



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
PROGRAMA DE MAESTRÍA Y DOCTORADO EN PSICOLOGÍA
CAMPO DE CONOCIMIENTO: ANÁLISIS EXPERIMENTAL DEL COMPORTAMIENTO

ANÁLISIS Y COMPARACIÓN DE FENÓMENOS DE MEMORIA EN MONOS ARAÑA
(*ATELES GEOFFROYI*)

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN PSICOLOGÍA
PRESENTA

JOSÉ EDUARDO REYNOSO CRUZ

DIRECTOR:

DR. JAVIER NIETO GUTIÉRREZ
UNAM, FACULTAD DE PSICOLOGÍA

COMITÉ TUTOR:

DR. JAVIER VILA CARRANZA
UNAM, FES IZTACALA

DRA. LAURA TERESA HERNÁNDEZ SALAZAR
UV, INSTITUTO DE NEUROETOLOGÍA

COMITÉ:

DR. ROBERT HAMPTON
EMORY UNIVERSITY, DEPARTMENT OF PSYCHOLOGY
DR. GUSTAVO BACHÁ MÉNDEZ
UNAM, FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Ciudad de México, septiembre 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

MEMORIA EN MONOS ARAÑA

Resumen

La memoria es un proceso donde los animales pueden mantener información del pasado para usarla en el futuro. En los estudios de esta habilidad, los primates han sido ampliamente usados, sin embargo, muchas especies no han sido estudiadas, lo que abre la posibilidad de extender nuestra comprensión de la memoria a otras especies. El presente trabajo tuvo como objetivo probar los efectos del tiempo y la cantidad de información en la memoria de monos araña (*Ateles geoffroyi vellerosus*). La primera serie de tres experimentos evaluó el efecto de la memoria sobre las decisiones de forrajeo, observándose que los monos araña recuerdan donde se alimentaron y cuanto alimento consumieron allí, incluso por 24 h. Los siguientes dos experimentos probaron la curva de olvido y los resultados indicaron que, a mayor demora y a mayor número de posiciones espaciales donde se puede esconder una recompensa, mayores fueron los errores y estos se dispersaban cada vez más lejos. Finalmente, el ultimo experimento evaluó la memoria de reconocimiento visual y determinó que los monos araña son capaces de reconocer una imagen que vieron en el pasado, pero este reconocimiento dependió de la cantidad de imágenes, el orden en que se presentaron y la demora que debían esperar para reconocer una imagen. Todos estos resultados indicaron que los monos araña son una especie que se puede emplear para investigar características psicológicas y al igual que otras especies la demora y la cantidad de información afecta el recuerdo de información.

Palabras clave: Regla de peso temporal, primacía y recencia, efecto del tamaño de la lista, curva de olvido, generalización espacial.

MEMORIA EN MONOS ARAÑA

En memoria de mi padre

Eduardo Reynoso González

Tu amor será siempre el mayor tesoro que podrías haberme heredado

MEMORIA EN MONOS ARAÑA

Agradecimientos

A mi madre, hermano y su familia por ser una fuente de inspiración y un soporte de mis aspiraciones académicas y personales. La pandemia nos quitó mucho, pero también nos acercó más

A Carrie Mendoza por todo el apoyo en todos los sentidos, pero especialmente en la producción académica. Thank you so much.

A mi compañeros y amigos que han estado ahí a lo largo de los años en las buenas, las malas y las peores. Gracias por todos los buenos momentos y gracias por aguatarme a lo largo de los años.

A mi director el Dr. Javier Nieto por el apoyo y la confianza en mi proyecto de investigación.

Al Dr. Javier Vila por los consejos y la participación a lo largo de todo el proceso.

A la Dra. Laura Hernández, por abrirme las puertas para realizar mis experimentos en Catemaco y por todas las facilidades con el Instituto de Neuroetología de la Universidad Veracruzana.

Al Dr. Gustavo Bachá, por darme mi primera oportunidad en la investigación y los consejos que me ha brindado a lo largo de mi formación profesional.

Al Dr. Robert Hampton, por sus importantes contribuciones en el diseño e implementación de las tareas experimentales. Thank you so much.

A la Dr. Alexandra Elbakyan y su proyecto Sci-Hub. Sin su trabajo nada de lo aquí presentado será posible.

A todos y cada uno de los monos de la reserva Hilda Avila de O'Farril. Fui afortunado de poder trabajar con ellos y que me permitieran incrementar el conocimiento sobre los primates.

MEMORIA EN MONOS ARAÑA

JERC reconoce la beca que recibió del programa de apoyo a posgrados de calidad del CONACYT (Beca no. 44931, CVU: 489955), para realizar sus estudios doctorales, que culminan la presentación de la investigación que se reporta en esta tesis. Asimismo, varios de los experimentos que se incluyen han sido publicados recientemente como requisito de doctorado en psicología.

Índice

Introducción	3
Capítulo 1. La memoria definición y características	7
1.1. Definición y mecanismos básicos de la memoria	7
1.2. Clasificación de la memoria por su duración	9
Capítulo 2. La memoria en el reino animal	11
2.1. Fenómenos y tipos de memoria estudiados en los animales	14
2.1.1. Curva de olvido	16
2.1.2. Memoria de reconocimiento	17
2.1.3. Memoria episódica	18
Capítulo 3. Los primates como modelo de estudio	20
3.1. Taxonomía de los primates	21
3.2. Primates mexicanos	21
3.3. Evidencia de las capacidades cognitivas en primates mexicanos	24
3.3.1. Percepción de colores	25
3.3.2. Sentidos químicos	26
3.3.3. Memoria y cognición espacial	27
3.3.4. Destreza manual y uso de herramientas	28
3.3.5. Habilidades cognitivas sociales	30
Planteamiento del problema	33
Objetivo general del proyecto	33
Sujetos de estudios	34

FENÓMENOS DE MEMORIA EN MONOS ARAÑA	2
Análisis estadísticos	36
Capítulo 4. Memoria y cantidad de recompensa en la modulación de las decisiones de forrajeo de los monos araña	38
Experimento 1	41
Experimento 2	47
Experimento 3	51
Capítulo 5. Curva de memoria en monos araña (<i>Ateles geoffroyi vellerosus</i>): Efectos de la demora y la cantidad de información	61
Experimento 4	65
Experimento 5	72
Capítulo 6. Efectos del intervalo de retención y efecto del tamaño de la lista en la memoria de reconocimiento visual de monos araña (<i>Ateles geoffroyi vellerosus</i>)	80
Experimento 6	83
Discusión general de la tesis	101
Referencias	109

Introducción

Todos los organismos en nuestro planeta, desde las bacterias más elementales, las plantas, hasta los animales invertebrados y vertebrados, se enfrentan a diferentes restricciones y retos en su ambiente al tratar de cubrir sus necesidades fisiológicas y/o sociales, dichas situaciones han impulsado a estos organismos, a lo largo de su historia evolutiva, a desarrollar estrategias que les permita resolver estas situaciones y satisfacer sus necesidades (Cauchoix & Chaine, 2016; Godfrey-Smith, 2001). Para poder resolver estos problemas los organismos deben obtener información del ambiente, procesarla y generar comportamientos. El comportamiento hace referencia a una serie de respuestas coordinadas internamente (acción o inacción) de los organismos vivos (individuos o grupos), en respuesta a estímulos o eventos del ambiente interno o externo (Levitis et al., 2009). Para cumplir con este esquema general, los organismos ocupan una serie de procesos que en su conjunto se les ha denominado cognición, dentro de los cuales podemos referir a la percepción, la atención, el aprendizaje, la memoria, entre otros (Shettleworth, 2010; Wynne & Udell, 2013).

Muchos centros de investigación se han interesado en comprender los componentes de estos procesos y cómo es que la información del ambiente puede generar comportamiento en los organismos. Para ello se trabaja en el diseño de tareas y pruebas en diferentes especies, lo que ha permitido que año con año se desarrollen nuevas preguntas de investigación y se estudien nuevas especies (Beran et al., 2014). El crecimiento que ha expresado el estudio de la cognición en las diferentes especies animales ha permitido la expansión del conocimiento, la generación de nuevas teorías (Beran et al., 2014) y la propuesta de los posibles caminos evolutivos de los procesos cognitivos (Huber & Wilkinson, 2012; Mclean et al., 2012; Cauchoix & Chaine, 2016).

Estudiar cada proceso implica una tarea compleja en la que se tiene que considerar, la especie de estudio, el proceso o fenómeno a estudiar, la tarea experimental, los requerimientos técnicos y metodológicos, entre otros (Cook, 1993; Stevens, 2010). Dada la complejidad de realizar estos estudios, los investigadores optan por proyectos que se ajusten a sus condiciones, limitándose comúnmente al estudio de un sólo proceso cognitivo en una sola especie, pero realizando estudios intensivos sobre la o las características de interés, proponiendo posibles mecanismos cognitivos y la función de estos (Mclean et al., 2012). Sin embargo, se han realizado esfuerzos colaborativos sorprendentes donde múltiples centros de investigación se han unido con el objetivo de realizar comparaciones en múltiples especies.

Dentro de los esfuerzos colaborativos podemos citar las pruebas en múltiples especies de primates realizadas por Amici y cols (2010), donde se pusieron a prueba a siete especies de primates con diferentes grados de parentesco filogenético en tres tareas que median memoria, seguimiento del movimiento de objetos y relación entre objetos. Posteriormente, Mclean y cols. (2014) se dieron a la tarea de probar el autocontrol en 29 especies de mamíferos y siete especies de aves, además de rastrear las relaciones filogenéticas y el efecto de factores neuroanatómicos. Otro ejemplo de los estudios comparativos son los estudios realizados por Reddy y cols (2015), los cuales probaron el control cognitivo comparando el desempeño de cinco especies de lémures enfrentados a la misma tarea.

Dentro de estos esfuerzos colaborativos el ManyPrimates Project se ha cristalizado como una comunidad de investigadores alrededor del mundo, que tiene como objetivo realizar pruebas de las habilidades cognitivas comparando múltiples especies de primates (Primates et al., 2019). Fruto de esta colaboración fue un estudio publicado en 2019, donde realizaron una prueba de

memoria a corto plazo e investigaron el valor explicativo de las relaciones filogenéticas en los cambios en la precisión para recuperar una recompensa (Altschul et al., 2019).

Aunque en la literatura existen varios ejemplos de metaanálisis y estudios comparativos, por ejemplo, el esfuerzo de Emery y Clayton (2004) de comparar el desempeño de diferentes especies de aves contra estudios realizados en primates; o el meta análisis realizado por Deaner y cols. (2006), donde se investigó si algún taxon presentaba diferencias significativas en algún dominio cognitivo; estos estudios suelen comparar los resultados de la existencia o ausencia de una habilidad cognitiva (todo o nada), ignorando el efecto que las condiciones experimentales podrían tener sobre los resultados obtenidos en cada especie. En este sentido, los proyectos donde todas las especies son expuestas a las mismas o similares condiciones, permiten realizar comparaciones precisas, así como el análisis de diferentes factores que juegan un papel en la tarea experimental y que pueden alterar los resultados.

A partir de los estudios comparativos entre especies es posible señalar tres características importantes. La primera es que los primates son uno de los órdenes más estudiados en el reino animal, razón por la cual existe evidencia en la literatura sobre muchas de sus capacidades cognitivas (Altschul et al., 2019; Amici et al., 2010). La segunda característica es que los estudios de primates muestran un sesgo a ciertos géneros de primate y/o especies, lo que limita la generalización de los hallazgos a otros grupos o especies. La tercera característica es que la memoria es un proceso de interés entre las investigaciones y en dos de los estudios que se realizaron, se empleó la misma tarea de recuperación de una recompensa (Altschul et al., 2019; Amici et al., 2010).

Basados en la información anterior, es importante comprender la relevancia de la memoria y lo que sabemos sobre este proceso. Posteriormente, presentaremos un análisis sobre

los primates como modelo de estudio de procesos cognitivos. Continuaremos con la presentación del problema y la justificación de nuestros estudios. Posteriormente describiremos nuestros estudios, y concluiremos integrando los hallazgos de todos los experimentos realizados.

Capítulo 1. La memoria definición y características

1.1. Definición y mecanismos básicos

La memoria es un proceso que involucra diferentes habilidades relacionadas con uso de información que se adquirió en el pasado (McDermott & Roedinger, 2018; Tulving, 2000). Para poder usar la información del pasado, se han propuesto tres mecanismos básicos: La codificación, el almacenamiento y la recuperación de la información (Baddeley, 2000; McDermott & Roedinger, 2018; Melton, 1963). Estos mecanismos asumen que los diferentes estímulos o eventos en el ambiente están conformados de información que puede ser percibida y procesada por los organismos con la finalidad de adaptarse (Shettleworth, 2010). Para el funcionamiento de cada uno de los mecanismos de la memoria, se ha propuesto al sistema nervioso como el sostén físico de estos mecanismos, el cual funciona a partir de reacciones bioquímicas y cambios bioeléctricos en una serie de células especializadas llamadas neuronas y glías (Straube, 2012; Thompson & Kim, 1996).

Durante la codificación los organismos deben ser capaces de tomar la información del medio, para lo cual, es necesario que los organismos cuenten con células sensoriales especializadas que puedan captar la información de diferentes estímulos y la transformen en impulsos bioeléctricos, los cuales son enviados a diferentes centros de procesamiento especializados localizados dentro del sistema nervioso central (Ackerman, 1992). En el caso de organismos sin un sistema nervioso complejo, esta información puede ser enviada a centros de procesamiento equivalentes, como lo pueden ser los ganglios (Smarandache-Wellmann, 2016). En los centros de procesamiento, los impulsos bioeléctricos generados por la información del ambiente son transformados en representaciones que conservan los elementos más importantes de los estímulos originales, lo que implica por ejemplo transformar la información visual en

imágenes, o los estímulos acústicos en sonidos (Liebermann, 2012). Algunos estudios han relacionado los cambios en la actividad eléctrica de diferentes regiones cerebrales con el uso de diferentes representaciones mentales, evaluando cambios en la actividad bioeléctrica como la amplitud de onda, la duración, la tasa de expresión disparos, etc. (Jutras & Buffalo, 2010).

Ya que los estímulos han sido codificados, las representaciones son almacenadas por periodos efímeros o de mayor duración. El almacén efímero mantiene las representaciones por segundos o unos cuantos minutos, pasado este tiempo la representación desaparecerá o bien esta puede transitar al siguiente almacén. El segundo almacén a las representaciones se consolidan y son mantenidas por periodos de mayor duración, por lo que pueden ser empleadas en cualquier otro momento en el futuro lejano (Baddeley, 2000). Para ambos tipos de almacenamiento se ha identificado la participación del hipocampo y ciertas regiones del lóbulo temporal, así como la corteza prefrontal (Straube, 2012)

Finalmente, la recuperación de la información almacenada se da cuando es necesario solucionar nuevos problemas, para ello, el almacén consolidado selecciona las representaciones necesarias dependiendo de los problemas que se presentan en el ambiente (Lieberman, 2012). Esta recuperación de las representaciones puede ser desencadenada por el contexto (Rosas et al., 2005), el reconocimiento de patrones (Jacobs et al., 2006), entre otras formas. A nivel cerebral, regiones de las cortezas sensoriales juegan un papel importante para el procesamiento de estímulos clave o el reconocimiento de patrones, así como regiones de la corteza prefrontal (Straube, 2012).

1.2. Clasificación de la memoria por su duración

Una de las características que más ha interesado a los investigadores desde los experimentos pioneros, es la naturaleza transitoria de la memoria (Ebbinghaus, 1913). Posteriores trabajos de William James también enfatizaron la naturaleza temporal de la memoria al clasificarla en dos tipos: Primaria y secundaria, siendo la primaria una memoria de corta duración, mientras la secundaria es una de larga duración (Thompson, 1990). Con duración se hace referencia a cuánto tiempo se puede recordar o se puede reportar la información, la de corta duración se puede reportar o usar en intervalos de segundos o minutos, mientras que la de larga duración se puede mantener por periodos de horas o mayores.

Adicional a la clasificación de James, han existido otras propuestas de clasificación de la memoria, que parten de la analogía de “almacenes” donde permanecen las representaciones mentales (Jonides et al., 2008). Atkinson y Shiffrin (1968) propusieron una clasificación que involucró tres tipos de almacenes: Sensorial, de corto plazo y de largo plazo. Posteriores clasificaciones eliminaron a la memoria sensorial y agregaron un nuevo tiempo de memoria, la memoria de trabajo (Baddeley, 1992; Baddeley, 2010; Cowan, 2008).

En todas las clasificaciones de la memoria, el componente de corta duración hace referencia a un almacén donde se pueden mantener un número reducido de representaciones por duraciones cortas, generalmente en la escala de los segundos (Cowan, 2008; Vallar, 2017). Las representaciones pueden ser mantenidas por más tiempo en este almacén a partir de estrategias como la repetición o el repaso de la información, e incluso consolidarse y transitar al almacén de largo plazo (Hagen et al., 1973; Torgesen & Goldman, 1977).

Por su parte, la memoria de trabajo es un tipo de memoria que mantiene la información por el tiempo que dure alguna tarea o actividad y al finalizar esta, la información es eliminada

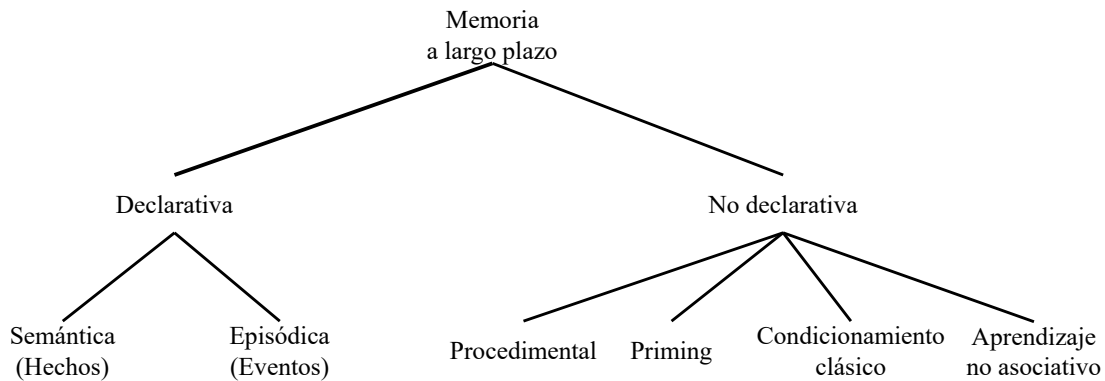
para darle paso a nueva información (Baddeley, 2000). Aunque en la literatura la memoria de corta duración y de trabajo se llegan a usar como términos equivalentes, algunos autores proponen que son dos formas independientes de memoria que pueden ser discriminadas por los mecanismos involucrados o el procesamiento de la información. Mientras que la memoria de corta duración se describe como un almacén multimodal, la memoria de trabajo cuenta con mecanismos específicos dedicados al tipo de información sensorial, como la agenda visoespacial y el bucle fonológico, así como un buffer episódico que juega un papel relevante durante el recuerdo y un ejecutivo central dedicado a distribuir recursos de procesamiento los cuales son dependientes de la tarea (Aben et al., 2012; Baddeley, 2010).

La memoria de larga duración es un almacén donde la información permanece sin un tiempo de vida específico y su capacidad no ha sido establecido, pero es capaz de mantener una gran cantidad de información, particularmente en los humanos puede mantener registro de las actividades realizadas durante la vida de los individuos (Brady et al., 2008; Cowan, 2008). El proceso de tránsito de la memoria de corta duración o de la memoria de trabajo al almacén de larga duración, se denomina consolidación, el cual es un mecanismo en el que participan diversas estructuras del hipocampo y el lóbulo temporal, y para el cual es necesario que los organismos transiten de vigilia a sueño (Squire et al., 2015).

La memoria de larga duración tiene una clasificación específica en función de los diferentes procesos o las diferentes formas en las que se puede expresar. La clasificación más empleada de la memoria de larga duración depende de la capacidad de reportar o no el contenido de la memoria, por lo que hay dos clasificaciones: La memoria declarativa y la memoria no declarativa (Squire, 2004; Squire & Zola, 1996). La Figura 1 muestra esta clasificación y los diferentes tipos de memoria a largo plazo.

Figura 1

Taxonomía de la memoria de larga duración



Nota. Tomado y modificado de Squire, L. (2004).

