.62, 10.4  $\pm$  1.99, 4.83  $\pm$  1.31, en centímetros, respectivamente. No hubo

diferencia estadística entre el peso de la herramienta lítica y el sexo (W=1, valor-p=0.176), ni tampoco hubo diferencia entre el peso y las edades (W=22.5, valor-p=0.305) (Tabla 5). Finalmente, se vio el trasporte de herramientas desde el piso hacia un árbol y el arrastre de una herramienta por el piso (Figura 4).

Tabla 4Características de las herramientas líticas registradas por el grupo de Cebus albifrons.

Piedra	Peso (g)	Ancho (cm)	Largo(cm)	Alto(cm)
1	476	7.3	10.8	5.3
2	1153	9.1	13.6	7.1
3	441	7	9.6	5
4	1320	11.2	12	5.9
5	608	8	11.8	4.3
6	410	7.8	8.2	2.8
7	370	6.2	9.2	4.3
8	256	6.5	8	3.9
Promedio ± DE	629.25±390.12	7.89 ± 1.62	10.4 ± 1.99	4.83 ± 1.31

Tabla 5

Promedio del tamaño y peso de las herramientas líticas utilizadas.

	Sexo		Edad		
•	Masculino	Masculino Femenino		Adulto Subadulto	
	(n=16)	(n = 1)	(n = 11)	(n=6)	(n=0)
Ancho	8.13 ± 1.59	6.2 ± 0	7.71 ± 1.67	9.03 ± 1.56	
(cm)	6.13 ± 1.39	0.2 ± 0	7.71 ± 1.07	9.03 ± 1.50	-
Largo	10.57 ± 2.08	9.2 ± 0	9.94 ± 1.63	11.40 ± 2.28	
(cm)	10.37 ± 2.08	9.2 ± 0	9.94 ± 1.03	11.40 ± 2.28	-
Alto (cm)	4.76 ± 1.68	4.3 ± 0	4.36 ± 1.32	4.78 ± 2.29	-
Peso (g)	666.29 ± 405.92	370 ± 0	554.43 ± 354.01	872.75 ± 433.13	-

Figura 4

Transporte de herramientas líticas. a) subadulto se posiciona para mover piedra, b) subadulto estira su cuerpo para arrastrar piedra y c) adulto sube a un árbol con una piedra.



## Caracterización de herramientas

Las coordenadas del contorno de las herramientas líticas (Figura 5), permitieron graficar en el mismo plano el conjunto de puntos de todas las herramientas líticas (Figura 6), lo que resalta la diferencia entre cada piedra, tanto en tamaño como en forma.

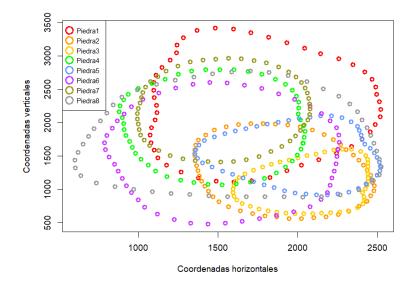
Figura 5

Digitalización del contorno de las herramientas líticas.



Figura 6

Gráfico del contorno de todas las herramientas líticas.



Para eliminar los efectos de posición, escalado y rotación de las herramientas líticas, se realizó un Análisis de Procrustes (AP), (Figura 7). Con el conjunto de puntos del análisis anterior, se hizo un Análisis de Componentes Principales (ACP), donde se puede observar, a nivel gráfico, la variación explicada por los dos primeros componentes, PC1 y PC2. El PC1 explica el 46.8% y el PC2 el 38.3% de la

variación del conjunto de puntos (Figura 8). Los dos primeros componentes principales, en conjunto, explican el 85.1% de la variación de puntos cartesianos. Cada piedra se posiciona en el gráfico según la variación morfológica que tenga, más no se posicionan por semejanza morfológica, de esta forma, el primer componente, ilustrado por el eje horizontal, representa el alargamiento vertical de las herramientas, a su vez, el segundo componente principal, representado por el eje vertical, muestra el descenso de la zona "puntiaguda" superior de las herramientas líticas, es decir, conforme disminuye el valor de PC2 la punta de la herramienta lítica se pierde (Figura 8). De esta forma, se construyó un dendrograma de las herramientas líticas, a partir de los resultados de los componentes principales (Figura 9.) En el árbol se obtienen 3 conjuntos: el primero agrupa a las herramientas líticas 8, 5, y 2, que a su vez se encuentran en la región negativa de PC2 (Figura 8); el segundo asocia a las piedras 7, 4 y 1, ubicadas en el segundo cuadrante de la Figura 8; y el tercero, junta las piedras 6 y 3, que se localizan en el primer cuadrante de la Figura 9.

Figura 7

Posicionamiento de coordenadas después del Análisis de Procrustes de las herramientas líticas

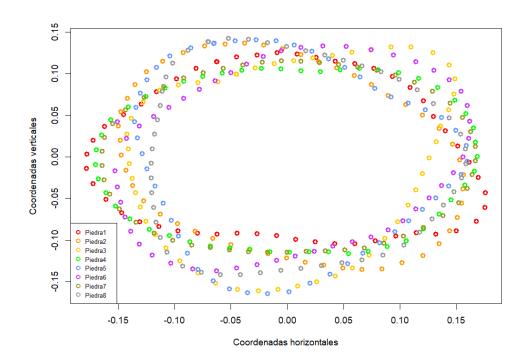


Figura 8

Gráfico de dispersión de los resultados de ACP en el conjunto de datos del AP de las herramientas líticas.

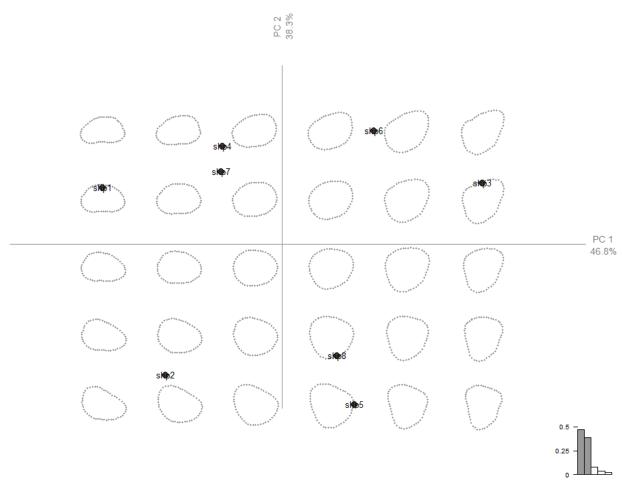
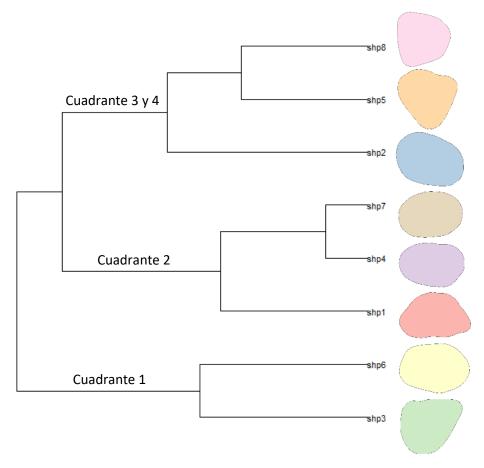


Figura 9

Dendrograma basado en el Análisis de Componentes Principales (ACP)



Nota: el término "shp" hace referencia a "shape", que en inglés significa "forma". El dendrograma se basa en la figura 8.

# Capítulo V: Discusión

# Uso de herramientas en Cebus albifrons yuracus

Se registró directamente 52 eventos de uso de herramientas (35 de herramientas antrópicas y 17 de herramientas líticas), de un grupo de 11 individuos de *Cebus albifrons yuracus* en Puerto Misahuallí, Ecuador. El uso de herramientas en monos capuchinos, particularmente del género *Sapajus*, ha sido muy bien estudiado por la comunidad (Aguiar et al., 2014; Falótico, 2022; Falótico et al., 2021;

Suzin et al., 2017; Visalberghi et al., 2021). Sin embargo, en el género Cebus, la investigación de uso de herramientas en ambientes salvajes es limitado (Barrett et al., 2018a; Monteza-Moreno et al., 2020; Truppa et al., 2019). Este estudio muestra que los individuos de C. albifrons tienen habilidad para manipular herramientas antrópicas y líticas en la misma frecuencia, debido a que el grupo habita en un ecosistema con zonas urbanas y verdes. Vivir en zonas urbanas implica que los monos capuchinos interactúan directamente con humanos (Gursky et al., 2022). Además, según Castro-Loza (2019) y Suzin et al. (2017), los humanos son los que inician cualquier interacción ofreciendo a los monos capuchinos (Sapajus y Cebus) comida, sea natural o procesada. Los primates aprovechan la oportunidad de obtener alimento de otras fuentes como la basura. En los basureros (Figura 10), los primates tienen acceso a todo tipo de desechos, desde alimentos hasta plásticos. Visalberghi (1990) menciona que los capuchinos son la única especie que tiene la capacidad innata de usar herramientas que no tienen otros animales o especies de primates no humanos. Es decir, manipulan una herramienta inmediatamente después de su presentación, además de poseer la capacidad de imitar comportamientos mediante observación (Chevalier-Skolnikoff, 1989). Esta capacidad, les permite desarrollar habilidades para usar botellas, envases y vasos de plástico para beber líquidos, los cuales son comunes en basureros, pero también logran usar encendedores para quemar su pelaje durante su diario vivir (Araujo et al., 2021; Ditchkoff et al., 2006).