Capítulo 2. La memoria en el reino animal

Durante muchos años la memoria se asumió como un proceso exclusivamente humano, ya que las primeras definiciones de memoria y las tareas usadas para estudiarla, requerían el reporte verbal de la información recordada, además, se asumía que ciertas formas de memoria como la episódica (¿Qué?, ¿Cuándo? y ¿Dónde?) no eran extensivas a animales no humanos (de aquí en adelante referido como animales) (Tulving, 1972). Sin embargo, muchos experimentos realizados en las primeras décadas del siglo 20 demostraron que otros animales, además del humano, poseen una memoria y posiblemente los diferentes tipos y clasificaciones de la memoria que aplicamos en humanos se puedan extender a otras especies.

Al estudiar las actividades que realizan los animales, es posible identificar situaciones donde el recordar información del pasado facilita enormemente la solución de problemas. Situaciones como las interacciones sociales (Spreng, 2013), el desplazamiento espacial (Di Fiore & Suarez, 2007), el forrajeo (Bracis et al., 2015), entre otras, hacen uso de la memoria de los animales. En el caso particular del forrajeo el contar con una memoria permite una búsqueda,

procesamiento y consumos eficiente de recursos (Bracis et al., 2015), los cuales comúnmente se encuentran dispersos en el espacio o presentan periodos de disponibilidad que se repiten con cierta regularidad (Smith-Aguilar et al., 2016). Recordar esta información y contar con mecanismos de memoria particulares que permitan un lidiar con estos problemas es indispensable para la adaptación al ambiente (Ranc et al., 2021).

La memoria puede ser estudiada a partir de diferentes perspectivas, que van desde los estudios en vida libre (MacDonald & Ritvo, 2016; Pritchard et al., 2016) a las situaciones experimentales en un ambiente controlado (Bräuer et al., 2020). Dentro de los estudios pioneros encontramos el trabajo de Hunter (1913), el cual realizó la primera comparación entre diferentes especies de animales no humanos e infantes humanos en una tarea empleada previamente en humanos que mide la caída de la memoria como efecto del paso del tiempo. En la tarea desarrollada por Hunter una recompensa era colocada en una de tres puertas, y una luz se encendía en la parte superior indicando en que puerta había sido colocada la recompensa. Después de observar esta información, los individuos del estudio debían de esperar para abrir una de las puertas, cabe destacar que la luz desaparecía una vez que los individuos la observaron. Los resultados mostraron una caída en la precisión al incrementar la demora desde que vieron la luz hasta que pudieron abrir una de las puertas.

Para sustentar la idea de la memoria como un proceso general en diferentes especies animales, Hunter agregó en su monografía un capítulo exclusivo dedicado a defender la idea de una memoria animal usando el canon de Lloyd Morgan. El argumento de Hunter proponía que no hay evidencia suficiente para asumir que la memoria es un proceso de orden superior y por lo tanto exclusivo de los seres humanos, de ser un proceso superior, sería necesario demostrar qué características hacen de la memoria un proceso exclusivo de los humanos, que no están presentes

en otros animales (Hunter, 1913). Hunter también sustenta su punto argumentando que los humanos somos un integrante más del reino animal, por lo que es probable encontrar una memoria en otras especies animales, sin que debamos esperar que esta memoria deba ser igual a la que observamos en los humanos (Hunter, 1913).

Dentro de los reportes de la época, Robert y David Yerkes (1928) publicaron una serie experimental donde su objetivo fue evaluar la memoria de los chimpancés, para ello emplearon una tarea donde se colocaba alimento en una de ocho posiciones espaciales a la vista de los individuos. En este experimento se manipuló el tiempo que debían esperar para recuperar la comida y se observó que en las ocasiones donde debían esperar más tiempo para recuperar la recompensa, era más probable que los chimpancés buscaran el alimento en la posición incorrecta (Yerkes & Yerkes, 1928).

En otro estudio dirigido por Tinklepaugh (1932), se probó si el recuerdo de una posición espacial era afectado por el tiempo. En esta tarea un par de chimpancés debían recordar uno de dos lugares donde se había colocado una recompensa, después de esperar diferentes demoras se les permitió a los individuos ir a los sitios y buscar la recompensa. Los resultados indican que, a mayor demora, desde que se colocó la recompensa hasta que se puede recuperar, mayor el deterioro de la precisión de los chimpancés, replicando los hallazgos previos (Hunter, 1913; Yerkes & Yerkes, 1928).

Aunque muchos autores se atrevieron a referirse a la memoria en sus investigaciones, muchos evitaron usar el término, ya que este aún era reservado para los humanos y se podría agregar un estigma antropomórfico a la evaluación de su trabajo. Afortunadamente, las subsecuentes investigaciones demostraron que la memoria no es un proceso exclusivamente humano y que el reporte verbal no es una característica necesaria, ni suficiente para demostrar la

existencia de una memoria, ya que esta podría ser evaluada a partir de diversas tareas en situaciones experimentales diseñados para animales, lo cual permitió que el termino, memoria se convirtiera en un tema recurrente de la investigación en animales (Squire, 1992; Squire & Zola, 1996).

2.1. Fenómenos y tipos de memoria estudiados en los animales

En la búsqueda de las particularidades de la memoria de los animales, las aproximaciones experimentales han empleado dos estrategias en el diseño de tareas que se emplean. Una estrategia consiste en diseñar una tarea, centrándose en un primer momento en un problema particular de una especie (e.g. forrajeo), posteriormente en los procesos cognitivos que le permitirían resolver dicho problema (MacDonald & Ritvo, 2016; Pritchard et al., 2016). Las tareas se diseñan proponiendo situaciones específicas en las que se pone a prueba el funcionamiento particular de los procesos cognitivos. Los resultados o la manera en que los animales resuelven la tarea permiten apoyar o descartar las suposiciones sobre el funcionamiento cognitivo.

Un estudio que demuestra esta perspectiva es el propuesto por Devenport y cols (Devenport & Devenport, 1993; Devenport & Devenport, 1994; Devenport et al., 2000) los cuales pusieron a prueba su suposición sobre una regla dinámica de procesamiento de ganancias usado para tomar decisiones de forrajeo. Esta estrategia denominada Regla de peso temporal, asume que los animales deciden en que parcela alimentarse tomando en consideración la recencia de las visitas y el valor subjetivo de una parcela. El valor se estima a partir de la cantidad de alimento que un animal consume en cada visita, porque es un valor dinámico que se debe de recordar. La regla asume que los animales prefieren las parcelas visitadas recientemente, por lo que los animales deben recordar las características particulares de cada parcela para poder diferenciarlas.

Asociada a esta característica, el valor subjetivo almacenado decae al pasar el tiempo, por lo que una parcela con alto valor y una de bajo valor subjetivo podrían igualarse dependiendo del tiempo que ha transcurrido desde que se visitó la parcela de alto valor (Devenport & Devenport, 1993; Devenport & Devenport, 1994; Devenport et al., 200).

Otra estrategia para estudiar la memoria y otros procesos cognitivos en los animales consiste en emplear tareas que originalmente fueron aplicadas en humanos, cambiando los elementos necesarios en cada tarea para poder trabajar con una especie nueva (Andrews, 2015; Brodziak et al, 2014). La finalidad de este enfoque es replicar los fenómenos o resultados que se han reportado previamente en humanos, con la idea de probar también las diferentes variables relevantes a todas las especies o una especie en particular (Andrews, 2015; Shettleworth, 1993; Shettleworth, 2010; Steven, 2010). Esta es la perspectiva más común empleada para conocer las habilidades cognitivas en animales y muchos de los estudios de la literatura son réplicas de fenómenos que fueron reportados primero en humanos. En el caso de la memoria, el fenómeno más estudiado y replicado es la curva de olvido.

Este fenómeno fue estudiado por primera vez por Hermann Ebbinghaus (1913), y en estas investigaciones él fue investigador y el sujeto experimental al mismo tiempo. El procedimiento por Ebbinghaus empleó una lista de sílabas sin sentido que repasó por un número de ocasiones, al final del repaso esperó por un tiempo, y posteriormente, reportaba las sílabas en el orden en el que las había repasado. Como resultado de este procedimiento, Ebbinghaus fue incapaz de recordar algunas de las sílabas y a mayor tiempo entre el aprendizaje y la prueba, menor fue la cantidad de sílabas sin sentido que recordó, hecho por el cual este fenómeno es conocido como curva de memoria o curva de olvido (Anderson & Schooler, 1991; Ebbinghaus, 1913; Murre & Dross, 2015)

Las tareas en los animales conservan las características importantes del procedimiento de Ebbinghaus: Presentar alguna información, dejar que los individuos esperen por un tiempo y presentar una tarea terminal en la que los individuos empleen la información que les fue presentada al inicio. La variable dependiente más común de estos estudios es la precisión, definida como el porcentaje de aciertos que los individuos alcanzan. Este enfoque de adaptación de tareas es la perspectiva más empleada en la investigación de las capacidades de memoria. A continuación, se describen diferentes fenómenos y tipos de memoria que se han estudiado en animales a partir de estas perspectivas

2.1.1. Curva de olvido. Este efecto de curva de olvido ha sido replicado en diferentes especies de animales no humanos, empleando diferentes tareas terminales, como las tareas de igualación de posiciones espaciales en la cual participaron ratas (Roitblat & Hartley, 1988), o tareas de elección espacial demorado que se han aplicado en perros (Fox & Spencer, 1967), macacos (Rodriguez & Paule, 2009) y chimpancés (Finch, 1942). La curva de olvido también se ha empleado en estudios comparativos de múltiples especies. En este rubro destacan los estudios de Amici y cols. (2010) y el Many Primates Project (Altschul et al., 2019), donde se comparó el desempeño de diferentes especies de primates. En estos estudios se empleó la tarea de elección espacial demorada donde los sujetos debían recuperar una recompensa, que se escondió a la vista de los sujetos en una de tres posibles posiciones espaciales. Ambos estudios indicaron una relación proporcional negativa entre el tamaño de la demora y la precisión en la recuperación de la recompensa, lo que implica que, a mayores demoras, menores aciertos.

Otra tarea empleada para estudiar el efecto de la demora sobre la precisión, es la tarea de igualación a la muestra demorada, en esta se presenta un estímulo y después una demora, se presenta este estímulo acompañado de otro, los animales deben elegir el estímulo antes

presentado e ignorar el estímulo nuevo (Lind et al., 2015). A partir de un metaanálisis que incluyó 25 especies de animales no humanos (dentro de las que se incluyeron mamíferos, aves y abejas), los resultados apuntaron también a una relación proporcionalmente negativa entre la demora y la precisión de las especies estudiadas (Lind et al., 2015).

2.1.2. Memoria de reconocimiento. Es otra de las capacidades estudiadas en los animales, este tipo de memoria se define como la capacidad para recordar estímulos o eventos del pasado, y discriminarlos de otros estímulos o eventos que no ocurrieron (Rich, 2011; Stern & Hasselmo, 2009). Las tareas de reconocimiento pueden ser múltiples, pero principalmente se apoyan en tareas de presentación serial de estímulos asociadas a tareas de igualación a la muestra (Stern & Hasselmo, 2009) o tareas de igual/diferente (Basile & Hampton, 2010; Wright, 1999; Wright et al., 1985,). Además, muchos de los estudios sobre memoria de reconocimiento usan modelos animales para identificar las regiones cerebrales involucradas. Las investigaciones en roedores han aportado evidencia sobre las funciones del hipocampo en este tipo de memoria (Broadbent et al., 2010; Clark et al., 2000). En el caso de los primates, los estudios han identificado principalmente la participación de la corteza perirrinal (Alvarado et al., 2017; Parker et al., 1998).

Con la presentación serial de estímulos es posible estudiar los efectos de orden serial (Troyer, 2011), ya que los sujetos tienden a recordar mejor la información que se presentó al principio y al final de una serie, por lo que también se les ha denominado efectos de primacía y recencia respectivamente (Bennet & Murdock, 1962; Troyer, 2011). Estos efectos han sido replicados exitosamente en otras especies animales como ratas (Bolhuis & van Kampen, 1988), carboneros comunes (Crystal & Shettleworth, 1994), palomas, babuinos (Fagot & Cook, 2006),

macacos (Basile & Hampton, 2010; Castro, 1997; Matzke & Castro, 1998; Wright, 1994; Wright, 1998), monos capuchinos (Wright, 1999) y monos ardilla (Roberts & Kraemer, 1981).

Otro fenómeno asociado a la memoria de reconocimiento es el llamado efecto del tamaño de la lista, el cual consiste generalmente en la disminución de la precisión de los sujetos asociado a incrementos en el tamaño de la lista, entre más estímulos incluya una lista, menor será la precisión (Gronlund & Elam, 1994; Kinnell & Dennis, 2012; Strong, 1912). Sin embargo, las pruebas de este fenómeno no son concluyentes tanto en humanos como en otros animales. Estudios en roedores han indicado que incrementar el número de estímulos en la lista decrementa la precisión (Steele & Rawlins, 1989). Por otro lado, las pruebas en monos ardilla mostraron precisiones similares cuando se compararon tres tamaños de listas (1, 3 y 6 imágenes) pero se mostraron cambios en los efectos seriales, presentándose primacia y recencia en la lista de tres imágenes, siendo más importante la recencia cuando se ocuparon listas de seis imágenes (Roberts & Kraemer, 1981).

2.1.3. Memoria episódica. Uno de los temas más debatidos es la capacidad de los animales para recordar eventos autobiográficos, un tipo de memoria que en la investigación en humanos se ha denominado memoria episódica (Tulving, 1984; Tulving & Markowitsch, 1998). Este tipo de memoria está centrada en el contexto espacial y temporal, ya que puede responder a tres preguntas: ¿Qué ocurrió?, ¿Dónde ocurrió? y ¿Cuándo ocurrió? (Ergorul & Eichenbaum, 2004; Sugar & Moser, 2019). Este tipo de memoria también incluye capacidades de conciencia autooética, las cuales permiten a los humanos no sólo recordar la información del pasado, sino también volver a experimentar esas vivencias, pero reconociendo que es un recuerdo (componente fenomenológico; Markowitsch & Staniloiu, 2011; Tulving, 1985).

La investigación en animales no humanos, se ha centrado en mostrar evidencia de respuesta a las tres preguntas ¿Qué?, ¿Dónde? y ¿Cuándo?, dada la complejidad de evaluar procesos subjetivos en animales no humanos, por lo que se ha llamado a esta capacidad memoria tipo episódica para diferenciarla de la memoria episódica descrita en humanos (Crystal, 2010; Templer & Hampton, 2013). Diferentes estudios en aves (Raby & Clayton, 2012), roedores (Zhou & Crystal, 2011), primates (Schwartz & Evans, 2001) han demostrado que la memoria tipo episódica se encuentra bien distribuida en diferentes taxones animales. Aunque el componente fenomenológico puede ser complejo de ser identificado a la par de las demostraciones a las preguntas ¿Qué?, ¿Dónde? y ¿Cuándo?, diversos estudios han mostrado evidencias sobre capacidades fenomenológicas, las cuales no descartarían la posibilidad de que algunas especies animales posean una conciencia autoconsciente que se experimenta durante la memoria tipo episódica (Templer & Hampton, 2013). De forma paralela, algunos autores han propuesto reevaluar el componente fenomenológico de la memoria episódica (Boyle, 2020) y en algunos casos han propuesto una redefinición de este tipo de memoria (Madan, 2020).

El conjunto de todas estas investigaciones aquí presentadas demuestra que la memoria es un proceso que produce diversos fenómenos y que ha sido ampliamente estudiado en diversas especies animales, esto implica que existe una literatura rica que nos permite generar hipótesis sobre los mecanismos de la memoria, las particularidades de las especies, y las posibles rutas evolutivas en las que se pudieron desarrollar las particularidades en la memoria de diferentes especies (McLean et al., 2012; van Horik et al., 2012).

Capítulo 3. Los primates como modelo de estudio

En las ciencias del comportamiento durante muchos años se emplearon diferentes especies animales con la finalidad de poner a prueba hipótesis o generar evidencia sobre los elementos que son relevantes para el comportamiento de todas las especies, a estos se les denominaba modelos animales (Crnic et al., 1982; van der Staay, 2006). Aunque en los primeros años se asumió que los datos podrían generalizarse entre especies, los posteriores avances demostraron que la generalización de los resultados debe ser tomada con cautela (Crnic, et al., 1982). Para solucionar el problema de la generalización, especialmente para tratar de entender las características del humano, la solución óptima consiste en trabajar con especies más emparentadas, por lo que los primates son un modelo ideal para conocer las características relevantes sobre el ser humano (Phillips et al., 2014; Sussman & Hart, 2015).

Los primates han sido un grupo de interés tanto en investigación biomédica (Garbarini, 2010; Johnsen et al., 2012), neurocientífica (Roelfsema & Treue, 2014), así como cognitiva y conductual (Matsusawa, 2008; Tomásello, 2000), dado el grado de parentesco genético que comparten con los humanos, por lo que procesos fisiológicos, sociales, conductuales y cognitivos guardan gran similitud con los procesos de los humanos y aportan una ventaja para explorar la evolución y desarrollo de estos procesos. Sin embargo, estudiar las particularidades cognitivas y conductuales de los primates sin que el conocimiento generado tenga que ayudarnos a comprender la naturaleza humana también es objeto de interés e investigación científica, ya que podemos generar preguntas e hipótesis sobre las peculiaridades de cada especie de primates (Eaton et al., 2018).

3.1. Taxonomía de los primates

Los primates son un orden de mamíferos que se divide en dos grupos o subórdenes: Haplorrinos y estrepsirrininos (Cartmill, 2010; Groves, 2018). Los estrepsirrininos incluyen a los infraórdenes lemuriformes y lorisiformes; mientras que el orden de los haplorrinos incluye a los infraórdenes tarsiformes y los simiiformes. El infraorden de los simiiformes se dividen en dos parvordenes platirrini, catarrini y la superfamilia hominidae (Groves, 2018).

Los humanos pertenecen a la superfamilia hominidae junto con los chimpancés, bonobos, gorilas y orangutanes; mientras que el parvorden catarrini está conformado por los llamados monos del viejo mundo localizados en los continentes asiático y africano. En contraste, el parvorden platirrini está conformado por primates que habitan en el continente americano (Groves, 2018; Rylands & Mittermeier, 2009).

3.2. Primates mexicanos

México es el país más norteño en el continente americano que posee especies nativas de primates, estas especies son los monos araña (*Ateles geoffroyi*), dividido en dos subespecies (*Ateles geoffroyi vellerosus* y *Ateles geoffroyi yucatanensis*), los monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*) y los monos aulladores negros (*Alouatta pigra*; Ceballos, 2014; Vidal-García & Serio-Silva, 2011).

Los monos araña pertenecen a la familia *atelinae*, la cual está conformada por tres generos: *Ateles* (monos araña), *Brachyteles* (muriquis) y *Lagothrix*, (monos lanudos, Groves, 2018). Por su parte las dos especies de monos aulladores pertenecen a la subfamilia *Alouattinae* la cual sólo está conformada por el genus *alouatta*. La Figura 2 muestra imágenes de las especies y subespecies de primates que habitan en México.

Figura 2

Fotos de las especies de primates mexicanas



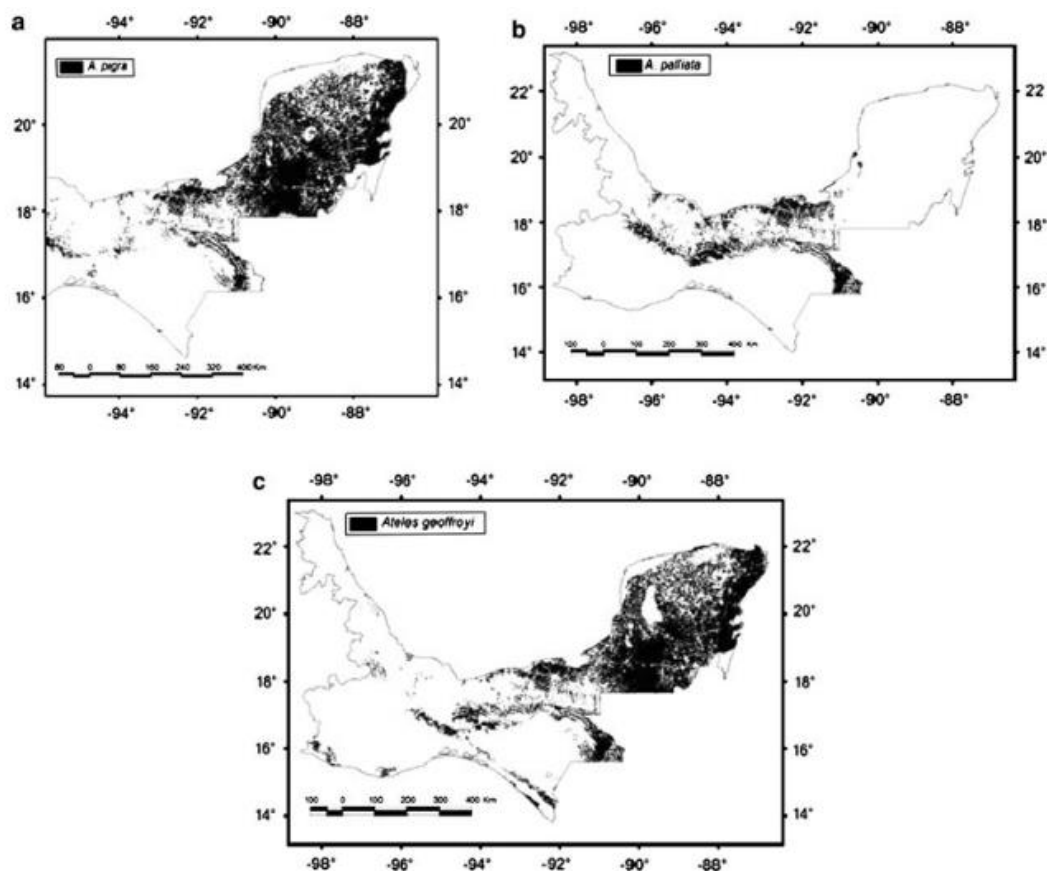
Nota. A) Monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*), B) Monos aulladores negros (*Alouatta pigra*), C) Monos araña de mano negra (*Ateles geoffroyi vellerosus*) y D) Monos araña de Yucatan (*Ateles geoffroyi yucatanensis*).