Figura 10
Individuos de Cebus albifrons buscando en depósitos de basura.





#### Comparación de herramientas líticas entre machos y hembras

Por la capacidad de manipulación de herramientas de los monos capuchinos, el género *Cebus*, se incluye dentro de las pocas especies de primates que usan frecuentemente herramientas líticas en ambientes salvajes (Barrett et al., 2018b), y en el caso de este estudio, herramientas antrópicas. Es evidente que, sin importar el tipo de herramienta, los machos adultos usan y manipulan herramientas en mayor frecuencia que otros individuos del grupo, aunque no haya una diferencia significativa, tanto en sexo como en edad. Los machos adultos usan repetidamente herramientas líticas para el forrajeo (Falótico et al., 2021). Las hembras no se excluyen de este comportamiento, sin embargo, la frecuencia de uso de herramientas líticas tiene un sesgo ligero hacia los machos, ya que algunos comportamientos se relacionan con el dimorfismo sexual (de A. Moura & Lee, 2004; Falótico et al., 2017; Rose, 1994; Visalberghi, 1987).

El tamaño corporal, es un carácter importante dentro del dimorfismo sexual en mamíferos (Hernández et al., 2021), donde se ha encontrado diferencia significativa en el tamaño corporal, entre machos y hembras, en especies de primates como *Cebus* (Cassini, 2020). Aunque, en este estudio no se encontró ninguna diferencia significativa entre el peso de las herramientas líticas usadas por machos y hembras, la diferencia significativa de uso de herramientas que se ha encontrado en otros estudios entre ambos sexos se debe posiblemente al tamaño corporal (Falótico & Ottoni, 2016; Rose, 1994), que afecta a los requerimientos nutricionales y al peligro de depredación (Barrett et al., 2018b; de A. Moura & Lee, 2010). Los machos al ser de mayor tamaño, necesitan alimentos con mayor valor energético y por ello, utilizan piedras para extraer la semilla de almendro (*Terminalia catappa*), que según Arrázola et al. (2008) esta especie de almendro tiene un fruto con alto valor proteico y lipídico, incluso en su estado de inmadurez (Ver figura 3). Por otra parte, el tamaño corporal es un carácter importante en la depredación, por lo que, las hembras al exponerse mucho tiempo manipulando herramientas (Falótico et al., 2017), son vulnerables debido a que el uso de herramientas se realiza principalmente a nivel del

suelo y al tener menos tamaño corporal, pueden estar expuestas a un mayor riesgo que los machos (de A. Moura & Lee, 2010). De hecho, en Puerto Misahuallí, el grupo de *C. albifrons* están expuestos a ataques de perros, atropellamientos y a los humanos (Castro-Loza, 2019). Si bien no se observaron diferencias significativas entre los pesos utilizados por los machos y las hembras, si se observó que los machos procesaron semillas de almendro con una mayor variabilidad de pesos de piedras (666.29 ± 405.92).

#### Uso de herramientas en juveniles

En este estudio se reportó el uso de herramientas antrópicas por parte de los juveniles, pero no de herramientas líticas. Esta distinción de uso de herramientas antrópicas con herramientas líticas en juveniles, se debe principalmente a dos factores: desarrollo de habilidades y fuerza para triturar semillas de almendro. El primer factor indica que los juveniles tienen poca experiencia de manipulación de herramientas líticas (Perry et al., 2017). Un aspecto importante dentro de triturar semillas, es la complejidad de manipulación de herramientas (Visalberghi & Fragaszy, 2013), donde Matsuazawa en su estudio en chimpancés (2008), menciona que triturar semillas o nueces, es una de las formas más raras de uso de herramientas, que necesita tiempo de observación y experimentación para dominar, a diferencia de los estudios en Cebus, donde esta especie tiene la habilidad innata de manipular herramientas (Visalberghi, 1990). El segundo factor, se refiere a la fuerza que deben tener los juveniles del grupo para levantar piedras pesadas que permitan triturar alimentos duros, es decir, para triturar alimentos se necesitan piedras pesadas (Visalberghi & Fragaszy, 2013). De esta forma, levantar piedras pesadas es un desafío para los monos pequeños, donde estos deben tener la fuerza suficiente para levantar las herramientas (Perry et al., 2017), dar la orientación para que golpee con precisión el alimento (Visalberghi & Fragaszy, 2013) y repetir la acción en caso de no lograr el objetivo, por lo tanto, es de esperar que los monos juveniles necesiten tiempo para dominar el uso de las herramientas, no por el factor de aprendizaje, más bien por la fuerza que requiere.