Las tres especies se localizan en el sureste de México en los estados de Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Yucatán, Campeche, Quintana Roo y Chiapas (Vidal-García & Serio-Silva, 2011). Cada especie tiene una distribución geográfica específica con zonas de simpatria en todos los estados, como lo muestra la Figura 3. Las tres especies viven en grupos multi-macho, multi-hembra con diferentes cantidades de individuos por grupo, los monos araña pueden conformar tropas que varían entre 15 a 100 individuos (Aureli & Schaffner, 2010); mientras los monos

aulladores de manto forman grupos de entre 5 a 30 individuos (Stoner, 1994); y los monos aulladores negros conforman grupos de entre 4 a 10 individuos (Dias et al., 2015). Los hábitos de alimentación también son diferenciales entre las especies, los monos araña muestran una dieta predominante frugívora (González-Zamora et al., 2009); mientras las dos especies de monos aulladores son predominantemente folívoros (Dias & Rangel-Negrin, 2015), aunque dependiendo de la disponibilidad de alimento su dieta se puede volver más frugívora (Reynoso-Cruz et al., 2016; Sánchez-Solano et al., 2020).

Figura 3

Distribuciones potenciales de las tres especies de primates mexicanas



Nota. Imagen tomada de Francisca-Vidal y Serio-Silva (2011).

El estudio de los primates en México tiene una tradición que data de la década de 1970, por lo que las tres especies han sido estudiadas ampliamente en diferentes aspectos (Estrada, 1984); siendo los monos araña los más explorados a nivel cognitivo, ya que los monos aulladores presentan diferentes problemas para ser mantenidos por largos periodos en cautiverio (Pastor-Nieto, 2015), además de presentar tasas bajas de actividad a lo largo del día (Cristóbal-Azkarate, & Arroyo-Rodríguez, 2007).

3.3. Evidencia de las capacidades cognitivas en primates mexicanos

Desde el punto de vista biológico y social, los primates mexicanos son tan interesantes e importantes para estudiar como lo son otras especies de primates, sin embargo, como ya se mencionó desde una perspectiva comparativa, el incrementar las especies de estudio permite plantear patrones evolutivos de los diferentes procesos de una manera más precisa (Cauchoix & Chaine, 2016; Thornton et al., 2012).

Los experimentos cognitivos en los animales son importantes debido a que la conservación de animales in situ propone el mantenimiento de patrones de comportamiento naturales en los animales (Paz y Mino, 2005). Esto se logra al conocer los comportamientos naturales de la especie, los problemas que enfrentan y las condiciones en las que se presentan estos comportamientos, por lo que las tareas experimentales y los enriquecimientos ambientales podrían cubrir estas condiciones y al mismo tiempo permitir la colecta de datos que permitan conocer las habilidades cognitivas que posee una especie (Gregor et al., 2014). La investigación cognitiva no se limita al estudio de estas habilidades a través de los experimentos, muchas de las evidencias se pueden recabar con estudios en campo donde se observa el comportamiento de los organismos (Janmatt, 2019; Ostner, 2018), lo que incrementa las situaciones en las cuales se puede realizar investigación sobre las habilidades cognitivas.

A continuación, se enlistan y describen una serie de estudios donde se ha dado cuenta de la participación de diferentes procesos cognitivos en primates mexicanos.

3.3.1. Percepción de colores. En el caso particular de la percepción visual, los primates mexicanos estos se pueden dividir en dos grupos: Tricromatas y polimórficas. Se les denomina tricromatas ya que su visión está basada en tres receptores a color, en estas encontramos a las dos especies de monos aulladores, las cuales poseen tres tipos de conos sensibles a diferentes longitudes de onda, similares a las longitudes de onda percibidas por los humanos (Melin et al., 2017). Por su parte, las dos subespecies de monos araña son polimórficas y su visión puede ser tricromática o dicromática (Jacobs & Deegan, 2001; Kawamura, 2016; Melin et al., 2012). El polimorfismo en los monos tiene una base genética, ya que los genes que codifican para los receptores a color se localizan en el cromosoma X, por lo que los machos presentan visión dicromata y las hembras presentan tricromata al poseer dos copias del gen X (Kawamura, 2016; Melin et al., 2012). En los monos araña machos se presentan variaciones en el gen que codifica para la percepción del color rojo (Bonci et al, 2013; Jacobs & Deegan, 2001), por lo que los machos pueden percibir el rojo de formas muy diferentes.

La percepción del color rojo es una característica adquirida recientemente en la historia evolutiva de los primates de nuevo mundo, y se ha propuesto a la dieta como uno de los factores más importantes para su desarrollo, ya que las hojas jóvenes son las que contienen una mayor cantidad de pigmentos rojos-verdes y estas conforman una parte importante en la dieta de las especies de primates de nuevo mundo (Dominy et al., 2001). En el caso de los monos araña el tener una visión tricromática dota a las hembras de una ventaja en la elección de frutos maduros, ya que les permite elegir los ítems más conspicuos, los que generalmente también gozan de los índices de azúcar más altos (Melin et al., 2013; Riba-Hernández et al.,2004). De manera

interesante los resultados indican que los monos aulladores prefirieron los frutos más crípticos a diferencia de los monos araña que prefieren los alimentos con altos contenido de azúcar, la elección de alimento no está directamente relacionada con el contenido de azúcar, por lo que es probable que los monos aulladores elijan su alimento basándose en otras características y en otros sentidos además de la visión (Sánchez-Solano et al., 2020)

3.3.2. Sentidos químicos. Afortunadamente los primates cuentan con el olfato y el gusto para identificar alimentos con altas cualidades nutricionales como lo son los frutos maduros. Al madurar los frutos generan compuestos volátiles que pueden funcionar como indicadores del estado de maduración (Hiramatsu et al., 2009; Nevo & Heymann, 2015; Nevo et al, 2015; Nevo et al., 2016; Rodríguez et al, 2013). Los frutos también presentan cambios en el contenido de azúcar durante el proceso de maduración por lo que los animales emplean esta información para elegir su alimento (Riba-Hernández et al., 2003).

La percepción de aromas ha sido estudiada en los monos araña usando un paradigma de elección forzada asociado a una tarea psicofísica de escalera (Eliasson et al., 2015; Laska et al., 2003; Nevo et al., 2015). A partir del uso de este paradigma se ha podido establecer los umbrales a diferentes compuestos químicos volátiles y se ha establecido que los monos araña son capaces de discriminar los estados de maduración aun cuando hay altos niveles de ruido (Nevo et al., 2015). Para poder realizar estas discriminaciones los monos araña poseen un bulbo olfatorio, que en el caso de los roedores representa el 2.0% del tamaño total de su cerebro, mientras que en los monos araña y los humanos representa el 0.09% y el 0.01% respectivamente (Sarrafchi et al., 2013). A nivel genético los monos araña poseen gran cantidad de genes que codifican para la producción de receptores olfativos, lo que modifica la fisiología y la precisión olfativa (Gilad et al., 2004).

En el caso de la percepción gustativa, esta se ha estudiado en monos araña empleando una tarea de preferencia, con el objetivo de determinar los umbrales absolutos de diferentes compuestos que producen sabores dulces (Larsson et al., 2014; Nicklasson et al., 2018; Pereira et al., 2020). Las pruebas de detección gustativa también se han empleado para estudiar la capacidad de los monos araña para detectar alcohol (Dausch-Ibañez et al., 2019), y otros compuestos que producen sabores amargos y/o sensaciones astringentes (Laska et al., 2000b), ya que estas sustancias también forman parte de los frutos y les permiten determinar el estado de maduración de los alimentos.

Las investigaciones en vida libre también han estudiado el uso de sentidos químicos, y han permitido determinar que los monos araña emplean su olfato, gusto y tacto para elegir que partes vegetales consumir (Pablo-Rodríguez et al., 2015). En el caso de los monos aulladores se desconocen sus capacidades gustativas, ya que es una especie que no ha mostrado interés en participar en las pruebas de preferencia gustativa (Hernández-Salazar et al., 2015).

3.3.3. Memoria y cognición espacial. La evidencia de las capacidades de memoria y las capacidades para desplazarse en el espacio han sido estudiadas tanto en estudios experimentales, como en estudios en vida libre. En relación a la memoria, los estudios en los monos araña han probado el efecto que tiene el paso del tiempo usando la tarea de elección espacial demorada. La tarea consiste en observar donde se colocó una recompensa, en una de tres posibles localizaciones y esperar 0, 30 o 18000 s hasta poder recuperar esta recompensa. Los resultados indicaron que entre mayor es la demora para recuperar la recompensa, fue más probable elegir una localización incorrecta (Amici et al., 2010).

Los estudios en vida libre se han centrado en estudiar las rutas de alimentación y analizar su desplazamiento en los árboles. Valero y Byrne (2007) estudiaron las rutas que empleaban un

grupo de monos araña al desplazarse a los sitios de alimentación, y para ello registraron mediante un GPS los árboles por donde se desplazaron. Al trazar la ruta que siguieron los primates, los resultados indicaron desplazamientos principalmente en trayectorias rectas, cabe destacar que una ruta con giros y vueltas es un indicador de movimiento aleatorio, de forma contraria, si los individuos siguen una trayectoria en línea recta a un punto, se consideró un indicador de planeación. Además de los desplazamientos en línea recta, las distancias a las que se desplazan se encuentran más allá de la distancia observable, por lo que es necesario planear y recordar a dónde se desea dirigir (Valero & Byrne, 2007).

En monos aulladores se han hecho estudios similares, aunque no se han realizado directamente en México, se han realizado con la misma especie que habita en México, los monos aulladores de manto (*Alouatta palliata*). Los estudios sobre uso del espacio han destacado que las distancias recorridas por los monos aulladores dependen del tamaño del grupo, indicando que, a mayor cantidad de individuos en un grupo, mayor es el desplazamiento de los individuos (Fortes et al., 2015). Sin embargo, los desplazamientos no son aleatorios, los patrones de desplazamiento indican desplazamientos eficientes disminuyendo el gasto energético e incrementando el consumo de alimento al desplazarse a árboles de alimentación de alta calidad, además de hacer desplazamiento a los sitios de alimentación en el momento en que se encuentran disponibles los ítems que conforman su dieta (Hopkins, 2016).

3.3.4. Destreza manual y uso de herramientas. Los monos que se desplazan por el dosel de la selva han desarrollado toda una anatomía que les permite vivir en las copas de los árboles y buscar los recursos a grandes altitudes (Fleagle, 2013; Hunt, 2016). Los primates mexicanos cuentan con características anatómicas que les permiten desplazarse ágilmente en el dosel, como una cola prensil que funciona a manera de un quinto miembro que se emplea para

locomoción, soporte, alimentación, por mencionar algunos de sus usos (Bezansos, 2016; Lemelin, 1995), y en el caso de los monos araña, estos han perdido su pulgar para permitir una braquiación más eficiente (Jones, 2008).

Los monos araña han sido estudiados con el objetivo de establecer si poseen una preferencia por usar alguna de sus manos y lateralidad de su cola. En el caso de la preferencia manual, esta se ha probado en tareas que implican recuperar una recompensa dentro de tubos de distintos tamaños. La tarea varió la dificultad entre fácil, intermedia y difícil, ya que las tareas con mayor dificultad obligarían a los monos araña a emplear su mano preferida y con la que son más diestros. Los resultados indican que los monos araña tienen una mano preferida (para algunos fue derecha y en otros la izquierda), y dicha preferencia se mantuvo en la mayoría de los individuos sin importar la dificultad de la tarea (Motes-Rodrigo et al., 2018).

Las evaluaciones de la cola prensil también emplearon tareas donde se debía alcanzar una recompensa que se encontraba en diferentes posiciones, al igual que las tareas con las manos, estas se clasificaron en tareas de dificultad fácil, intermedia y difícil. En todas las tareas los individuos sesgaron el movimiento de su cola hacia la derecha o la izquierda con el fin de alcanzar la recompensa, lo que se tomó como un indicador de lateralización del movimiento (Laska, 1998). Aunque muchos individuos tienen una preferencia por una mano, la dirección hacia donde mueven su cola no siempre es la misma, algunos individuos presentan preferencias y uso de la cola contralaterales, lo que implica una preferencia por alcanzar objetos moviendo su cola de lado derecho, mientras que prefieren alcanzar recompensas usando la mano izquierda (Laska, 1998).

La lateralidad de los monos aulladores de manto también se ha evaluado a partir de observaciones en entornos naturales, evaluando la posición de la cola durante el descanso y la

mano que emplearon para alcanzar los objetos que encuentran en su ambiente. Los monos aulladores no colocaron su cola preferencialmente durante el descanso de ningún lado, tampoco mostraron un uso preferencial de alguna mano cuando alcanzaban los objetos, lo cual es una clara diferencia con los monos araña (Laska & Tutsch, 2000).

Ya que la destreza motriz es un requisito indispensable para el uso de herramientas, los estudios previos demostraban que poseen las destrezas motrices necesarias para usar herramientas, sin embargo, esta habilidad no se ha estudiado sistemáticamente en monos araña, ni en monos aulladores. En el caso de los primates se ha asumido que el uso de herramientas depende del desarrollo de un pulgar (Feix et al., 2015; Hopkins et al., 2002). Sin embargo, las demostraciones en aves indican que es posible usar una herramienta aún si no se poseen brazos o manos (Bayern et al., 2018; Lambert et al., 2015). En la literatura sólo se encuentra disponible un reporte sobre el uso de herramientas en monos araña en el cual se registraron tres eventos donde diferentes individuos usaron ramas de árbol para rascar alguna parte del cuerpo (Lindshield & Rodrigues, 2009).

3.3.5. Habilidades cognitivas sociales. Las tres especies de primates mexicanos viven en grupos, por lo que deben interactuar entre sí y es necesario que cuenten con una serie de habilidades que les permitan lidiar con situaciones sociales. Una de estas habilidades es el seguimiento de la mirada de otros individuos, el cual es un comportamiento donde un individuo dirige su vista en dirección a un punto que es observado por otro individuo (Zuberbühler, 2008). Este comportamiento establece una conexión entre dos individuos, pero además establece la identidad entre ellos, es decir, los organismos deben de reconocer que los otros individuos pueden estar observando cosas que ellos no pueden ver, pero pueden obtener referencias de que se está observando orientándose en la dirección que marca la mirada del otro (Shepherd, 2010). En

el caso de los monos araña, estos son capaces de orientar su cuerpo y su mirada para localizar objetivos que le son indicados por un observador humano, pero que no son visibles para los individuos (Amici et al., 2009). Este comportamiento también indica el reconocimiento del terreno y de los cambios necesarios para percibir el objeto que ve el observador.

Dado que el seguimiento de la mirada es una habilidad para las habilidades cognitivas sociales (Shepherd, 2010), se han investigado otros fenómenos, dentro de ellos la transmisión cultural, la cual implicaría uno de los aspectos de mayor complejidad dentro de un grupo social. La cultura en otras especies animales radica en la capacidad de herencia no genética ni epigenética de los organismos (Laland & Hoppitt, 2003), por lo que el aprendizaje social es la piedra angular de la cultura de los animales (Gariépy et al., 2014).

Dentro de los primates mexicanos, los monos araña (Santorelli et al., 2011) y los monos aulladores negros (Briseño-Jaramillo et al., 2015) han demostrado comportamientos que podrían ser descritos como comportamientos culturales. En el caso de los monos araña se han identificado 22 comportamientos presentes en múltiples grupos, pero cada grupo presenta variaciones específicas de estos comportamientos (Santorelli et al., 2011). Con los monos aulladores negros se ha estudiado un comportamiento durante la vocalización que consiste en colocar la mano en la cara, este comportamiento solo se presenta en algunos grupos y cada grupo coloca la mano en una posición particular lo que genera cambios en el sonido de la vocalización, el uso de la mano en la boca durante la vocalización parece transmitirse a los grupos cercanos, ya que entre mayor es la distancia entre los grupos, mayores son las variaciones de este comportamiento (Briseño-Jaramillo et al., 2015).

Los ejemplos sobre las capacidades cognitivas entre los diferentes primates han llevado a la comparación con otras especies, particularmente los monos araña se han comparado con los

chimpancés. Aunque no son especies cercanas desde el punto de vista filogenético, estas especies han desarrollado estrategias similares para lidiar con los problemas de su entorno, las cuales presentan grandes similitudes (Chapman et al., 1995). Al igual que el ambiente, las características sociales son similares entre estas especies, por lo que se esperaría que los procesos empleados para enfrentarse a dichos problemas se hayan moldeado de forma similar por un proceso evolutivo convergente (Byrne & Bates, 2010; Fernald, 2017; Roth, 2015).

Planteamiento del problema

Los estudios reseñados previamente sobre las habilidades cognitivas en primates mexicanos, muestran hallazgos importantes, pero también limitaciones que se listan a continuación:

- 1) Los estudios sobre las capacidades cognitivas realizados en primates mexicanos son limitados comparados con otras especies de primates, y los monos araña son la única especie susceptible de ser estudiada a través de experimentos conductuales.
- 2) No todos los procesos se han estudiado de forma extensiva, salvo los estudios de las capacidades perceptuales y en menor medida los estudios sobre la memoria.

Estas limitaciones abren una ventana de oportunidad para desarrollar una línea de investigación, en la que se pueda estudiar de forma extensiva un proceso y conocer con mayor detalle los mecanismos involucrados, para ello se eligió estudiar la memoria en el mono araña (*Ateles geoffroyi vellerosus*). Esta especie de primates mexicana es idónea para trabajar en tareas experimentales, dado su nivel de actividad significativamente mayor a los monos aulladores, su interés en interactuar con diferentes objetos, y también por su resistencia para vivir en cautiverio.

Objetivo general del proyecto

El presente proyecto planteó como objetivo investigar la participación de la memoria en las decisiones de forrajeo, la memoria de corta duración y la memoria de reconocimiento en los monos araña de mano negra (*Ateles geoffroyi vellerosus*) exponiéndolos a diferentes tareas experimentales manipulando: el tiempo o demora y la cantidad de ítems a recordar.

El proyecto cubrió los siguientes objetivos específicos:

- Adaptar las tareas experimentales diseñadas para otras especies de primates para cubrir las características de los monos araña.

- Determinar las posibles estrategias de memoria, y/o procesos adicionales a la memoria, que los monos araña pudieran emplear para resolver cada tarea.

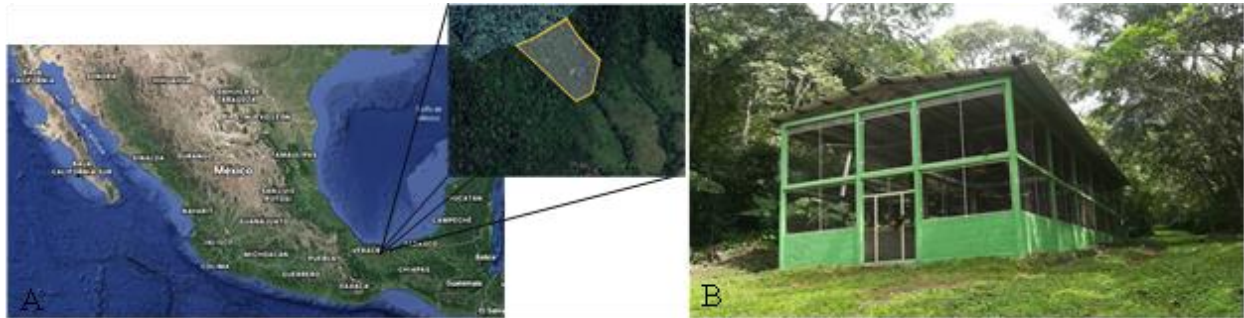
Sujetos de estudios

Se trabajó con 16 individuos adultos (*Ateles geoffroyi vellerosus*), ocho hembras y ocho machos. Todos los individuos vivían en cautiverio en una reserva bajo el cuidado del Instituto de Neuroetología de la Universidad Veracruzana, localizada en el municipio de Catemaco en el estado de Veracruz. La Figura 4 muestra la localización de la reserva y las instalaciones. Los monos tuvieron un rango de edad de 6 a 20 años ($\mu = 11.43, \pm 3.63$ años) al inicio de los estudios.

Todos los procedimientos se apegaron a los lineamientos de la guía para el cuidado y uso de mamíferos en estudios neurocientíficos y conductuales (National Research Council, 2003), así como los lineamientos éticos de la facultad de psicología (<http://www.psicologia.unam.mx/comite-de-etica-de-investigacion-de-la-facultad-de-psicologia/>) y fueron avalados por el gobierno mexicano (SEMARNAT 09/GS-2132/05/10).

Los monos fueron alojados en pares o individualmente e interactuaban con otros individuos que vivían en encierros adyacentes. Todos los encierros tuvieron una medida de 8 x 4 x 5 m (L, A, A). Las paredes de los encierros fueron de malla ciclónica que les permitió a los individuos mirar el exterior y mover sus brazos, piernas y colas fuera de los encierros. Los individuos fueron entrenados para mantenerse frente a los investigadores e interactuar con diferentes objetos como papel absorbente y contenedores de plástico (Laska et al., 2003), bebederos de plástico (Larsson et al., 2014) y tubos plásticos (Motes et al., 2018). Durante los experimentos, los sujetos en pares fueron separados para trabajar de forma individual empleando una barrera de malla ciclónica y al final de sus sesiones experimentales fueron reunidos.

Figura 4

Localización de la reserva

Nota. A) Localización geográfica, B) Encierros que habitaban los monos.

Todos los monos fueron alimentados con una dieta a base de frutas y vegetales cultivados y ocasionalmente hojas y frutos silvestres que les permitieron mantener un estado nutricional sano. Durante los experimentos los monos no fueron privados de alimento, pero se ajustó el horario de trabajo para realizar todas las manipulaciones y el trabajo experimental antes de su hora de alimentación para así mantenerles motivados para trabajar por recompensas alimenticias.

Durante los Experimentos 1, 2 y 3 participaron los 16 monos araña, que fueron asignados en cuatro grupos experimentales de cuatro individuos cada uno ($n = 4$) y fueron llamados G1, G2, G3 y G4. Los grupos estuvieron conformados por diferentes individuos en cada uno de los tres primeros experimentos. Para los Experimentos 4 y 5, únicamente se interesaron en trabajar en las tareas 10 monos araña adultos (5 hembras y 5 machos). Finalmente, en el Experimento 6, siete monos araña adultos (4 hembras y 3 machos), fueron capaces de adquirir las conductas empleadas durante la tarea.

Análisis estadísticos

Para los Experimentos 1, 2 y 3 se calcularon el promedio y el error estándar de las latencias. Adicionalmente, los datos de estos experimentos fueron analizados mediante un

Modelo Linear Mixto Generalizado (MLMG) para estudiar la relación entre la recencia y la calidad en los tres experimentos. Los efectos fijos del modelo fueron la recencia y la calidad, mientras que los efectos aleatorios fueron los monos que participaron en los experimentos.

Para el Experimento 4 la variable dependiente fue la precisión, la cual se calculó a partir del porcentaje de aciertos en la tarea. Se corrió un Modelo Linear Mixto (MLM) y se estimaron los valores de r^2 , así como sus intervalos de confianza al 95% (CI) como muestra del tamaño del efecto. Las variables independientes fueron la demora y la cantidad de cajas en el aparato, mientras la variable aleatoria fue la identidad de monos que participaron en el experimento. Se realizó un análisis de las dispersiones, para lo cual se calculó el porcentaje de ocasiones que cada caja fue abierta por error en cada una de las demoras y se transformaron en densidades.

Para el Experimento 4, se analizaron los errores en busca de patrones y tendencias, principalmente en la distribución espacial y su relación con la demora. Para este análisis se calculó la distancia del error con respecto a la caja que contenía la recompensa (caja correcta). Este análisis consistió en medir en los ensayos con error, la separación entre la caja correcta, y la caja que abrió el mono. Por ejemplo, en un aparato con seis cajas, si la recompensa se colocó en la caja 1 y el mono abrió la caja 2, el error fue a una distancia, en cambio si el mono hubiera abierto la caja 6, el error sería a cinco distancias. Siguiendo la misma lógica, si en otro ensayo hipotético se hubiera empleado un aparato de cuatro cajas, la recompensa se hubiera colocado en la caja 3 y el mono abriera la caja 4 o 2, el error sería a una distancia en ambos casos. Como parte de este análisis, también se calculó la distancia máxima que se podía alcanzar en cada aparato y se obtuvo el porcentaje de ocasiones que el mono uso una distancia, en relación a cuántas veces estuvo disponible la misma distancia.

Se realizó un análisis adicional de los errores específicamente en el aparato con 6 cajas, para ello, se calculó el porcentaje de errores en cada contenedor con respecto a la caja donde se colocó la recompensa, y a partir de estos, se calculó la densidad de la distribución de porcentajes y se graficó.

Para el Experimento 5, se compararon las precisiones obtenidas por los monos con los resultados obtenidos en el Experimento 4 mediante una prueba T para muestras relacionadas, y se calculó el tamaño del efecto mediante una D de Cohen.

Finalmente, en el Experimento 6, las precisiones obtenidas por los monos araña fueron comparadas mediante un ANOVA anidado de medidas repetidas, donde las variables fueron IR, tamaño de la lista, la interacción del IR y el tamaño de la lista, las categorías de las imágenes anidadas en el tamaño de la lista, y la posición en la lista anidada en el tamaño de la lista. Los tamaños del efecto fueron calculados a partir de la omega cuadrada (ω^2). Se realizaron comparaciones múltiples usando la prueba de diferencias significativa honesta de Tukey. Adicionalmente en el Experimento 6, se graficaron los resultados individuales de las precisiones en cada uno de las condiciones de la tarea.

Todos los análisis estadísticos, así como las representaciones gráficas, fueron realizados en el software estadístico R (V. 4.0.2; R Core Team, 2020).

Capítulo 4. Memoria y cantidad de recompensa en la modulación de las decisiones de forrajeo de los monos araña

La investigación sobre forrajeo ha enfatizado el papel que juegan variables ecológicas y fisiológicas en la selección de los elementos que son parte de la dieta o la selección de las parcelas de forrajeo en primates y en otras especies animales (Chapman et al., 2012). Ejemplos de estos estudios son aquellos que involucran la disponibilidad de alimento (Chaves & Bicca-Marques, 2016), el efecto de los compuestos secundarios en el alimento (Glander, 1982), las propiedades químicas y físicas del alimento (Berthaume, 2016), entre otros.

Para explicar las elecciones de los animales se ha propuesto un modelo matemático llamado Regla de Peso Temporal (RPT), el cual asume que las decisiones de forrajeo dependen de la recencia con que se visitó una parcela y su valor subjetivo (Devenport & Devenport, 1993; Devenport & Devenport, 1994; Devenport et al., 2005). La recencia como se comentó, es un efecto de la memoria relacionado con el orden en que se presenta la información, e implica que la información más reciente es más fácil de reconocer o recordar (Bolhuis & Van Kampen, 1988). El valor subjetivo de la parcela es estimado a partir de la comida ingerida o la recompensa recibida (calidad), este valor decae con el tiempo y puede ser estimado usando la siguiente ecuación (Devenport, et al., 1997; Devenport et al., 2005):

$$V_w = \{\Sigma [Qi(1/Ti)]\}/[\Sigma(1/Ti)]$$

V_w representa el valor subjetivo de la parcela, Qi es la calidad de la parcela y Ti representa el tiempo desde que se visitó una parcela. Imaginando un caso hipotético de cuatro ensayos en los que un animal visita una parcela con un Intervalo entre Visitas (ITI) de 30 s, después de estas visitas debe esperar 30 s (Intervalo entre Fases [IPI]) para visitar otra parcela por cuatro ensayos más a la misma tasa de visitas. Al final de las visitas al animal le toma 30 s más decidir en qué

parcela forrajeará de nuevo. Para este ejemplo, asumiremos que el animal consume una pieza de alimento de la misma calidad en cada visita que haga en las dos parcelas.

En esta situación debemos de calcular el valor subjetivo de cada parcela (V_w), por lo que debemos iniciar calculando el efecto del tiempo (T_i) sobre las piezas de alimento que nuestro hipotético animal recibió en cada visita. Lo primero que debemos tomar en consideración es cuándo se realizó la primera visita a la primera parcela, así que debemos sumar los tres ITIs de la primera parcela (90 s), a esto le sumamos el IPI (30 s), los tres ITIs de las visitas en la segunda parcela (90 s), y el tiempo que le lleva decidir en qué parcela comer de nuevo (30 s). Todo esto nos da un total de 240 s. En las visitas subsecuentes el tiempo se acorta ya que se encuentran más cercanas al momento de decisión, como lo muestra la Tabla 1. Q_i ($1/T_i$) es calculado dividiendo la cantidad de piezas de alimento en cada visita, entre el tiempo en el que recibieron ese alimento, y posteriormente, es multiplicado por la cantidad de piezas de alimento que se recibieron en cada visita ($1/240 = 0.0041$), finalmente, los valores de cada visita se suman (Parcela A = 0.0211, Parcela B = 0.0694).

Tabla 1

Valores de las parcelas y la RPT

Parcela A					
Ensayos	E1	E2	E3	E4	$\Sigma[Q_i(1/T_i)]$
Q_i	1	1	1	1	
T_i	240	210	180	150	
$Q_i(1/T_i)$	0.00416667	0.0047619	0.00555556	0.00666667	0.0211508
Parcela B					
Ensayos	T5	T6	T7	T8	$\Sigma[Q_i(1/T_i)]$
Q_i	1	1	1	1	
T_i	120	90	60	30	
$Q_i(1/T_i)$	0.00833333	0.01111111	0.01666667	0.03333333	0.06944444

Nota. El Q_i de cada ensayo es 1, lo que significa que el animal recibió una pieza de comida con las mismas características en cada visita. El T_i (en segundos) se reduce en cada ensayo ya que se acerca al tiempo de decisión. $\Sigma[Q_i(1/T_i)]$ representa la suma de los valores, los cuales decaen en el tiempo.

La segunda parte de la ecuación $[\Sigma(1/Ti)]$ es calculada usando la suma del tiempo desde que consumió la primera pieza de alimento. Para la parcela A la suma es 240 s, mientras que para la parcela B es 120 como lo muestra la Tabla 2. Dividimos las dos partes de la ecuación y obtenemos el valor subjetivo de la parcela (V_w).

Tabla 2

Valor subjetivo de las parcelas al momento de la decisión

	Parcela A	Parcela B
$\Sigma [Qi(1/Ti)]$	0.0211508	0.06944444
$\Sigma(1/Ti)$	240	120
V_w	0.000081	0.000578

Finalmente, en el momento de la decisión se comparan los valores relativos de las parcelas usando la siguiente ecuación (Devenport et al., 2005):

$$V_{wB} = V_{wB} / (V_{wA} + V_{wB})$$

$$V_{wB} = 0.000578 / (0.000081 + 0.000578)$$

$$V_{wB} = 0.87$$

El resultado es valor relativo de la parcela B ($V_{wB} = 0.87$). Ya que el valor relativo total de las dos parcelas es 1, podemos calcular el valor relativo de la parcela A sustrayendo el valor relativo de la parcela B ($V_{wA} = 1 - V_{wB}$). Si los valores caen fuera de la zona de indiferencia (mayor a 0.40, pero menor a 0.60), el animal elegirá la parcela con el mayor valor relativo (Devenport et al., 1997). Si la decisión se realiza después de una pausa larga, por ejemplo 24 h, se tiene que agregar ese tiempo a Ti , por lo que T1: $Ti = 210 + 86400$, T2: $Ti = 180 + 86400$... T7: $Ti = 30 + 86400$, T8: $Ti = 86400$. Bajo estas circunstancias, los valores relativos al momento de la decisión $[V_{wB} = V_{wB} / (V_{wA} + V_{wB})]$ serán $V_{wB} = 0.5$ y $V_{wA} = 0.5$, lo que implica que ambas parcelas

caen en la zona de indiferencia, y siguiendo la regla de Devenport y cols (1997) los animales pueden elegir cualquier parcela, ya que el valor subjetivo de ambas es el mismo.

La RPT no explica cómo lo animales mantienen la información de las parcelas (calidad, valor subjetivo, localización espacial), sin embargo, la evidencia apunta a que emplean la memoria. Uno de los supuestos de la regla de peso temporal es que el valor subjetivo de una parcela decae en el tiempo (Devenport & Devenport, 1993; Devenport & Devenport, 1994), de manera similar a como decae la memoria (Kraemer & Golding, 1997; Murre & Dros, 2015). El uso de la memoria se justifica también por el tipo de información que los animales deben recordar (¿Cómo llegar a cada parcela?, ¿Cuánto alimento consumieron en cada parcela? y ¿Cuándo se visitó cada parcela?).

Experimentos previos han mostrado que la RPT es capaz de predecir las decisiones de forrajeo en animales con hábitos carnívoros (Devenport & Devenport, 1994), granívoros (Devenport & Devenport, 1993) y herbívoros que pastan (Devenport et al., 2005), sin embargo, esta regla no ha sido probada en animales con hábitos frugívoros, por lo que los monos araña son una especie adecuada para probar la generalidad de esta regla, ya que poseen hábitos alimenticios principalmente frugívoros (González-Zamora et al., 2009; Rimbach et al, 2014). El objetivo de este trabajo fue desarrollar una serie experimental en la cual probar si la RPT puede predecir la elección de parcelas de monos araña (*Ateles geoffroyi vellerosus*) y probar el efecto que tienen en las elecciones la variación de la cantidad de recompensa y la demora para recuperar la recompensa.

Experimento 1

Ya que los estudios previos muestran que la RPT es capaz de predecir las elecciones de diferentes animales con diferentes hábitos alimenticios, este experimento tuvo como objetivo

probar si podemos extender este modelo y explicar las decisiones de forrajeo en monos araña, para lo cual se hizo una réplica de una tarea experimental empleada en caballos para evaluar el RPT (Devenport et al., 2005).

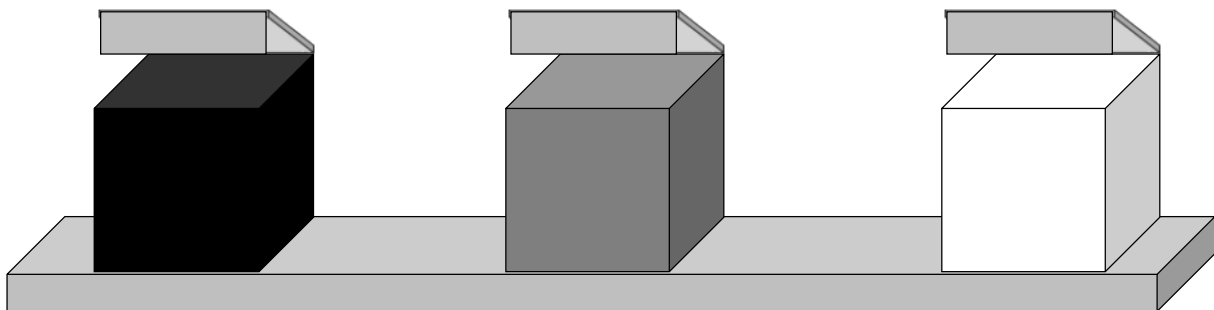
Método

Materiales

Se empleó un aparato constituido por una base de 50 x 6 x 1 cm (L, A, A) donde se colocaron 3 cajas plásticas. Las cajas tenían una tapa metálica y un color específico cada una (blanco, gris y negro) como lo muestra la Figura 5. Las cajas fueron distribuidas aleatoriamente en tres posiciones espaciales (izquierda, centro y derecha) y esta distribución se les presentó a los individuos durante todo el experimento. Las cajas de este experimento, así como los contenedores o comederos usados en otros experimentos de RPT emulan parcelas de forrajeo, por lo que los autores se refieren a estos como parcelas (Devenport & Devenport, 1993; Devenport & Devenport, 1994; Devenport et al., 2005). Como recompensa se empleó cereal Cheerios®.

Figura 5

Diseño del aparato usado por los monos durante el Experimento 1



Nota. Cada caja tuvo un color distintivo. Las medidas de las cajas fueron 6 x 6 x 6 cm (L, A, A), con un espacio interno de 5.5 x 5.5 x 1 cm y un espacio entre contenedores de 10 cm.

Procedimiento

La tarea consistió en colocar piezas de cereal en una de las cajas fuera de la vista de los monos, posteriormente se les mostró el aparato y se les dio la oportunidad de abrir todos los contenedores para recuperar la recompensa. La tarea se dividió en dos fases de ocho ensayos cada una (F1 y F2) y una prueba de ensayo único al final de la F2. Se empleó un diseño factorial 2 x 2 con las variables: A) cantidad de recompensa (1 pieza de cereal vs 4 piezas de cereal) y B) la demora a la prueba de ensayo único (0 h y 24 h). En cada uno de los grupos experimentales se asignó uno de los grupos de monos. La Tabla 3 muestra los grupos y las fases experimentales a las que fueron sometidos.

Tabla 3

Diseño del Experimento 1

Grupo	Condición	F1	F2	Demora
G1	A = B	A+ B- C-	A- B+ C-	0 h
G2	A = B	A+ B- C-	A- B+ C-	24 h
G3	A > B	A++++ B- C-	A- B+ C-	0 h
G4	A > B	A++++ B- C-	A- B+ C-	24 h

Nota. Los signos representan la presencia (+) o ausencia (-) de recompensa y el número de signos representa la cantidad de piezas de cereal que recibieron por ensayo.

En cada fase la caja en donde se colocó la recompensa fue elegida aleatoriamente y fue llamada A y B respectivamente. Durante F1 la recompensa se colocó en la caja A y durante F2 en la B. Los grupos G1 y G2 recibieron una pieza de cereal en cada ensayo durante F1 y F2, mientras que los grupos G3 y G4 recibieron cuatro piezas en cada ensayo de F1 y una pieza en cada ensayo de F2. Los grupos G1 y G3 hicieron la prueba de ensayo único 30 s después del último ensayo de la F2 (demora 0 h), mientras que los grupos G2 y G4 hicieron la prueba de

ensayo único un día después del último ensayo de F2 (demora 24 h). Durante la tarea se usó un ITI de 30 s, un IPI de 60 s, y el intervalo entre sujetos fue de 180 s.

Durante el experimento se emplearon los siguientes controles experimentales. 1) la recompensa se colocó en las cajas, fuera de la vista de los monos, por lo que los monos no conocían en que contenedor se había colocado y los motivó a abrir todas las cajas para descubrir su contenido. 2) Para evitar que los monos araña emplearan el aroma como una clave, el aparato fue presentado a 20 cm del encierro de los monos, sostenido por el investigador. Esto evitó que los monos olfatearan las cajas y motivó a los monos a usar las manos para abrir las cajas. 3) El sonido que se generó al rellenar las cajas con la recompensa no funcionó como una señal, ya que los monos nunca tuvieron la información necesaria para relacionar un sonido específico, con un contenedor específico.

Los ensayos iniciaron cuando el investigador les mostraba el aparato a los monos y terminaron cuando el mono abría la caja que contenía la recompensa. Este procedimiento se repitió hasta que se cubrieron todos los ensayos. Durante la prueba de ensayo único el investigador realizó todo el procedimiento para colocar la recompensa, sin embargo, no se colocó ninguna pieza de cereal en el aparato. Se registró la latencia para recuperar la recompensa y qué caja fue la primera en ser abierta en cada ensayo. Durante la prueba de ensayo único, sólo se registró que caja se abrió primero siguiendo el procedimiento usado previamente (Devenport & Devenport, 1993; Devenport & Devenport, 1994; Devenport et al., 200)

Durante el experimento una caja permaneció vacía en todas las fases, y fue llamada caja C. Esta caja fue un control experimental que evaluó la respuesta de los participantes. Si un mono abriera la caja C durante la prueba de ensayo único, indicaría que los monos están resolviendo la

tarea con una estrategia no relacionada con la recencia, ni con el valor subjetivo de la parcela, como lo puede ser la elección aleatoria de una parcela.