# Análisis morfológico

Este es el primer estudio de morfometría geométrica realizado para analizar la variación morfológica de herramientas líticas utilizadas por un grupo de *Cebus albifrons* en Puerto Misahuallí. Se analizó la forma de las herramientas líticas registradas por observación directa, donde se categorizan herramientas con tendencia ovalada, trapezoidal y zonas puntiagudas. Con ello, no hay una forma única registrada de las piedras, pero si existe una variación morfológica en cuanto a la elección de las herramientas para procesar el mismo alimento. Los resultados muestran que el conjunto de piedras varía en el aumento o disminución de la zona puntiaguda, como también en el cambio del eje vertical de las herramientas. Sin embargo, dentro del conjunto de herramientas predominan las formas irregulares.

Estos reportes morfológicos se asemejan con estudios en chimpancés (Proffitt et al., 2022), donde describen la forma de las herramientas líticas como: tabular, trapezoidal e irregular, que tienen relación directa con el procesamiento de una nuez (*Paranari excelsa*). De la misma forma, Proffitt et al en (2018), hace un análisis morfológico de herramientas utilizadas por macacos (*Macaca fascicularis*)), para triturar nueces de palma de aceite (*Elaeis guineensis*), que describe estas herramientas con forma tabular, plano-convexas e irregulares. También hay herramientas ovaladas y con zonas puntiagudas en algunas herramientas, pero no se describen. A pesar de los estudios, se debe considerar otros factores que puedan estar inmersos en la elección de herramientas, sea por la dureza de los alimentos, tamaño y/o disponibilidad de herramientas en el área de vida (Falótico et al., 2022), como también factores ambientales y ecológicos externos (Luncz et al., 2019). Estos factores externos pueden hacer referencia a la influencia antropogénica, donde la actividad humana en ecosistemas donde habitan grupos de primates, puede afectar a las estrategias de forrajeo, como el uso de herramientas líticas (Gumert et al., 2013) y la dieta de la población (Ditchkoff et al., 2006).

# **Capítulo VI: Conclusiones y Recomendaciones**

#### **Conclusiones**

Este estudio demuestra la habilidad que tienen los individuos de *Cebus albifrons yuracus* de Puerto Misahuallí, Tena, Ecuador, de manipular herramientas antrópicas y líticas. Aunque los datos descritos son limitados por la poca cantidad y por el uso de análisis no paramétricos, no hubo una distinción del uso de herramientas en los subgrupos (sexo y edad) de análisis. Sin embargo, las herramientas líticas siguen un patrón de preferencia hacia formas ovaladas, trapezoidales y con punta para el procesamiento de semillas de almendro (*Terminalia catappa*), pero sin una distinción significativa con el peso de las mismas. Esta variación del peso de las herramientas puede estar relacionado con la fuerza que necesitaban los primates para procesar las semillas de almendro, donde triturar alimentos resistentes requiere de piedras grandes. Sin embargo, algunos individuos posiblemente no tenían la fuerza requerida para levantar piedras grandes.

#### Recomendaciones

Al no tener mucha evidencia del procesamiento de alimentos por parte de las hembras, ni tampoco una diferencia significativa de este comportamiento con los machos, se incentiva a siguientes estudios que se enfoquen en analizar el uso de herramientas en hembras, como también realizar estudios en juveniles, para demostrar la influencia del factor fuerza en el uso de herramientas líticas. Además, realizar estudios de correlación entre el uso de herramientas y la fructificación del árbol de almendro de la especie *Terminalia catappa*.