La RPT predijo la siguiente distribución de elecciones en la prueba de ensayo único: Un mayor número de monos en los grupos G1 y G3 elegirán la caja B (recencia); los individuos del grupo G2 deberán ser indiferentes a las cajas A y B (mismo valor); mientras que un mayor número de monos del grupo G4 elegirán la caja A (valor subjetivo). La RPT también predijo que ningún mono abriría la caja C (Tabla 4).

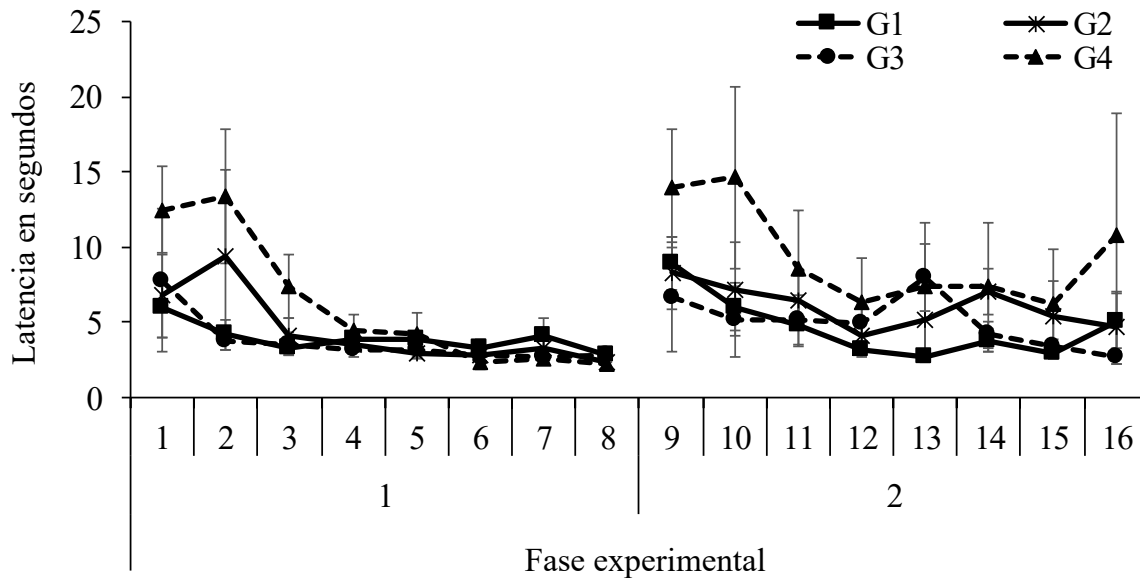
Resultados y discusión del Experimento 1

Las latencias se acortaron conforme avanzaron los ensayos, e incrementaron cuando se dio un cambio de fase ya que algunos monos buscaron la recompensa en la caja A (Figura 6). La reducción en las latencias se ha considerado un índice de aprendizaje ya que los animales abren la caja con la recompensa más rápido (Devenport & Devenport, 1993; Devenport & Devenport, 1994; Devenport et al., 2005). La prueba Wilcoxon indicó diferencias significativas entre F1 y F2 solo en G4 ($Z = 0, p = .007, r = .94$), mientras que G1 ($Z = 9, p = .25, r = .40$), G2 ($Z = 4, p = .058, r = .66$), y G3 ($Z = 4, p = .05, r = .67$) no mostraron diferencias significativas.

Los monos araña tuvieron errores al abrir primero otras cajas que no contenían la recompensa. La Tabla 4 muestran en las columnas E_{P1} y E_{P2} en cuantos ensayos se abrió primero una caja sin recompensa. Aunque los monos hayan abierto las cajas sin recompensa primero, tuvieron la oportunidad de seguir abriendo las demás cajas hasta que la localizaron. En este sentido, la experiencia que tuvieron localizando la recompensa fue la misma en las dos fases ya que en ambas abrieron todos los contenedores, incluso aunque hubieran localizado la recompensa en el primer intento. Por lo tanto, todos, adquirieron la información sobre la calidad de las parcelas en cada fase.

Figura 6

Media de las latencias y EEM de los cuatro grupos



Nota. Les tomó más tiempo a los monos araña recuperar la recompensa durante la F2 ya que algunos individuos abrieron la caja A.

En relación a la prueba de ensayo único, se puede observar en la Tabla 4 que la RPT predijo las elecciones de tres de cuatro grupos. En el caso de G3, la RPT predijo que los individuos deberían elegir la caja B (recencia), sin embargo, el 75% de los monos eligió la caja A, la de mejor calidad. Ninguno de los individuos eligió la caja C durante la prueba de ensayo único, lo que indica que los monos recuerdan las cajas y su calidad, y eligieron solo las cajas que tuvieron en algún momento recompensa, evitando la caja C. Este resultado también indicó que los monos no eligieron las cajas de forma aleatoria. Los resultados en la Tabla 4 mostraron que los monos prefirieron las parcelas de mayor calidad sobre las parcelas visitadas recientemente. Estos resultados contrastan significativamente con lo predicho por la RPT, ya que esta asume que la recencia es más importante seguida del valor subjetivo (Devenport & Devenport, 1993; Devenport & Devenport, 1994; Devenport et al., 1997; Devenport et al., 2005).

Tabla 4

Predicciones de la RPT y la decisión de los monos araña durante el Experimento 1

Grupo	Mono	Sexo	EP ₁	EP ₂	V _{wA}	V _{wB}	Predicción	Decisión
G1	PAULINA	H	2	6	0.0956	0.9044	B	B
	MAG	H	3	5	0.0956	0.9044	B	B
	NETO	M	4	4	0.0956	0.9044	B	A
	NERY	M	3	5	0.0956	0.9044	B	B
G2	CAMILA	H	3	6	0.4985	0.5015	I	B
	GRUÑON	M	5	6	0.4985	0.5015	I	A
	LLUVIA	H	3	5	0.4985	0.5015	I	B
	BRUTUS	M	3	4	0.4985	0.5015	I	A
G3	PATAS	M	2	4	0.2972	0.7028	B	A
	KIKA	H	4	5	0.2972	0.7028	B	B
	FRIDA	H	4	5	0.2972	0.7028	B	A
	CEJITAS	M	3	6	0.2972	0.7028	B	A
G4	MARY	H	4	5	0.799	0.201	A	A
	SORUYO	M	4	6	0.799	0.201	A	B
	YAYO	M	2	4	0.799	0.201	A	A
	CHABELA	H	4	4	0.799	0.201	A	A

Nota. En la comuna de sexo la “H” indica hembra mientras que la “M” macho. Las columnas EP₁ y EP₂ muestran el número de ensayos en los que los monos abrieron primero cajas que no tenía recompensa. V_{wA} y V_{wB} muestran el valor subjetivo relativo de las parcelas al momento de la elección. Las letras en las columnas *Predicción* y *Decisión* señalan la caja (A o B), mientras que la “I” indica que los monos deberían elegir indiferentemente entre las cajas A y B.

Experimento 2

Los resultados del Experimento 1 mostraron que los monos araña prefieren las cajas (parcelas) con mayores calidades sobre las cajas visitadas recientemente. Sin embargo, durante el Experimento 1, dos grupos recibieron cuatro veces más recompensa, total y por ensayo, en F1 que en F2. Estudios previos han mostrado que la cantidad total de recompensa (Williams & Royalty, 1989) y la estructura de los ensayos (Alvarado et al., 2006) juegan un papel importante en la toma de decisiones. Por lo tanto, es importante probar si los monos araña eligen una parcela basándose en la recompensa total o en la recompensa por ensayo.

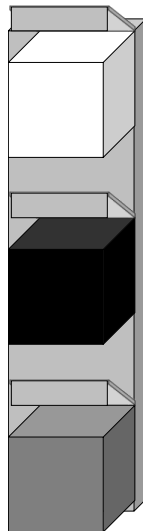
Método

Materiales

Se empleó un aparato constituido de una base de 50 x 6 x 1 cm (L, A, A) donde se colocaron 3 cajas plásticas orientadas verticalmente para diferenciar el aparato del usado en el Experimento 1 y para prevenir que los monos usaran la configuración previa para resolver esta tarea. Las cajas fueron distribuidas aleatoriamente y tuvieron las mismas medidas y colores del Experimento 1. La configuración vertical fue la misma para todos los monos y se mantuvo durante todo el experimento como muestra la Figura 7. Como en el experimento previo, se emplearon Cheerios® como recompensa.

Figura 7

Diseño del aparato empleado en el Experimento 2



Nota. Cada caja tuvo un color y posición que se mantuvieron durante todo el experimento.

Procedimiento

Se empleó la misma tarea de buscar una recompensa dividida en dos fases y una prueba de ensayo único al final de la F2. Se usó un diseño factorial de 2 x 2 con las variables: A) cantidad de ensayos en F1 (16 o 32 ensayos) y B) demora para realizar la prueba de ensayo único

(0 h y 24 h) como lo muestra la Tabla 5. Todos los monos recibieron una pieza de cereal por ensayo y la cantidad total de recompensa dependió del número de ensayos en cada fase. En este experimento, la mitad de los individuos recibieron 16 ensayos durante F1, mientras la otra mitad recibió 32. Todos los individuos completaron ocho ensayos durante F2. Al igual que en el Experimento 1, se registró la latencia para encontrar la recompensa y qué caja se abrió primero en cada ensayo. Se emplearon los mismos controles experimentales que en Experimento 1. El experimento 2 comenzó 60 días después del Experimento 1.

La RPT predijo la siguiente distribución de elecciones durante la prueba de ensayo único: Un número mayor de monos de G1 y G3 elegirían la caja B (recencia) y un mayor número de monos de G2 y G4 elegirían la caja A (valor subjetivo) como lo muestra la Tabla 6. Si los individuos eligen una parcela basándose en la cantidad total de recompensa, se predijo que todos los monos elegirían la caja A, sin embargo, si los monos eligen una parcela basándose en la tasa local de recompensas, se predijo que todos los monos elegirían indiferentemente entre las cajas A y B. Las tres predicciones también indicaron que ninguno de los individuos elegiría la caja C.

Resultados y discusión del Experimento 2

La media de las latencias decreció conforme avanzaron los ensayos y se incrementó durante el cambio de fase como lo indica la Figura 8. La prueba Wilcoxon mostró diferencias estadísticamente significativas para G1 ($Z = 0, p = .007, r = .94$) y G4 ($Z = 0, p = .007, r = .94$), pero no para G2 ($Z = 5, p = .078, r = .62$), ni G3 ($Z = 7, p = .148, r = .51$).

Al igual que en el Experimento 1, los monos araña cometieron algunos errores durante F1 y F2, abriendo primero las cajas que no tenían la recompensa como lo muestra la Tabla 6 (E_{P1} y E_{P2}), pero después de algunos ensayos todos los monos abrieron primero la caja con la

recompensa. Durante F1 y F2 los monos abrieron todos los contenedores durante cada ensayo, lo que les dio la información de las recompensas de todos los contenedores.

Tabla 5

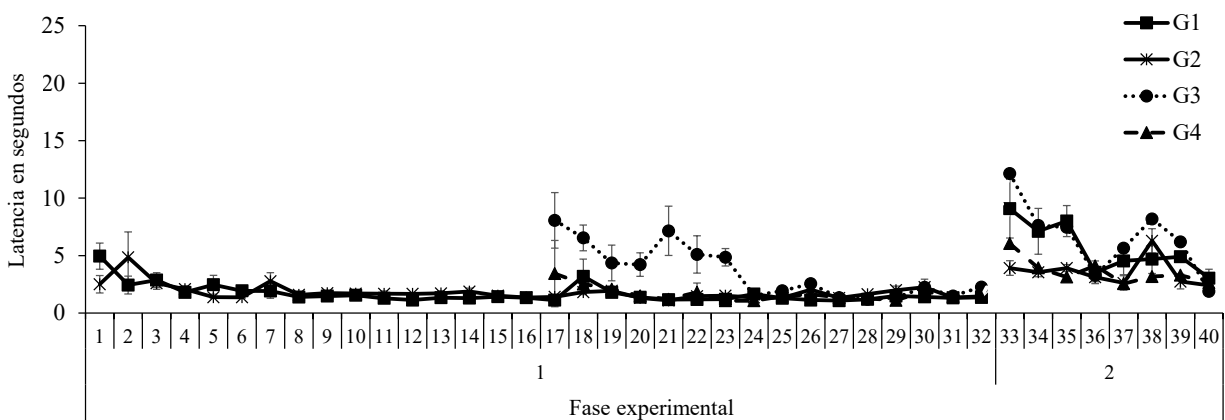
Diseño del Experimento 2

Grupo	Ensayos F1	Ensayos F2	Demora
G1	32	8	0 h
G2	32	8	24 h
G3	16	8	0 h
G4	16	8	24 h

Nota. Todos los monos recibieron una pieza de cereal por ensayos. La cantidad total de recompensa dependió de la cantidad de ensayos que tuvieron en cada fase.

Figura 8

Media de las latencias y el EEM de cada grupo



Nota. Les tomó más tiempo a los monos araña encontrar la recompensa durante F2. Ya que G3 y G4 tuvieron solo 16 ensayos durante F1, estos se muestran desde el ensayo 17.

En relación a la prueba de ensayo único los resultados de la Tabla 6 indicaron una preferencia en todos los grupos (14 de 16 monos) por la parcela con mayor calidad, la caja A. En

el caso de G1 y G3, la RPT predijo una preferencia por la parcela visitada recientemente (B), pero casi todos los monos eligieron la parcela con mayor calidad (A). Al igual que en el Experimento 1 ningún mono eligió la caja C, lo que indica que los monos usaron la información de las calidades para elegir entre los contenedores. La preferencia por opciones que entreguen mayores recompensas se ha reportado previamente en otras especies de primates como chimpancés, monos capuchinos y humanos (Proctor et al., 2014), lo que puede implicar un patrón de preferencia general de los primates.

Tabla 6

Predicción de la RPT y la decisión de los monos araña durante el Experimento 2

Grupo	Mono	Sexo	E_{P1}	E_{P2}	V_{wA}	V_{wB}	Predicción	Decisión
G1	MARY	H	3	5	0.0956	0.9044	B	A
	MAG	H	3	4	0.0956	0.9044	B	A
	PATAS	M	2	3	0.0956	0.9044	B	A
	CEJITAS	M	2	3	0.0956	0.9044	B	A
G2	YAYO	M	2	4	0.7971	0.2029	A	A
	NERY	M	1	4	0.7971	0.2029	A	B
	KIKA	H	3	2	0.7971	0.2029	A	A
	PAULINA	H	4	4	0.7971	0.2029	A	A
G3	GRUÑON	M	4	3	0.1041	0.8959	B	A
	SORUYO	M	3	5	0.1041	0.8959	B	A
	CHABELA	H	3	5	0.1041	0.8959	B	A
	CAMILA	H	2	2	0.1041	0.8959	B	B
G4	NETO	M	3	3	0.6643	0.3357	A	A
	FRIDA	H	3	4	0.6643	0.3357	A	A
	BRUTUS	M	4	3	0.6643	0.3357	A	A
	LLUVIA	H	3	3	0.6643	0.3357	A	A

Nota. En la comuna de sexo la “H” indica hembra mientras que la “M” macho. E_{P1} y E_{P2} muestran en cuantos ensayos los monos abrieron primero otros contenedores y no el que tenía la recompensa. V_{wA} y V_{wB} muestran el valor subjetivo relativo de las parcelas al momento de la elección.

Experimento 3

La teoría del forrajeo óptimo (TFO) propone que los animales optimizaran sus esfuerzos de forrajeo para maximizar el número de recursos adquiridos reduciendo el gasto energético al

mínimo (Blanchard & Hayden, 2015; Reynolds, 2012). Los experimentos 1 y 2 mostraron que los monos araña prefieren los parches de alta calidad, sobre los parches visitados recientemente. Basándonos en esta observación, es importante probar qué ocurriría cuando dos parcelas tienen la misma calidad, pero en una de ellas los monos tienen que realizar más ensayos para obtener la misma cantidad de recompensa. El objetivo de este experimento fue probar si los monos araña eran sensibles al esfuerzo que debían realizar por cada recompensa.

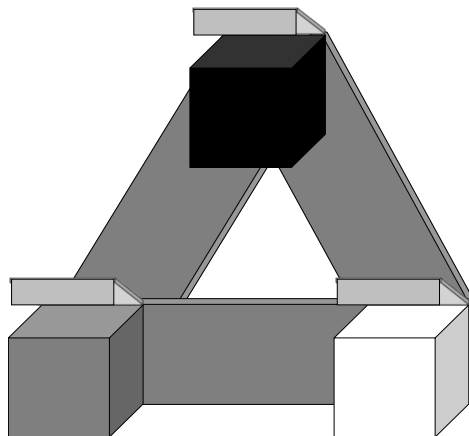
Método

Material

Se empleó un aparato de tres cajas con forma triangular. Se usó esta configuración para controlar que los animales usaran las configuraciones de los experimentos anteriores para resolver la tarea. Las cajas tuvieron los mismos colores del Experimento 1 y fueron distribuidas aleatoriamente en las diferentes posiciones espaciales como lo muestra la Figura 9, además, se mantuvieron en la misma posición durante todo el experimento y tuvieron las mismas medidas que en los experimentos anteriores. En este aparato las cajas estuvieron separadas a 15 cm. Se usaron Cheerios® como recompensa.

Figura 9

Diseño del aparato empleado en el Experimento 3



Procedimiento

Se empleó la misma tarea de los Experimentos 1 y 2 y un diseño factorial 2 x 2 con las variables: A) cantidad de la recompensa por ensayo (una o dos piezas de cereal) y B) la demora para la prueba de ensayo único (0 h y 24 h). G1 y G2 recibieron una pieza de cereal por ensayo durante F1 y dos piezas durante F2. G3 y G4 recibieron dos piezas de cereal por ensayo durante F1 y una pieza de cereal durante F2. G1 y G3 hicieron la prueba de ensayo único con 0 h de demora, mientras G2 y G4 la hicieron con 24 h de demora. Los cuatro grupos recibieron como recompensa 16 piezas de cereal por fase (Tabla 7). Para este experimento, se usaron los mismos controles experimentales empleados en los experimentos anteriores. Este experimento inició 45 días después del Experimento 2.

Tabla 7

Diseño del Experimento 3

Grupo	Ensayos F1	Ensayos F2	Demora
G1	16 (1)	8 (2)	0 h
G2	16 (1)	8 (2)	24 h
G3	8 (2)	16 (1)	0 h
G4	8 (2)	16 (1)	24 h

Nota. El número entre paréntesis representa las piezas de cereal que recibieron los monos por ensayo. Todos los individuos recibieron el mismo número de piezas de cereal en cada fase.

La RPT predijo las siguientes elecciones durante la prueba de ensayo único: Un mayor número de los individuos en G1 y G3 deberán de elegir la caja B (recencia), mientras que los individuos en G2 y G4 deberán elegir indiferentemente entre los contenedores (mismo valor subjetivo) como lo muestra la Tabla 8. Si los monos araña eligen una parcela basados en la calidad, los individuos deberían elegir indiferentemente entre las cajas A y B, ya que ambas

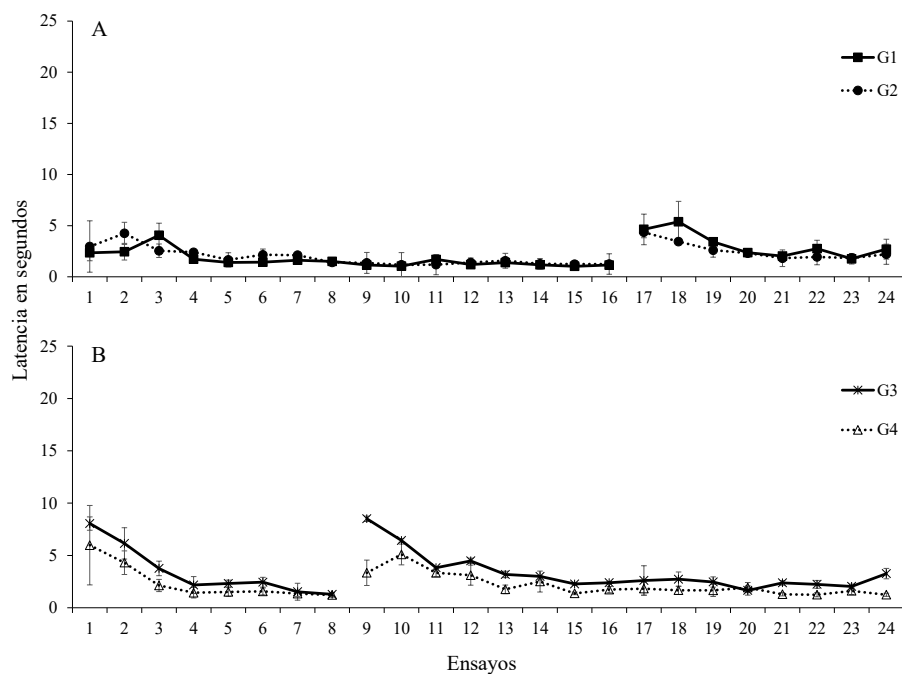
tuvieron la misma calidad. Por otro lado, si los individuos eligen una parcela optimizando su elección, los individuos en G1 y G2 deberían elegir la caja B, mientras que los individuos en G3 y G4 deberían elegir la caja A, las cajas que otorgaron mayor recompensa por ensayo. Como en los experimentos previos, las predicciones propusieron que ninguno de los individuos elegiría la caja C.

Resultados y discusión del Experimento 3

La media de las latencias mostró una reducción al avanzar los ensayos (Figura 10). La prueba Wilcoxon para muestras relacionadas mostró diferencias significativas únicamente para G2 ($Z = 36, p = .007, r = .94$), pero no para los otros grupos (G1 [$Z = 4, p = .05469, r = .67$]; G3 [$Z = 26, p = .3125, r = .35$] and G4 [$Z = 8, p = .195, r = .45$]).

Figura 10

Medias de las latencias y el EEM de cada grupo



Nota. A los monos araña les tomo más tiempo localizar la recompensa en F2. A) Medias de las latencias de G1 y G2, los ensayos de la F2 inician en el ensayo 17; B) Medias de las latencias de G3 y G4, los ensayos de F2 inician en el ensayo 9.

En relación a los errores al abrir los contenedores sin la recompensa (E_{P1} and E_{P2}), los individuos realizaron menos errores comparados con los experimentos previos (Tabla 8). En la Tabla 8, se muestra que durante la prueba de ensayo único en tres grupos (G1, G3 & G4), la mitad de los individuos eligió la caja A, mientras que la otra mitad eligió la caja B. En el caso del grupo G2 un mayor número de los monos eligió el contenedor b (recencia). Los resultados muestran de nuevo que los monos araña toman en consideración la cantidad total de recompensa cuando eligen entre parcelas. Los resultados también indicaron que los monos araña pueden recordar la calidad de una parcela incluso si esta solo fue determinada en ocho ensayos.

Los resultados de este experimento y el Experimento 2 indicaron que los monos araña no son sensibles a la cantidad de esfuerzo, y eligieron una parcela basándose en la calidad (cantidad total de recompensa). Al igual que en los experimentos anteriores, ninguno de los monos eligió la caja C durante la prueba de ensayo único. La RPT fue capaz de predecir únicamente las elecciones de dos grupos, por lo que este modelo no es un buen predictor de las decisiones de forrajeo de los monos araña.

Ya que los primeros dos experimentos mostraron que los monos araña prefieren las parcelas con mayores calidades, utilizamos un Modelo Linear Mixto Generalizado (MLMG) para analizar la relación entre la recencia y la calidad en los tres experimentos. Los resultados de este análisis mostraron efectos significativos pero pequeños de la calidad ($Z = -1.895$, $p = .058$, $r^2 = .102$), y resultados no significativos de la demora ($Z = .441$, $p = .659$, $r^2 = .015$). Los efectos aleatorios mostraron que los efectos fijos fueron modulados por los monos ($DE = 1.63$), lo que significa que algunos monos mostraron una preferencia por las parcelas visitadas recientemente.

Tabla 8

Predicciones de la RPT y decisiones de los monos araña durante el Experimento 3

Grupo	Mono	Sexo	EP1	EP2	V _{wA}	V _{wB}	Predicción	Decisión
G1	CHABELA	H	3	3	0.0549	0.9451	B	B
	LLUVIA	H	1	4	0.0549	0.9451	B	A
	GRUÑÓN	M	2	2	0.0549	0.9451	B	A
	SORUYO	M	2	3	0.0549	0.9451	B	B
G2	NETO	M	3	4	0.4974	0.5026	I	A
	MARY	H	2	2	0.4974	0.5026	I	A
	YAYO	M	2	3	0.4974	0.5026	I	A
	FRIDA	H	2	2	0.4974	0.5026	I	B
G3	PAULINA	H	4	4	0.2696	0.7304	B	B
	CAMILA	H	3	5	0.2696	0.7304	B	B
	NERY	M	3	3	0.2696	0.7304	B	A
	BRUTUS	M	1	3	0.2696	0.7304	B	A
G4	PATAS	M	2	2	0.4984	0.5016	I	B
	MAG	H	3	3	0.4984	0.5016	I	A
	KIKA	H	2	3	0.4984	0.5016	I	B
	CEJITAS	M	3	3	0.4984	0.5016	I	A

Nota. En la comuna de sexo la “H” indica hembra mientras que la “M” macho. EP₁ y EP₂ muestran en cuantos ensayos los monos abrieron primero otros contenedores y no el que tenía la recompensa. V_{wA} y V_{wB} muestran el valor subjetivo relativo de las parcelas al momento de la elección. La letra “I” en la columna de predicción significa indiferencia por las cajas A y B.

Discusión general de los experimentos de RPT

Los resultados de los tres experimentos indicaron que los monos araña eligen en que parcelas alimentarse usando la calidad de la parcela y la recencia de las visitas a las parcelas. Sin embargo, la calidad es más importante que la recencia, lo que contrasta con las predicciones de la RPT (Devenport & Devenport, 1993; Devenport et al., 1997; Devenport et al., 2005). Los resultados del MLMG también indicaron esta preferencia por la calidad, aunque también indicaron que algunos individuos eligieron las parcelas visitadas recientemente. Por ejemplo, Camila eligió sistemáticamente, en los tres experimentos, la parcela visitada recientemente. Por su cuenta, otros cuatro individuos (Nery, Paulina, Kika y Soruyo) eligieron en dos de tres

experimentos la parcela visitada recientemente y su elección fue congruente con lo predicho por la RPT.

En condiciones naturales (Felton et al., 2009) y en experimentos (Laska et al., 2000a), los monos araña han mostrado una preferencia por ítems alimenticios con mayores contenidos nutricionales (azúcares, proteínas y grasas), lo cual concuerda con la preferencia por parcelas de alta calidad mostrada en los tres experimentos. En los Experimentos 2 y 3, los resultados indicaron que los monos araña maximizan las ganancias sin tomar en cuenta la cantidad de recompensa que ganaban en cada ensayo. Estos resultados indican que los monos no optimizan sus decisiones como la propone la TFO (Blanchard & Hayden, 2015; Reynolds, 2012), sugiriendo que en los monos araña hay otras variables que juegan un papel importante durante las decisiones de forrajeo.

En relación a la memoria, los experimentos demostraron que los monos araña poseen una memoria flexible capaz de almacenar información de las características de las cajas, por ejemplo, color, posición espacial y la calidad. Los resultados también indicaron que los monos araña recordaban la cantidad total de recompensa obtenida en cada caja, lo que implica que integraron la información de todos los ensayos, y la usaron para elegir una caja en la prueba de ensayo único. Los resultados indicaron que los monos araña podían mantener la información de las cajas por periodos de hasta 24 h. Estos resultados son congruentes con estudios sobre las capacidades espaciales de los monos araña realizados en grupos en vida libre (Di Fiore & Suarez, 2007; Valero & Byrne, 2007) y con estudios sobre el uso de árboles hospederos y letrina (Gonzalez-Zamora et al., 2012), ya que estas actividades no serían posibles si los monos araña no fueran capaces de recordar la localización de los árboles hospederos, o si no contaran con estrategias para el reconocimiento de claves espaciales, las cuales también necesitan de una memoria.

Otra alternativa para explicar las decisiones de forrajeo de los monos araña es la teoría de la Distribución Libre Ideal (DLI), la cual explica las decisiones de forrajeo de recursos dispersos en el espacio. Para esta teoría el objetivo de los animales es maximizar el consumo energético y reducir la competencia (Matsumura et al., 2010; Tyler & Hargrove, 1997). Basados en nuestros resultados, las elecciones de forrajeo podrían ser descritas por esta teoría ya que: 1) Los resultados de los experimentos mostraron que monos araña tienden a maximizar su ganancia; 2) los estudios de las dinámicas sociales en los monos araña muestran estrategias de fisión-fusión, las cuales se usan para localizar alimento esparcido por su territorio (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernandez, 2017) y reducen la competencia entre individuos (Asensio et al., 2008). Experimentos futuros permitirán determinar que tan bien la DLI puede predecir las decisiones de forrajeo de monos araña.

Aunque a lo largo de la tarea se planearon controles experimentales para minimizar el efecto de diferentes variables, es probable que algunas características de los experimentos pudieran tener algún efecto sobre los resultados y limitar los hallazgos. A continuación, se describen algunas de las características y variables que pudieran limitar las conclusiones de este estudio.

Número de individuos. En la serie experimental participaron una total de 16 individuos, lo cual comparado con estudios en otras especies de primates (Basile et al., 2009; Heyselaar et al., 2011; Schwartz et al., 2005) indican que la N de nuestros experimentos fue grande, además de estar equilibrada al tener el mismo número de hembras y machos. Sin embargo, como parte de las decisiones se eligió dividir a los 16 monos en grupos de cuatro individuos, lo que generó grupos experimentales pequeños e incrementó el efecto de cada individuo en el grupo, ya que cada mono represento un 25% de los datos del grupo. Independientemente de esta limitación los

resultados de los tres experimentos mostraron preferencias claras por la caja que otorgó la mayor calidad, o indiferencia cuando ambas cajas entregaron la misma cantidad de recompensa.

Efecto de acarreo. Ya que se realizó una serie experimental donde los mismos individuos participaron en los tres experimentos, es probable que la experiencia acumulada afectara las tareas experimentales, y el último experimento pudiera acarrear efectos de los dos previos. Sin embargo, para evitar este efecto, los experimentos se espaciaron por 60 y 45 días con el objetivo de evitar que el recuerdo reciente de la tarea pudiera afectar el desempeño de los monos araña. Otro control que se empleó para reducir el efecto de acarreo fue cambiar la apariencia de los aparatos en cada experimento, de esta forma si los individuos aprendieron una regla espacial con uno de los aparatos, no pudieron ocupar esta regla en el siguiente experimento. Otro factor que se controló en la tarea fueron los colores empleados en la tarea. El orden se preseleccionó para que evitar usar las mismas combinaciones en diferentes experimentos. Por ejemplo, si en el Experimento 1 las cajas con la recompensa fueron blanca y negra, en el Experimento 2 estas fueron gris y blanca; y en el Experimento 3 fueron negra y gris. Estos cambios, sumados al espaciamiento entre experimentos, permitieron minimizar los efectos de acarreo e incrementar la confiabilidad en los resultados.

Número de ensayos. Para los tres experimentos usamos al menos una fase donde los monos araña debían aprender la localización de la recompensa en ocho ensayos. Este número se eligió de estudios previos en ardillas (Devenport & Devenport, 1994), perros (Devenport & Devenport, 1993), ratas (Devenport et al., 1997), caballos (Devenport et al., 2005) e infantes humanos (Alvarado et al., 2012) los cuales usaron un número igual o similar de ensayos, lo que sugiere que es un número suficiente para que los animales aprendan la localización de la recompensa. Adicionalmente, en todos los ensayos los monos araña abrieron todas las cajas, lo

que les permitió conocer el contenido de estas y calcular su valor. Otro punto que confirma este supuesto se reflejó en la prueba de ensayo único, en la cual ningún individuo, en ninguno de los experimentos abrió la caja C, lo que indica que en ocho ensayos los monos araña aprendieron la localización de la recompensa. Este dato se complementa con los resultados del Experimento 1, donde un grupo prefirió la caja A incluso 24 h después de haber tenido experiencia con esa caja. En el Experimento 3 los individuos dividieron sus elecciones entre las dos cajas ya que ambas dieron la misma cantidad de recompensa, uno de ellas en solo ocho ensayos.

Otro indicador que nos permite confiar en los resultados son las distribuciones de las latencias. Estas distribuciones mostraron en los tres experimentos una disminución al avanzar los ensayos (Devenport & Devenport, 1993; Devenport & Devenport, 1994; Devenport et al., 2005). Las latencias también mostraron un incremento al cambiar la fase y la caja donde se localizaba la recompensa, por lo que los monos se vieron obligados a buscar y aprender la nueva localización, no sin cometer errores y abrir la caja anterior primero, hasta que cambiaron y comenzaron a abrir la caja B primero, y las latencias disminuyeron al avanzar los ensayos.

En conclusión, la RPT no es capaz de predecir con precisión las decisiones de forrajeo de una especie frugívora como los monos araña, los cuales eligen una parcela por su calidad. Este hecho contrasta con los supuestos de la RPT, los cuales asumen que los animales eligen una parcela principalmente por la recencia con la que se visitaron las parcelas y posteriormente por el valor subjetivo de estas. Además, la memoria de los monos araña almacena información sobre las características de la parcela, como el color y/o la localización y la calidad, y estiman la calidad por la cantidad total de recompensa que consumen en cada parcela. Finalmente, la información de las parcelas es almacenada por al menos por 24 h, lo que implica un sistema de memoria a largo plazo.

Capítulo 5. Curva de memoria en monos araña (*Ateles geoffroyi vellerosus*): Efectos de la demora y la cantidad de información

La primera serie experimental mostró que los monos araña pueden usar la información que adquirieron en el pasado para tomar decisiones en el futuro, el siguiente paso fue evaluar la memoria de corta duración replicando sistemáticamente un estudio de memoria realizado previamente en monos araña. La investigación previa en otras especies animales ha mostrado que dos factores en particular pueden limitar la memoria de los animales: 1) la demora desde que se adquirió alguna información y el momento en que se usa, entre más grande es la demora, mayor es el olvido (Barrouille et al., 2012; Chelonis et al., 2014); y 2) el número de elementos o la cantidad de información que se debe de recordar, a mayor número de estímulos, peor es el desempeño en una tarea de memoria (Awh et al., 2007; Cowan, 2010; Pratt et al., 2011).

Como se mencionó, la curva de olvido es uno de los primeros fenómenos reportados en los estudios de memoria (Bergman & Roediger, 1999; Ebbinghaus, 1913; Murre & Dros, 2015). El cual ha sido exitosamente replicado en diferentes especies de animales no humanos, los cuales han mostrado un patrón similar al de los humanos (Altschul et al., 2019; Amici et al., 2010; Kamil et al., 1994; Macphail, 1982).

En primates este fenómeno se ha probado en múltiples estudios, pero en particular dos estudios independientes han comparado este efecto en múltiples especies de primates. En estos como se mencionó, se usó una tarea espacial donde una recompensa era colocada a la vista de los individuos en una de tres posibles posiciones y después de una demora, los individuos tenían la oportunidad de ir a una de esas posiciones para recuperar la recompensa (Altschul et al., 2019; Amici et al., 2010). En el primer proyecto dirigido por Amici y cols. (2010), siete especies de primates fueron probadas (monos araña, macacos de cola larga, bonobos, monos capuchinos,

chimpancés, gorilas y orangutanes) y se usaron demoras 0, 30, and 1,800 s. Los resultados de esta prueba indicaron que, a los 0 s, cinco de las siete especies recuperaron la recompensa, en promedio en el 93 % de los ensayos, excepto por los bonobos y los gorilas, los cuales alcanzaron una precisión del 100%. En la condición con una demora de 1,800 s, todas las especies alcanzaron los niveles más bajos de precisión (Amici et al., 2010)

El segundo proyecto fue realizado por el ManyPrimates project (Altschul et al. 2019), el cual midió la memoria a corto plazo usando demoras de 0, 15 y 30 s; y en el cual participaron 12 especies de primates (Lemur de cola anillada [*Lemur catta*], Lémur de collar negro y blanco [*Varecia vareigata*], mono capuchinos de cabeza dura [*Sapajus apella*], mono araña de cara negra [*Ateles chamek*], mono ardilla [*Saimiri spp.*], macaco Rhesus [*Macaca mulatta*], macaco de cola larga [*Macaca fascicularis*], macaco de Berberi [*Macaca sylvanus*], chimpancé [*Pan troglodytes*], bonobo [*Pan paniscus*], gorila, and orangután). Los resultados también mostraron la relación inversamente proporcional entre la demora y la precisión, un resultado similar al reportado por Amici y cols. (2010).

Aunque en los dos estudios donde se comparó el efecto de la curva de olvido empleando la misma tarea, la comparación del desempeño en las especies en común en las situaciones experimentales que fueron iguales (demora 0 y 30 s), mostró diferencias en la precisión alcanzada en cada estudio, y en un caso la diferencia fue del 41%. La Tabla 9 muestra un comparativo de las precisiones reportadas en cada estudio.

En relación a la cantidad de estímulos, muchos de los primeros estudios se interesaron en analizar la capacidad máxima de estímulos que se puede almacenar en la memoria a corto plazo (Miller, 1956), proyectos posteriores han analizado cambios dinámicos en la memoria en relación a la cantidad de información que se debe de recordar (Pratte, 2020; Stokić et al., 2015).

Todos los estudios concluyen que incrementar la cantidad de estímulos a recordar, también tiene una relación proporcionalmente negativa con la precisión, a mayor cantidad de estímulos, menor es la precisión (Pratte, 2020; Vellage et al., 2019). En primates se ha evaluado este efecto en tareas de detección del cambio, en estas se les presenta un grupo de estímulos, estos desaparecen y después de una demora se presenta otro grupo de estímulos, los individuos deben presionar un botón si al menos uno de los estímulos cambio (Brady et al, 2011). Una prueba en macacos Rhesus (*Macaca mulata*) mostró que la detección de cambio cayo al incrementar el número de ítems (Heyselaar et al., 2011).

Tabla 9

Comparación de la precisión en las especies en común (en porcentaje)

Especies	Demora	Amici, et al. (2010)	Altschul et al. (2019)
Bonobos	0s	100	87
	30s	100	59
Chimpancés	0s	97	93
	30s	94	79
Orangutanes	0s	93	100
	30s	66	95
Gorilas	0s	100	79
	30s	83	60
Macacos de cola larga	0s	97	72
	30s	52	45
Monos capuchinos	0s	83	80
	30s	47	45

Nota. Los valores fueron calculados usando Webplotdigitizer (Rohatgi, 2020). El color gris muestra las condiciones donde las diferencias entre estudios fueron superiores al 10 %.

Adicionalmente a las diferencias detectadas en ambos estudios, los procedimientos empleados fueron diseñados bajo la lógica de tareas fáciles y cortas que puedan ser aplicadas en diferentes especies con los menores cambios posibles (Altschul et al., 2019; MacLean et al., 2012). Desafortunadamente, esta estrategia tiene sus limitaciones. La primera es la cantidad de ensayos y su impacto negativo en los estimadores calculados, ya que muchos de estos datos son

usados para comparar grupos o especies (Nakagawa & Cuthill, 2007), y el cambio en un dato puede causar un cambio importante en los parámetros calculados (e.g. porcentaje). Un problema adicional asociado al número de ensayos por individuo, es la reducción en el poder estadístico y el tamaño del efecto, ya que estos dos parámetros dependen del tamaño de la muestra de datos y de la cantidad de individuos en la tarea (Garamszegi, 2016), hecho que también encontramos en algunas investigaciones sobre memoria en primates, donde algunos estudios sólo, presentan datos de uno o dos individuos (Farrar et al., 2020).

A partir de estos problemas, se realizó una réplica sistemática para probar si existen cambios dinámicos en la memoria a corto plazo, al incrementar la demora para recuperar una recompensa y al incrementar también los sitios donde la recompensa puede ocultarse, trabajando con monos araña (*Ateles geoffroyi vellerosus*). Esta especie ya participó en los estudios de memoria, específicamente en el proyecto de Amici y cols. (2010), sin embargo, en este experimento todas las especies realizaron nueve ensayos, los cuales correspondieron a un ensayo por contenedor en las tres demoras que emplearon. Un problema adicional de este estudio fueron las demoras, ya que los investigadores emplearon una demora de 1800 s, la cual es usada generalmente en estudios de memoria a largo plazo, por lo que la tarea experimental combina pruebas de dos tipos de memoria, por lo que no es posible determinar si la reducción en la precisión se debió a una función de olvido, o si esta fue causada por un problema de consolidación de la información.