# **Bibliografía**

- Adams, D. C., Baken, E. K., Collyer, M. L., & Kaliontzopoulou, A. (2022). *Geomorph: Software for geometric morphometric analyses* (4.0.4) [Lenguaje S; Windows]. https://cran.r-project.org/package=geomorph.
- Aguiar, L. M., Cardoso, R. M., Back, J. P., Carneiro, E. C., Suzin, A., & Ottoni, E. B. (2014). Tool use in urban populations of capuchin monkeys *Sapajus spp*. (Primates: *Cebidae*). *Zoologia (Curitiba)*, 31, 516-519. https://doi.org/10.1590/S1984-46702014000500012
- Ambrose, S. H. (2001). Paleolithic Technology and Human Evolution. *Science*, *291*(5509), 1748-1753. https://doi.org/10.1126/science.1059487
- Araujo, P., Carrillo B., G. A., Ramirez, W., Blue, S., Chávez, A., Hrnández H., A., Prado A., A., Wagner, S., & Martin-Solano, S. (2021). First record of tool use by a wild population of *Cebus albifrons*(Humboldt, 1812)(Primates, *Cebidae*) in Puerto Misahuallí, Napo, Ecuador. *Boletín Técnico, Serie Zoológica*, *15*(16), 59-72.
- Arrázola P, G., Buelvas D, H., & Arrieta D, Y. (2008). Aprovechamiento de las características nutricionales del almendro de la india (*Terminalia catappa I.*) como suplemento en la alimentación animal.

  \*Revista MVZ Córdoba, 13(1), 1205-1214.
- Baken, E. K., Collyer, M. L., Kaliontzopoulou, A., & Adams, D. C. (2021). *Enhanced analytics and a new graphical interface for a comprehensive morphometric experience* (v4.0) [Lenguaje S; Windows].
- Barrett, B. J., Monteza-Moreno, C. M., Dogandžić, 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. https://doi.org/10.1098/rsos.181002
- Bayat, A. (2002). Bioinformatics. *BMJ: British Medical Journal*, *324*(7344), 1018-1022. https://doi.org/10.1136/bmj.324.7344.1018

- Beck, B. B. (1974). Baboons, chimpanzees, and tools. *Journal of Human Evolution*, *3*(6), 509-516. https://doi.org/10.1016/0047-2484(74)90011-6
- Biro, D., Haslam, M., & Rutz, C. (2013). Tool use as adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *368*(1630), 20120408. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0408
- Boinski, S. (1988). Use of a club by a wild white-faced capuchin (*Cebus capucinus*) to attack a venomous snake (*Bothrops asper*). *American Journal of Primatology*, *14*(2), 177-179. https://doi.org/10.1002/ajp.1350140208
- Bonhomme, V., Picq, S., Gaucherel, C., & Claude, J. (2014). Momocs: Outline Analysis Using R. *Journal of Statistical Software*, *56*, 1-24. https://doi.org/10.18637/jss.v056.i13
- Cabrera-Álvarez, M. J., & Clayton, N. S. (2020). Neural Processes Underlying Tool Use in Humans,

  Macaques, and Corvids. *Frontiers in Psychology*, *11*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.560669
- Carnegie, S. D., Fedigan, L. M., & Melin, A. D. (2011). Reproductive Seasonality in Female Capuchins

  (Cebus capucinus) in Santa Rosa (Area de Conservación Guanacaste), Costa Rica. International

  Journal of Primatology, 32(5), 1076-1090. https://doi.org/10.1007/s10764-011-9523-x
- Cassini, M. H. (2020). Sexual size dimorphism and sexual selection in primates. *Mammal Review*, *50*(3), 231-239. https://doi.org/10.1111/mam.12191
- Castro-Loza, S. (2019). Ethnoprimatology of Urban *Cebus Yuracus*: An evaluation of Human-non-human interactions and local perceptions in Misahualli, Ecuador. *All Master's Theses*. https://digitalcommons.cwu.edu/etd/1211
- Charlin, J., & González-José, R. (2012). Size and Shape Variation in Late Holocene Projectile Points of Southern Patagonia: A Geometric Morphometric Study. *American Antiquity*, 77(2), 221-242. https://doi.org/10.7183/0002-7316.77.2.221

- Chevalier-Skolnikoff, S. (1989). Tool use in *Cebus*: Its relation to object manipulation, the brain, and ecological adaptations. *Behavioral and Brain Sciences*, *12*(3), 610-627. https://doi.org/10.1017/S0140525X0007374X
- Clutton-Brock, T. H., Harvey, P. H., & Rudder, B. (1977). Sexual dimorphism, socionomic sex ratio and body weight in primates. *Nature*, *269*(5631), 797-800. https://doi.org/10.1038/269797a0
- Cooke, S., & Terhune, C. (2015). Form, Function, and Geometric Morphometrics. *Anatomical record*(Hoboken, N.J.: 2007), 298. https://doi.org/10.1002/ar.23065
- de A. Moura, A. C., & Lee, P. C. (2010). Wild Capuchins Show Male-Biased Feeding Tool Use.

  International Journal of Primatology, 31(3), 457-470. https://doi.org/10.1007/s10764-010-9406-6
- Dijksterhuis, G. (1996). Procrustes Analysis in Sensory Research. En *Data Handling in Science and Technology* (Vol. 16, pp. 185-219). Elsevier. https://doi.org/10.1016/S0922-3487(96)80031-1
- Ditchkoff, S. S., Saalfeld, S. T., & Gibson, C. J. (2006). Animal behavior in urban ecosystems:

  Modifications due to human-induced stress. *Urban Ecosystems*, *9*(1), 5-12.

  https://doi.org/10.1007/s11252-006-3262-3
- Dujardin, J.-P. (2011). Modern Morphometrics of Medically Important Insects. En *Genetics and Evolution*of Infectious Disease (pp. 473-501). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-3848901.00016-9
- Dunham, A. E., Maitner, B. S., Razafindratsima, O. H., Simmons, M. C., & Roy, C. L. (2013). Body size and sexual size dimorphism in primates: Influence of climate and net primary productivity. *Journal of Evolutionary Biology*, *26*(11), 2312-2320. https://doi.org/10.1111/jeb.12239
- Falótico, T. (2022). Vertebrate Predation and Tool-Aided Capture of Prey by Savannah Wild Capuchin Monkeys (*Sapajus libidinosus*). *International Journal of Primatology*. https://doi.org/10.1007/s10764-022-00320-z

- Falótico, T., Bueno, C. Q., & Ottoni, E. B. (2021). Ontogeny and sex differences in object manipulation and probe tool use by wild tufted capuchin monkeys (*Sapajus libidinosus* ). *American Journal of Primatology*, 83(5). https://doi.org/10.1002/ajp.23251
- 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. https://doi.org/10.1163/1568539X-00003357
- Falótico, T., Siqueira, J. O., & Ottoni, E. B. (2017). Digging up food: Excavation stone tool use by wild capuchin monkeys. *Scientific Reports*, 7(1), 6278. https://doi.org/10.1038/s41598-017-06541-0
- Falótico, T., Valença, T., Verderane, M. P., & Fogaça, M. D. (2022). Stone tools differences across three capuchin monkey populations: Food's physical properties, ecology, and culture. *Scientific Reports*, *12*(1), Art. 1. https://doi.org/10.1038/s41598-022-18661-3
- Fedigan, L. M., Rosenberger, A. L., Boinski, S., Norconk, M. A., & Garber, P. A. (1996). Critical Issues in Cebine Evolution and Behavior. En M. A. Norconk, A. L. Rosenberger, & P. A. Garber (Eds.),

  \*\*Adaptive Radiations of Neotropical Primates\* (pp. 219-228). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8770-9\_13
- Fragaszy, D. M., & Mangalam, M. (2018). Tooling. En *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 50, pp. 177-241). Elsevier. https://doi.org/10.1016/bs.asb.2018.01.001
- Glickman, S. E., & Sroges, R. W. (1966). Curiosity in Zoo Animals. *Behaviour*, *26*(1-2), 151-187. https://doi.org/10.1163/156853966X00074
- Goodall, J. (1964). Tool-Using and Aimed Throwing in a Community of Free-Living Chimpanzees. *Nature*, 201(4926), 1264-1266. https://doi.org/10.1038/2011264a0
- Gumert, M. D., Hamada, Y., & Malaivijitnond, S. (2013). Human activity negatively affects stone tool-using Burmese long-tailed macaques (*Macaca fascicularis aurea*) in Laem Son National Park,

  Thailand. *Oryx*, *47*(4), 535-543. https://doi.org/10.1017/S0030605312000130

- Gursky, S. L., Supriatna, J., & Achorn, A. (Eds.). (2022). *Ecotourism and Indonesia's Primates*. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-031-14919-1
- Harris, J. W. K. (1983). Cultural beginnings: Plio-Pleistocene archaeological occurrences from the Afar, Ethiopia. *The African Archaeological Review*, 1(1), 3-31. https://doi.org/10.1007/BF01116770
- Hernández, M. L., Acosta, L. E., Hernández, M. L., & Acosta, L. E. (2021). Caracterización del dimorfismo sexual y reconocimiento de machos dimórficos en el complejo *Discocyrtus prospicuus*(*Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae*): una aproximación desde la morfometría geométrica. *Revista mexicana de biodiversidad, 92*. https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3545
- Hou, J., Acharya, L., Zhu, D., & Cheng, J. (2016). An overview of bioinformatics methods for modeling biological pathways in yeast. *Briefings in Functional Genomics*, *15*(2), 95-108. https://doi.org/10.1093/bfgp/elv040
- Jack, K. M., Schoof, V. A. M., Sheller, C. R., Rich, C. I., Klingelhofer, P. P., Ziegler, T. E., & Fedigan, L.
  (2014). Hormonal correlates of male life history stages in wild white-faced capuchin monkeys
  (Cebus capucinus). General and Comparative Endocrinology, 195, 58-67.
  https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.10.010
- Jolliffe, I. T., & Cadima, J. (2016). Principal component analysis: A review and recent developments.