El objetivo principal de este estudio fue determinar cómo funciona la memoria a corto plazo en los monos araña modificando la tarea de los contenedores. En una serie de dos experimentos, donde se probó el efecto de la demora y la cantidad de lugares sobre la

recuperación de una recompensa, y se analizó las estrategias empleadas por los monos araña para resolver la tarea.

Experimento 4: ¿Los monos araña olvidan únicamente al pasar el tiempo?

Este experimento investigó si la precisión con que se recupera una recompensa cae exclusivamente cuando se aumenta la demora, si esta depende de la cantidad de lugares donde la recompensa se puede esconder, o si hay una interacción de ambas variables. Para ello, se usó un procedimiento que evitó los problemas de número de ensayos y la mezcla de dos tipos de memoria (corta y larga duración). Basado en los estudios previos del ManyPrimates, se predijo que los monos araña serían capaces de recordar en qué lugar se ha ocultado una recompensa cuando la prueba no incluya una demora, pero su precisión caerá al agregar e incrementar una demora, e incrementará aún más cuando el número de lugares donde se puede ocultar la recompensa incrementen.

Método

Aparato

Se empleó un base de madera de 75 x 6 x 1.5 cm (l, a, a) en la que se colocaron cajas de plástico de 6 x 6 x 6 cm (l, a, a), iguales a las empleadas en la primera serie experimental sobre la RPT. Todas las cajas tuvieron una tapa metálica que impidió ver el interior. Esta base podía tener de dos a seis cajas dependiendo de la condición experimental. Las cajas fueron numeradas (1-6) de izquierda a derecha, desde la perspectiva de los monos, como lo muestra la Figura 11. Se emplearon piezas de cereal Cheerios® como recompensa.

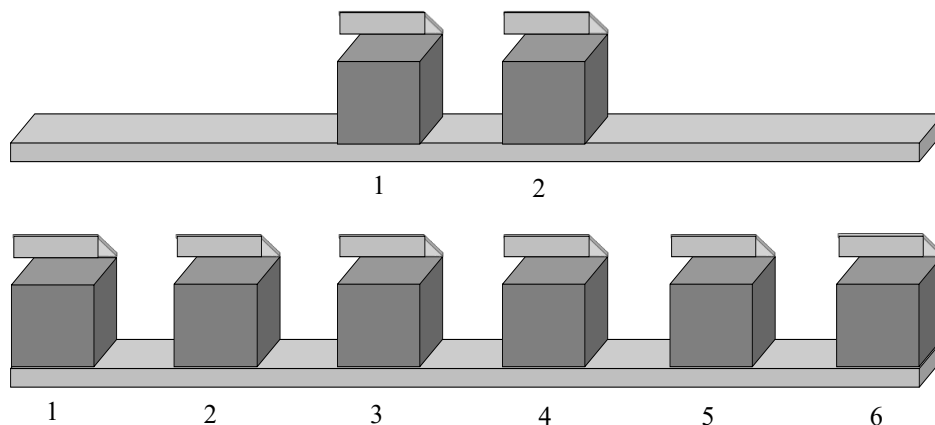
Diseño experimental y procedimiento

La tarea de los monos araña fue recuperar una recompensa después de una demora. El investigador sostuvo el aparato afuera del encierro de los monos a una distancia a la que los

monos no podían tocarlo, abrió todas las tapas, colocó aleatoriamente en una de las cajas dos piezas de cereal mientras los monos observaban, e inmediatamente cerró todas las tapas. Después de una demora que podía ser de 0, 5, 10, 20 y 30 s, acercó el aparato y les dio oportunidad a los monos de abrir una sola caja. Para evitar que los monos orientaran su cuerpo frente a la caja con la recompensa durante la demora, como se ha identificado en otras especies animales (Brodbeck, 1994), se les entrenó a subir la reja de su encierro, mantenerse durante la demora y bajar para abrir la caja. Al subir el mono, el investigador mantuvo siempre el contenedor a la vista del mono y cuando este bajó se le presentó el aparato a aproximadamente 20 cm de su encierro, siempre orientado a la línea media del mono. Este control se empleó únicamente en las condiciones con demoras de 5, 10, 20 y 30 s.

Figura 11

Ejemplos de los aparatos con dos y seis cajas



El mostrar el aparato alejado de su encierro impidió que los monos araña olfatearan los contenedores y usaran el aroma como una clave. Si los monos abrían la caja con la recompensa, podían comerse el cereal, se les daba retroalimentación vocal, se retiraba el aparato, y se contaba un acierto. Si los monos abrían una caja sin recompensa, se retiraba el aparato, se les daba una retroalimentación vocal diferente, y se anotaba un error.

Se usó un diseño factorial 5 x 5 con las variables: A) demora para recuperar la recompensa (0, 5, 10, 20 y 30 s) y B) número de cajas en el aparato (2, 3, 4, 5 y 6). Las cuales fueron combinadas, como muestra la Tabla 10. Todos los monos iniciaron la tarea con una demora de 0 s y el aparato con dos contenedores, al terminar los ensayos en esta condición se agregó una caja más al aparato y se continuó con la siguiente serie de ensayos. Se usó este procedimiento hasta que se presentó el aparato con el mayor número de cajas. Cuando se les presentaron a los monos todos los aparatos con la demora de 0 s, se incrementó la demora a la siguiente duración y se repitió el ciclo iniciando con el aparato de dos cajas hasta llegar al aparato con seis. Se siguió este procedimiento hasta que se combinaran todas las demoras con todos los aparatos.

Tabla 10

Diseño del experimento de curva de olvido

Demora	Cajas					Total
	2	3	4	5	6	
0	160	240	320	400	480	1600
5	160	240	320	400	480	1600
10	160	240	320	400	480	1600
20	160	240	320	400	480	1600
30	160	240	320	400	480	1600
	800	1200	1600	2000	2400	8000

Nota. Los factores de este experimento fueron 25 en total. Los números en la tabla representan el número de ensayos por factor y cada individuo realizó 8,000 ensayos durante todo el experimento.

Cada mono realizó 80 ensayos por contenedor en el aparato, lo que implica que en el aparato con dos cajas realizaron 160 ensayos, mientras que en el aparato con seis cajas hicieron 480 ensayos. En total cada mono realizó 8,000 ensayos durante todo el experimento. Los ensayos fueron divididos en sesiones de 20 o 40 ensayos dependiendo de la demora, se hicieron sesiones

de 20 ensayos cuando la demora fue de 20 y 30 s; y sesiones de 40 ensayos cuando la demora fue de 0, 5 y 10 segundos.

Resultados y discusión del Experimento 4

La precisión fue calculada por el porcentaje de aciertos en cada condición, y se calculó la precisión promedio y el EEM (Figura 12). Los resultados mostraron una reducción sistemática de la precisión al incrementar la demora y el número de cajas en el aparato. Un resultado interesante de este experimento fue que en el aparato con dos cajas y a una demora de 5 s, la precisión de los monos araña cayó, lo que contrasta con los resultados reportados por Amici y cols. (2010), ya que en su experimento la precisión sólo cayó cuando la demora fue de 1,800 s. En relación a la cantidad de cajas, los resultados mostraron que el aumento de cajas generó disminuciones de la precisión, pero el número de cajas sólo tuvo un efecto sobre la precisión cuando los monos araña debían esperar para recuperar la recompensa, ya que la precisión promedio en todos los aparatos con demora 0 s fue de 98% (DE = 1%), por lo que el sólo incremento de posiciones donde se puede colocar una recompensa, no causó un decremento en la precisión.

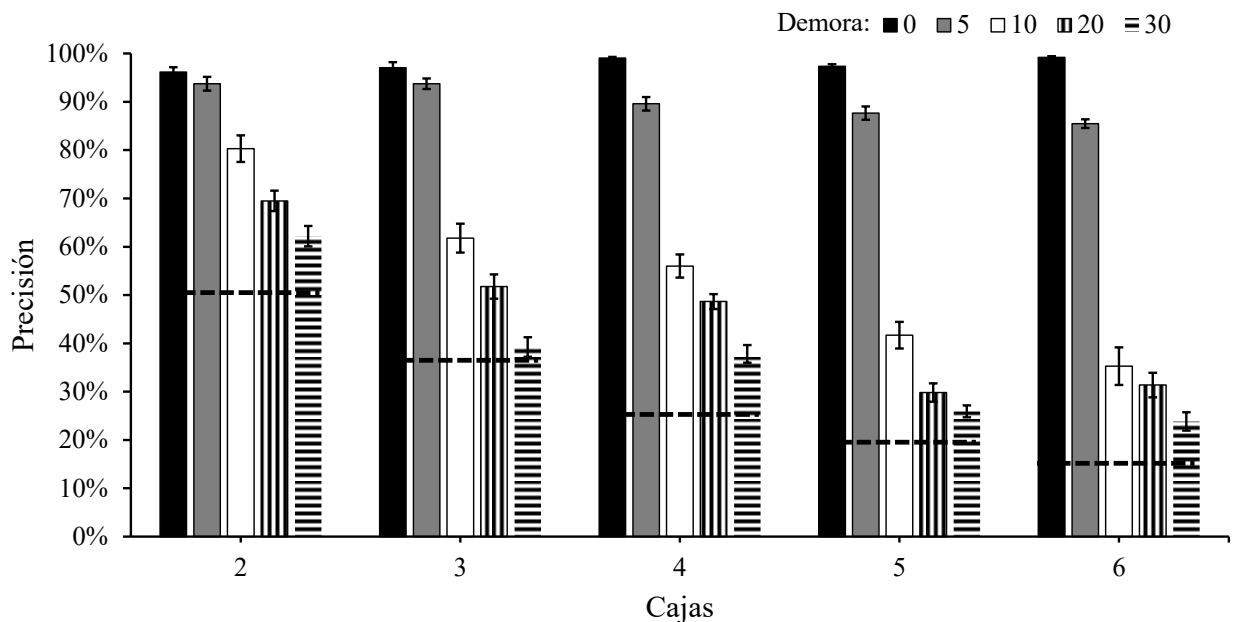
Con el control empleado para evitar la orientación del cuerpo, se observó que los monos preferían moverse en la parte superior del encierro y realizar otras actividades, sobre todo cuando se emplearon las demoras más largas, por lo que se tuvo que llamar a los individuos con anticipación y hacerlos esperar en la reja. No se observó orientación del cuerpo o alguna extremidad hacia la caja donde se escondió la recompensa. Por lo que se descarta que los monos araña emplearan una estrategia de orientación para incrementar las recompensas obtenidas en la tarea.

Los resultados del MLM mostraron efectos significativos de la demora ($t = -3.676$, $p = .0003$, $r^2 = 0.054$, IC 95% [0.012, 0.121]), el número de cajas ($t = -2.573$, $p = .0107$, $r^2 = .026$, IC

95% [.002, .081]) y la interacción entre la demora y el número de cajas ($t = -5.913, p < .0001, r^2 = .123, IC\ 95\% [.061, .213]$). Los efectos aleatorios indicaron niveles muy bajos de variabilidad entre individuos ($DE < .001$). Aunque los valores de r^2 de cada uno de los efectos fijos fueron pequeños, el valor de todo el modelo fue alto $r^2 = .797$ (CI 95% [.760, .832]), lo que indica que cerca del 80% de la variabilidad de los datos pudo ser predicha por el modelo. En resumen, los análisis estadísticos confirmaron que la demora y el número de cajas afectan la precisión, pero el efecto más importante sobre la precisión fue la interacción entre la demora y el número de cajas.

Figura 12

Distribución de los promedios de las precisiones



Nota. Las líneas en cada barra representan el EEM.

Se compararon los resultados de este experimento con los reportados por Amici y cols. (2010) en las condiciones equivalentes (tres contenedores con demoras 0 y 30 s), en ese estudio se reportaron niveles de precisión de 97 y 88%, en las condiciones de 0 y 30 s respectivamente,

mientras en este estudio se obtuvieron precisiones de 97 y 39% en las mismas condiciones. Estas diferencias en los niveles de precisión, concuerdan con las diferencias reportadas entre los resultados de Amici y cols. (2010) y los resultados del ManyPrimates (Altschul et al. 2019), y en consecuencia indican que el estudio de Amici y cols. sobreestimó la precisión de los primates, especialmente en condiciones con demoras largas.

En relación a la dispersión de los errores estos se muestran en la Tabla 11, e indicaron que, al incrementar la demora, los monos araña tendieron a abrir cajas más alejadas de la caja correcta. En las condiciones con demora de 0 y 5 s, el 90% de los errores se concentraron a dos distancias alrededor de la caja correcta, indicando que los monos ocupan información espacial para resolver la tarea, y que la demora afectó a esta información paulatinamente, ocasionando que los monos araña olviden la localización específica de la caja con la recompensa, pero conservan información de la localización espacial general donde puede ser encontrada la recompensa. Estos resultados explicarían por qué los monos araña tuvieron precisiones altas en las condiciones de 0 y 5 s, ya que el recordar la posición general se reducirían el número de cajas y aumentaría la probabilidad de abrir la caja correcta al azar.

Los resultados del análisis del porcentaje de errores con el aparato de seis cajas (Figura 13) indicaron que los monos araña prefirieron abrir las cajas cercanas a la caja correcta cuando la demora fue de 0 y 5 s, pero cuando la demora incremento (10, 20 y 30 s), los monos comenzaron a abrir cajas más alejadas de la caja correcta y presentaron un sesgo por las cajas localizadas a la izquierda.

Tabla 11

Distancia de los errores (en porcentaje)

Cajas	Demora	Distancia				
		1	2	3	4	5
3	0	87	18			
	5	93	11			
	10	74	38			
	20	72	43			
	30	65	54			
4	0	67	33			
	5	91	7	7		
	10	60	31	17		
	20	54	31	28		
	30	58	29	27		
5	0	92	5	4		
	5	92	6	2	4	
	10	51	24	22	19	
	20	46	26	22	27	
	30	42	24	28	28	
6	0	86	11	3		
	5	91	7	1	1	
	10	60	24	11	6	3
	20	43	28	16	14	11
	30	36	27	18	18	23

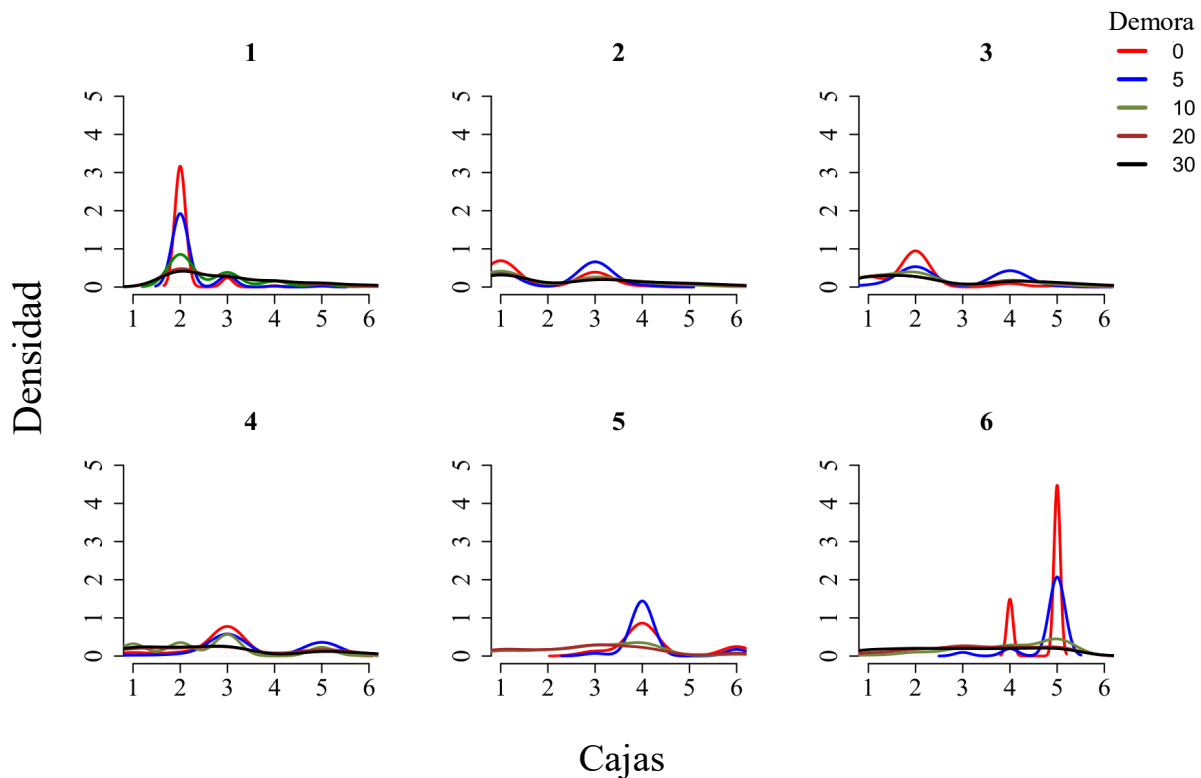
Nota. Los porcentajes en la tabla fueron calculados con el total de ensayos en los que la distancia estuvo disponible, lo que implica que el total puede no ser 100% ya que no estuvo relacionado con el número tal de errores durante cada condición, pero sí estuvo relacionado con el total de ensayos en los que la distancia estuvo disponible.

La distribución de los errores confirmó el uso de información espacial y se asemejó a un gradiente de generalización modulado por la demora, esto implicaría que el tamaño de la demora incrementa la generalización de los errores y cajas más alejadas serían abiertas. El gradiente de generalización espacial han sido reportado en experimentos previos en ratas (Blanco et al., 2006), palomas (Cheng et al., 1997), abejas (Cheng, 2000), chimpancés y bonobos (Rosati & Hare, 2012), y humanos (Cheng & Spetch, 2002), lo que muestra que es una estrategia general

empleada por los animales para resolver tareas con componentes espaciales, y se ha propuesto como una ley general de los procesos psicológicos (Chater & Vitányi, 2003; Shepard, 1987; Tenenbaum & Griffiths, 2001).

Figura 13

Distribución de los errores a través de las cajas



Nota. El número en la parte superior de cada grafica indica en que cajas se colocó la recompensa. Entre mayor es la densidad, mayor fue el número de ocasiones que los monos abrieron ese contenedor. Los colores de las líneas indican la demora que los monos tuvieron que esperar para recuperar la recompensa.

Experimento 5: ¿Se puede mejorar la memoria de los monos araña?

En humanos se ha utilizado la cantidad de errores como un indicador de la dificultad de la tarea (Adler & Benbunan-fich, 2015). Bajo la misma lógica, el experimento 4 mostró que la condición de mayor dificultad fue la diseñada con 30 s de demora y empleando un aparato con

seis cajas, ya que los monos araña tuvieron el mayor número de errores. A partir de estos resultados, surgió la pregunta ¿Es posible mejorar el desempeño de los monos araña en la condición con mayor dificultad? Estudios previos en tareas con componentes espaciales que midieron la atención (Ciaramitaro et al., 2001; Yu et al., 2012), navegación (Presotto & Izar, 2010) y el reconocimiento facial (Rosenfield et al., 2019), han mostrado que es posible incrementar la precisión de los participantes al agregar estímulos discriminativos. El objetivo de este experimento fue probar si era posible incrementar la precisión de los monos araña al agregar colores como estímulos discriminativos, y si los monos araña serían capaces de recordar el color y elegir una caja usando esta característica.

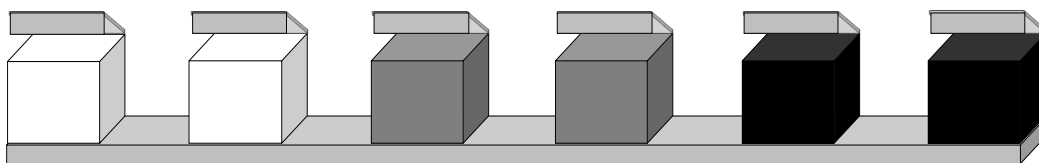
Método

Materiales

Se empleó la misma base de madera de 75 x 6 x 1.5 cm (l, a, a) con seis cajas plásticas. Las cajas recibieron un código de colores, dos fueron blancas, dos grises y dos negras, como muestra la Figura 14.

Figura 14

Ejemplo del aparato usado en el experimento de colores



Procedimiento

El experimento consistió de 480 ensayos por sujeto, divididos en 40 sesiones de 12 ensayos, las cuales siguieron el mismo procedimiento del Experimento 4: Esconder la recompensa a la vista del mono, controlar la orientación del cuerpo y presentar el aparato al final de la demora. Se usó una demora de 30 s y para evitar que los monos aprendieran una posición

específica de los colores, estos se movieron aleatoriamente en pares en cada sesión, en tres posibles posiciones, derecha, centro e izquierda. Este experimento comenzó 40 días después de terminar el Experimento 4.