  \*Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering

  \*Sciences, 374(2065), 20150202. https://doi.org/10.1098/rsta.2015.0202
- Kalivas, J. H. (2008). Learning from Procrustes analysis to improve multivariate calibration. *Journal of Chemometrics*, 22(3-4), 227-234. https://doi.org/10.1002/cem.1110
- Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association*, *47*(260), 583-621. https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441

- Lei, L. E. I., Letian, H. E., Dawei, L. I., & Hao, L. I. (2021). The application of 3D geometric morphometric approach on the study of stone artifacts. *Acta Anthropologica Sinica*, *40*(06), 970. https://doi.org/10.16359/j.1000-3193/AAS.2021.0076
- Li, H., Lei, L., Li, D., Lotter, M. G., & Kuman, K. (2021). Characterizing the shape of Large Cutting Tools from the Baise Basin (South China) using a 3D geometric morphometric approach. *Journal of Archaeological Science: Reports*, *36*, 102820. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.102820
- Luna, E. D. (2020). Integrando análisis morfométricos y filogenéticos: De la sistemática fenética a la morfometría filogenética. Acta Botanica Mexicana, 127, Art. 127.
  https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1640
- Luncz, L. V., Gill, M., Proffitt, T., Svensson, M. S., Kulik, L., & Malaivijitnond, S. (2019). Group-specific archaeological signatures of stone tool use in wild macaques. *eLife*, 8, e46961. https://doi.org/10.7554/eLife.46961
- Luncz, L. V., Proffitt, T., Kulik, L., Haslam, M., & Wittig, R. M. (2016). Distance-decay effect in stone tool transport by wild chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1845), 20161607. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1607
- Lynch Alfaro, J. W., Izar, P., & Ferreira, R. G. (2014). Capuchin monkey research priorities and urgent issues: Capuchin Research Priorities. *American Journal of Primatology*, *76*(8), 705-720. https://doi.org/10.1002/ajp.22269
- Mann, H. B., & Whitney, D. R. (1947). On a Test of Whether one of Two Random Variables is

  Stochastically Larger than the Other. *The Annals of Mathematical Statistics*, 18(1), 50-60.
- Marcus, L., Corti, M., Loy, A., Naylon, G., & Slice, D. (1993). *Advance in Morphometrics* (Vol. 1-284).

  Plenum Press.

- Matsuzawa, T. (2008). Primate Foundations of Human Intelligence: A View of Tool Use in Nonhuman Primates and Fossil Hominids. En T. Matsuzawa (Ed.), *Primate Origins of Human Cognition and Behavior* (pp. 3-25). Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-09423-4\_1
- Matzig, D. N., Hussain, S. T., & Riede, F. (2021). Design Space Constraints and the Cultural Taxonomy of European Final Palaeolithic Large Tanged Points: A Comparison of Typological, Landmark-Based and Whole-Outline Geometric Morphometric Approaches. *Journal of Paleolithic Archaeology*, 4(4), 27. https://doi.org/10.1007/s41982-021-00097-2
- Méndez-Quintas, E. (2022). Testing the Bordes method on handaxes: A geometric morphometric approach. *Journal of Archaeological Science: Reports*, *45*, 103563. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2022.103563
- Monteza-Moreno, C. M., Dogandžić, T., McLean, K. A., Castillo-Caballero, P. L., Mijango-Ramos, Z., Del Rosario-Vargas, E., Crofoot, M. C., & Barrett, B. J. (2020). White-Faced Capuchin, *Cebus capucinus imitator*, Hammerstone and Anvil Tool Use in Riparian Habitats on Coiba Island, Panama. *International Journal of Primatology*, *41*(3), 429-433. https://doi.org/10.1007/s10764-020-00156-5
- Onyango, P. O., Gesquiere, L. R., Altmann, J., & Alberts, S. C. (2013). Puberty and dispersal in a wild primate population. *Hormones and behavior*, *64*(2), 240-249. https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2013.02.014
- Pacheco, G. (2016). *Una herramienta web para el Análisis Morfométrico Resistente* [Tabla]. Recuperado de: Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires.
- Pacheco, G. (2016). *Una herramienta web para el Análisis Morfométrico Resistente* [Tesis de pregrado].

  Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires.
- Paredes, M., Nolivos, B., Tabango, M., & Fiallos, E. (2015). *Actualización del plan de desarrollo y ordenamiento territorial* (p. 183). Gobierno Parroquial de Puerto Misahualli.

- Pearson, K. (1901). LIII. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, *2*(11), 559-572. https://doi.org/10.1080/14786440109462720
- Perry, S. E., Barrett, B. J., & Godoy, I. (2017). Older, sociable capuchins (*Cebus capucinus* ) invent more social behaviors, but younger monkeys innovate more in other contexts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(30), 7806-7813. https://doi.org/10.1073/pnas.1620739114
- Phillips, K. A. (1998). Tool use in wild capuchin monkeys (*Cebus albifrons trinitatis*). *American Journal of Primatology*, *46*(3), 259-261. https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1998)46:3<259::AID-AJP6>3.0.CO;2-R
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing* (4.2.2) [Lenguaje S; Windows]. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/
- Rose, L. M. (1994). Sex differences in diet and foraging behavior in white-faced capuchins (*Cebus capucinus*). *International Journal of Primatology*, *15*(1), 95-114. https://doi.org/10.1007/BF02735236
- Rowe, N., Goodall, J., & Mittermeier, R. A. (1996). *The Pictorial Guide to the Living Primates*. Pogonias Press.
- Schlager, S. (2017). Chapter 9 Morpho and Rvcg Shape Analysis in R: R-Packages for Geometric Morphometrics, Shape Analysis and Surface Manipulations. En G. Zheng, S. Li, & G. Székely (Eds.), Statistical Shape and Deformation Analysis (pp. 217-256). Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-810493-4.00011-0
- Seed, A., & Byrne, R. (2010). Animal Tool-Use. *Current Biology*, *20*(23), R1032-R1039. https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.09.042
- Shapiro, S. S., & Wilk, M. B. (1965). An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples).

  \*Biometrika, 52(3/4), 591-611. https://doi.org/10.2307/2333709

- Shumaker, R., Walkup, K., & Beck, B. (2011). *Animal tool behavior: The use and manufacture of tools by animals*. The Johns Hopkins University Press.
- Suzin, A., Back, J. P., Garey, M. V., & Aguiar, L. M. (2017). The Relationship Between Humans and Capuchins (*Sapajus sp.*) in an Urban Green Area in Brazil. *International Journal of Primatology*, 38(6), 1058-1071. https://doi.org/10.1007/s10764-017-9996-3
- Timbrell, L., Peña, P. de la, Way, A., Hoggard, C., Backwell, L., Francesco d'Errico, Wadley, L., & Grove, M. (2022). Technological and geometric morphometric analysis of 'post-Howiesons Poort points' from Border Cave, KwaZulu-Natal, South Africa. *Quaternary Science Reviews*, 297, 107813. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107813
- Torcida, S., & Perez, S. I. (2012). Análisis de procrustes y el estudio de la variación morfológica. *Revista* argentina de antropología biológica, 14(1), 131-141.
- Truppa, V., Carducci, P., & Sabbatini, G. (2019). Object grasping and manipulation in capuchin monkeys (genera *Cebus* and *Sapajus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, *127*(3), 563-582. https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly131
- Visalberghi, E. (1990). Tool Use in Cebus. *Folia Primatologica*, *54*(3-4), 146-154. https://doi.org/10.1159/000156438
- Visalberghi, E., Barca, V., Izar, P., Fragaszy, D., & Truppa, V. (2021). Optional tool use: The case of wild bearded capuchins (*Sapajus libidinosus*) cracking cashew nuts by biting or by using percussors.

  \*\*American Journal of Primatology, 83(1). https://doi.org/10.1002/ajp.23221
- Visalberghi, E., & Fragaszy, D. (2013). The Etho-Cebus Project: Stone-tool use by wild capuchin monkeys.

  En C. Boesch, C. M. Sanz, & J. Call (Eds.), *Tool Use in Animals: Cognition and Ecology* (pp. 203-222). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511894800.013
- Visalberghi, E., & Trinca, L. (1989). Tool use in capuchin monkeys: Distinguishing between performing and understanding. *Primates*, *30*(4), 511-521. https://doi.org/10.1007/BF02380877

Zeldich, M., Swiderski, D., & Sheets, H. (2012). Geometric Morphometrics for Biologists (2nd ed.).

Elsevier Inc. All.