En este experimento se predijeron tres resultados posibles, dos relacionados con el uso de los colores y un tercero donde los monos no usarían los colores para resolverla tarea: 1) Los monos recordarían el color de la caja y si la recompensa se colocó en la derecha o la izquierda, pero este recuerdo caerá en el tiempo, por lo que su precisión será similar a la de una tarea con dos cajas y 30 s de demora (62% de precisión aproximadamente); 2) los monos sólo recordarían el color de la caja, y al ser dos cajas, elegirán aleatoriamente (50% de precisión aproximadamente); 3) los monos no usarían los colores y su precisión será similar a la obtenida en un aparato con seis contenedores y demora de 30 s (24 % de precisión aproximadamente). En cualquiera de las dos estrategias usando el color, el desempeño se incrementa significativamente, por lo que usar colores confiere una ventaja, comparado con no usarlos.

Resultados y discusión del Experimento 5

Al igual que en el Experimento 4, los participantes subieron la reja y se desplazaron a otros lugares de su encierro, por lo que tuvimos que llamarlos antes y hacerlos esperar en la reja hasta que pudiera recuperar la recompensa. Se promediaron las precisiones de los diez participantes, este promedio se muestra comparado con las precisiones de cada predicción en la Tabla 12

Precisión predicha para el experimento con colores

	Precisión	EEM
Predicción 1 (color y posición)	62%	0.021
Predicción 2 (color y aleatoria)	50%	-
Predicción 3 (no color)	24%	0.019
Resultados Exp. 5	27%	0.018

La precisión promedio de los 10 sujetos fue similar a la predicción 3, donde los monos araña no usarían los colores y sólo tratarían de recordar la posición espacial sin emplear los colores. Ya que la precisión promedio en el Experimento 5 fue un poco mayor a la del Experimento 4, se compararon empleando una prueba T para muestras. Los resultados de esta prueba no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre la precisión del Experimento 4 y la del Experimento 5 ($t(9) = -1.501, p = .167, d = -.52, IC\ 95\% [-1.307, .258]$). Estos resultados indicaron que agregar colores a las cajas no mejoró la recuperación de una recompensa, por lo que el incremento, aunque no fue significativo, pudo deberse a la experiencia previa de los individuos con la tarea, ya que estudios previos indican que repetir una tarea incrementa el aprendizaje, o en nuestro caso la precisión (Bui et al., 2013; Hintzman, 1976).

Al igual que en el Experimento 4, se analizaron las distribuciones de las distancias de los errores en relación a la caja correcta. La distribución de las distancias en el Experimento 5 fue diferente a la del Experimento 4, ya que los errores se distribuyeron a distancias más cercanas a la caja donde se colocó la recompensa, reduciendo el porcentaje de ocasiones en las que los monos abrieron las cajas más alejadas como muestra la Tabla 13. Ya que el Experimento 5 no mostró distribuciones similares a las obtenidas en condiciones iguales en el Experimento 4, se compararon las distribuciones de distancias en el aparato con seis cajas cuando la demora fue de 10 y 20 s. Esta comparación indicó que la distancia de los errores en el Experimento 5, fue similar a una distribución intermedia entre las distribuciones con 10 y 20 s de demora. Por lo que el color no incrementó la precisión, pero redujo el Gradiente generalización.

Tabla 13

Comparación de las distancias de los errores entre el Experimento 4 y el Experimento 5 (en porcentaje)

	Distancia				
	1	2	3	4	5
Demora					
10	60	24	11	6	3
20	43	28	16	14	11
30	36	27	18	18	23
30 ^c	52	25	16	8	5

Nota. 30^c Hace referencia a la distribución de las distancias de los errores en el Experimento 5. El área en color gris muestra la distribución de distancias en el Experimento 4 con demora de 10 y 20 s.

Discusión general de los experimentos de curva de memoria

Los datos de los dos experimentos aquí presentados, indicaron que los monos araña pueden recordar en qué lugar se colocó una recompensa, pero a medida que pasa el tiempo y en función del número de sitios donde se puede colocar la recompensa, el olvido incrementa, lo que se refleja en menos aciertos. Los dos experimentos presentados en este capítulo concordaron en que los monos araña emplearon información espacial para resolver esta tarea.

Hablando específicamente de la demora, los resultados en los monos araña están de acuerdo con estudios previos sobre curva de memoria (Altschul et al., 2019; Amici et al., 2010), pero los resultados fueron significativamente diferentes a los reportados previamente en esta especie (Amici et al., 2010). Sobre el efecto de la cantidad de cajas, los resultados indicaron que el incremento de cajas, las cuales representan posiciones espaciales, causa disminución de la precisión y concuerda con estudios previos en humanos (Pratte, 2020; Stokíc et al., 2015) y en las tareas de reconocimiento del cambio (Heyselaar et al., 2011), lo que indica que la

información espacial incluye componentes visuales, algo esperado en el Experimento 5, dado que se usaron colores.

Los análisis de los errores mostraron una función de generalización que incrementó al aumentar la demora, lo que ocasionó que los monos araña abrieran con mayor frecuencia los contenedores más alejados de la caja correcta. Experimentos previos en macacos Rhesus han mostrado efectos similares de generalización a mayores distancias cuando se incrementa la demora (Glick et al., 1970), y son similares a los resultados reportados en experimentos de cambio de pico (Cheng et al., 1997), indicando, como ya se ha comentado, que los monos araña usaron información espacial y sus errores se distribuyeron siguiendo un gradiente de generalización.

En relación al Experimento 5, los resultados mostraron que los colores no fueron empleados para recordar la caja con la recompensa, ya que las precisiones no mostraron incrementos significativos comparados con la misma condición en el Experimento 4. Sin embargo, los resultados mostraron una reducción de la dispersión de errores, y por consecuencia, disminución del gradiente de generalización de los errores. En estudios previos con monos araña en vida libre se ha mostrado que esta especie es capaz de viajar de un punto a otro en línea casi recta (Valero & Byrne, 2007), y las variaciones en las rutas pueden ser reducidas al usar claves espaciales. En este sentido, el Experimento 5 indicó que los monos araña pueden usar la claves para reducir la dispersión de sus errores, desafortunadamente no probamos si los monos araña eran capaces de corregir su error y elegir el contenedor, algo que si pueden hacer durante su desplazamiento, esto abre la posibilidad a futuros estudios para probar la capacidad de esta especie para corregir sus errores.

Las diferencias entre los experimentos aquí presentados y el trabajo previo de Amici y cols. (2010) pudo deberse a tres características que fueron diferentes. La primera diferencia entre los experimentos fue la forma del aparato empleado, en el caso del experimento de Amici y cols. (2010) fueron vasos de plástico, y la distancia entre estos vasos fue de 20 cm, mientras los experimentos aquí presentados fueron cajas plásticas con tapa y una distancia entre cajas de 6 cm. Análisis realizados por el ManyPrimates Project (Altschul et al., 2019) han indicado que las distancias en el aparato tienen un efecto sobre la memoria a corto plazo, por lo que será importante considerar la distancia entre contenedores como una variable que modula la precisión en las tareas de memoria que incluyan componentes espaciales.

La segunda diferencia, fue el entrenamiento empleado para reducir la orientación corporal como mecanismo para resolver la tarea. Ya que los estudios previos indican que los animales son capaces de emplear la orientación de su cuerpo como una clave que les indique las posiciones relevantes. El entrenar a los monos araña para que subieran y bajaran en la reja de su encierro rompió esta estrategia, ya que no se les permitió colocarse frente a la caja con la recompensa y usar la estrategia de abrir la caja más cercana a su cuerpo. Al bajar los monos, el aparato se les presentó orientado a su línea media, esto podría haber incrementado la precisión de los contenedores en la parte media de aparato, pero los resultados de dispersión de los errores mostraron que los monos araña tuvieron porcentajes de errores similares en las posiciones centrales, e incluso abrieron las cajas más alejadas, cuando pudieron optar por abrir las cajas más cercanas e incrementar su precisión.

La tercera diferencia del Experimento 4 con respecto al de Amici y cols (2010), fue la cantidad de ensayos. Amici y cols (2010) usaron nueve ensayos por individuo y bajo estas condiciones cada error representó una caída de 33.33% en la precisión de cada individuo, por lo

que una cantidad mayor de ensayos disminuyó el efecto que representa cada error, e incrementó la confianza en las mediciones del Experimento 4. De igual forma el tener un mayor número de ensayos permitió la normalización de la distribución, y siguiendo el teorema de límite central (Fischer, 2011), y la ley de los grandes números (Salkind, 2010), permitió que la distribución del Experimento 4 fuera más cercana a la distribución de la población.

Los datos de esta serie experimental complementan el trabajo colaborativo del ManyPrimates (Altschul et al., 2019), ya que los *Ateles geoffroyi vellerosus* no fueron incluidos en su estudio y la especie de monos araña incluida, los monos araña de cara negra (*Ateles chamek*) fueron removidos de los análisis, ya que solo participó un individuo y sus datos fueron muy variables. Los resultados de los experimentos presentados en este trabajo, replicaron las distribuciones otras especies de primates que participaron en el ManyPrimates Project, expandiendo el número de especies que pueden contribuir a los estudios comparativos e incrementando la fuerza de los análisis filogenéticos sobre la evolución de la memoria y los procesos cognitivos.

En conclusión, los monos araña pueden olvidar la posición de una recompensa dependiendo de cuánto deban esperar para recuperarla y en cuántos sitios se puede colocar. Para resolver este tipo de tareas los monos araña emplean información espacial y los errores no se distribuyen aleatoriamente, si no que siguen un gradiente de generalización espacial. Los colores no les ayudan a los monos araña a incrementar su precisión, pero sí les permiten reducir el gradiente de generalización.

Capítulo 6. Efectos del intervalo de retención y efecto del tamaño de la lista en la memoria de reconocimiento visual de monos araña (*Ateles geoffroyi vellerosus*)

Los humanos comúnmente recuerdan o reportan verbalmente eventos o hechos de su pasado, lo que comúnmente es llamado memoria declarativa (Riedel & Blokland, 2015). En animales no humanos, no somos capaces de obtener una respuesta verbal sobre el contenido de su memoria, pero podemos usar su comportamiento ante la presencia de estímulos o eventos de su pasado, para investigar las características de la memoria de estos animales (Quillfeldt, 2016)

La memoria de reconocimiento se define como la habilidad de responder diferencialmente a estímulos, eventos o individuos con los que se tuvo experiencia en el pasado (Clark, 2013). Esta habilidad ha sido explorada en diferentes sistemas sensoriales como olfato y gusto (Bromley & Doty, 1995; Miranda, 2012; Reed, 2000) o la audición (Cohen et al., 2009), pero es el sistema visual el que se ha estudiado más a fondo, empleando diferentes tareas (Cohen et al., 2009; Tajika, 2001).

Este tipo de memoria juega un papel relevante en múltiples actividades como el forrajeo (Bracis et al., 2015; Kamil, 1985). Ya que los animales deben aprender y recordar diferentes ítems alimenticios por su contenido nutricional y también por sus potenciales efectos secundarios, con el objetivo de elegir o evitar ciertos alimentos en el futuro (Day et al., 1998; Forbes & Provenza, 2009). En las interacciones sociales la memoria de reconocimiento les permite a los animales recordar diferentes tipos de interacciones sociales y los individuos involucrados en ellas (Fysh, 2018; Johnston & Edmonds, 2009), para ello, es importante reconocer a cada individuo usando características particulares como su aroma (Feinberg et al., 2012; Palagi & Dapporto, 2006) o su cara (Pascalis & Bachevalier, 1998).

Para estudiar la memoria de reconocimiento en animales no humanos, se pueden emplear diferentes tareas en las que generalmente se prueba si los animales responden diferencialmente ante objetos, posiciones espaciales, etc. con los que tuvieron contacto en el pasado (Barker et al., 2007). Una manipulación común empleada en diferentes especies animales es la presentación serial de estímulos. Esta consiste en presentar una serie de estímulos uno tras otro y después de una demora, llamada intervalo de retención (IR), los animales deben realizar una tarea empleando la información presentada en la serie. Esta puede ser una tarea de igual/ diferente (Basile & Hampton, 2010; Matzke & Castro, 1998; Wright, 1999), o una tarea de igualación de la muestra (Beran, 2011; Lind et al., 2015).

Una ventaja de la presentación serial es la posibilidad de estudiar diferentes fenómenos como los efectos de orden serial o el efecto del tamaño de la lista. Se les llama efectos de orden serial a la capacidad de los animales para reconocer mejor los estímulos al inicio (primacía) y al final (recencia) de una serie (Kano et al., 2008; Murdock, 1962; Wright, 1999). Por otra parte, se le llama efecto del tamaño de la lista a la reducción en el reconocimiento cuando la lista de estímulos a recordar incrementa (Brandt et al., 2019; Dennis et al., 2008; Gronlund & Elam, 1994; Kinnell & Dennis, 2012; Strong, 1912).

Los estudios sobre memoria de reconocimiento en primates han mostrado algunas variables que modulan este tipo de memoria. Por ejemplo, estudios en macacos Rhesus (*Macaca mulata*) mostraron los efectos de primacía y recencia, pero indicaron que estos se desarrollan a lo largo de la vida de los macacos, siendo la recencia la primera en aparecer en estadios juveniles, mientras la primacía aparece en estadios adultos (Matzke & Castro, 1998). Experimentos realizados con chimpancés (*Pan troglodytes*) han mostrado que estos primates son capaces de

reconocer mejor una imagen en una lista cuando esta imagen pertenece a otra categoría, un resultado llamado efecto de aislamiento o efecto von Restorff (Beran, 2011).

Estudios en monos capuchinos (*Cebus apella*) y macacos Rhesus han mostrado que los efectos de primacía y recencia depende del tamaño del IR. Cuando los IR son cortos (0 – 2 s), las dos especies de primates mostraron efectos de recencia, al incrementar el IR (10 s), la primacía y la recencia se manifiestan, pero al incrementar aún más el IR (20 – 30 s), el efecto de primacía se fortaleció y el de recencia se disipó (Wright, 1999; Wright et al., 1985). Los resultados en experimentos realizados en monos ardilla (*Samiri sciureus*) manipularon el IR (0.5 y 5 s) y probaron el efecto del tamaño de la lista, comparando el desempeño de los monos ardilla ante listas de una, tres o seis imágenes. Los resultados indicaron primacía y recencia en ambos IR para las listas de tres y seis imágenes, y la precisión no fue significativamente diferente entre los tres tamaños de lista, por lo que sólo se obtuvieron los efectos de orden serial, pero no se pudo encontrar el efecto del tamaño de la lista (Roberts & Kraemer, 1981).

Otra evidencia de las capacidades de reconocimiento de los animales, incluyendo los primates, es el metaanálisis de Lind y cols (2015), el cual mostró que, en tareas de igualación a la muestra demorada, la precisión del reconocimiento decae al incrementar la demora, siendo los 27 s la demora donde la mayoría de las especies alcanzan una precisión cercana al azar.

En el caso de los monos araña no tenemos evidencias directas de su memoria de reconocimiento, pero las dos series experimentales anteriores demuestran sus capacidades mnemónicas; mientras que los estudios de forrajeo, han mostrado que los monos araña son capaces de discriminar los frutos maduros e inmaduros por las variaciones de color y usar esta información para elegir preferencialmente los frutos maduros (Riba-Hernández et al., 2004). Por lo anterior, el objetivo de este experimento fue probar si los monos araña son capaces de

reconocer imágenes presentadas serialmente, y observar si el reconocimiento cambia al incrementar la cantidad de imágenes en la serie y el IR, empleando para ello una tarea de igualación a la muestra demorada.

Experimento 6

Dadas las características de la tarea hay una serie de resultados que se pueden esperar. Ya que la tarea implica la presentación serial de estímulos, y basados estudios previos con macacos, monos capuchinos y monos ardilla (Roberts & Kraemer, 1981; Wright, 1999; Wright et al., 1985); se propuso que se observarían los efectos de orden serial modulados por el tamaño del IR y la precisión sería la misma sin importar el tamaño de la lista. Dado que se emplearía una tarea de igualación a la muestra, se propuso que se observarían los efectos de primacía y recencia (Roberts & Kraemer, 1981), pero la precisión caería al incrementar el número de imágenes en la lista (Brandt et al., 2019; Kinnell & Dennis, 2012), y al incrementar el IR (Lind et al, 2015), sin cambiar los efectos de orden serial.

Método

Materiales

Se emplearon tarjetas plásticas de color negro de 27.9 x 21.6 cm (l y a), como el fondo donde se mostraron las imágenes. Se emplearon seis categorías de imágenes (frutas, herramientas, bebidas, botanas, vegetales y objetos de casa) tomadas de un estudio previo en chimpancés (Beran, 2011). La Tabla 14 muestra las categorías usadas y la cantidad de imágenes que se usaron en cada categoría. Las imágenes fueron tomadas de bancos libres de imágenes de internet, se imprimieron a color, y se plastificaron a una medida de 6 x 6 cm (ver Anexo A para consultar las imágenes empleadas en el experimento). Para este experimento se emplearon Cheerios® y pure de aguacate como recompensa.

Tabla 14

Categorías de las imágenes usadas en el experimento de memoria de reconocimiento

Tamaño de la lista	Categoría	Número de imágenes
3	Frutas	15
	Herramientas	15
4	Bebidas	20
	Botanas	20
5	Vegetales	25
	Objetos de casa	25

Procedimiento y diseño experimental

La tarea se basó en un experimento previo de igualación a la muestra demorada con presentación serial usado en chimpancés (Beran, 2011). La tarea estuvo dividida en dos condiciones, la de muestreo y la de igualación. Durante la condición de muestreo los chimpancés observaron en la pantalla de una computadora una lista de cuatro imágenes, una seguida de la otra, que se presentaron por 2 s cada una, después de una demora de 1 s, se les presentaron dos imágenes al mismo tiempo, una que fue parte de la lista y una imagen nueva que no se había presentado. Los chimpancés debían tocar la imagen que se presentó en la lista (igualación) para recibir una recompensa alimenticia. Esta tarea se adaptó a las necesidades de los monos araña cambiando la computadora por las tarjetas plásticas y entrenándolos a tocar las imágenes en lugar de mirarlas.

Se empleó un diseño factorial 3 x 3 con las variables: A) tamaño de la lista (3, 4 y 5) y B) tamaño del IR (0, 15 y 30 s). El diseño del experimento se muestra en la Tabla 15. El número total de ensayos se calculó considerando que todos los monos tuvieran la misma experiencia con las posiciones de la lista, y se establecieron 10 ensayos por posición por cada IR. Para la lista de tres imágenes se calcularon 90 ensayos, que se dividieron en dos categorías de imágenes (45 ensayos con frutas y 45 ensayos con herramientas). Para la lista de cuatro imágenes se calcularon

120 ensayos por mono divididos en dos categorías (60 ensayos con bebidas y 60 ensayos con botanas). Finalmente, para la lista de cinco imágenes se calcularon 150 ensayos divididos en dos categorías (75 ensayos para vegetales y 75 ensayos para objetos de casa).

Entrenamiento

Ya que la tarea requirió que los monos araña tocaran imágenes ordenadas en una lista (muestreo), esperar por un IR y después elegir entre dos imágenes (igualación), se modelaron las conductas necesarias siguiendo este orden: 1) tocar una imagen, 2) tocar una lista de imágenes, 3) igualación y 4) combinar lista e igualación.

Tabla 15

Diseño del experimento de memoria de reconocimiento

IR	Tamaño de la lista		
	3	4	5
0	90	120	150
15	90	120	150
30	90	120	150
Categorías	Frutas / Herramientas	Bebidas / Botanas	Vegetales / Objetos de casa
Total	30	40	50

Nota. Se muestran la cantidad de ensayos en cada condición (90, 120 y 150) y las categorías de imágenes usadas en cada condición.

Para el entrenamiento se usaron dos imágenes de cada categoría (12 en total). Estas imágenes fueron diferentes a las empleadas en el experimento y al terminar el entrenamiento no se volvieron a utilizar (ver Anexo A para ver las imágenes empleadas en el entrenamiento).

El primer paso consistió en entrenar a los individuos a tocar las imágenes, para ello se usaron dos imágenes, colocadas cada una en el centro de una tarjeta plástica. Las tarjetas fueron presentadas una tras otra, sujetadas por el investigador a aproximadamente 20 cm del encierro de los monos, esto con el objetivo de motivar a los monos araña a usar sus manos. Un ensayo

comenzó cuando el investigador presentó una imagen, el mono la tocó, esta se retiró, y se le entregó recompensa al mono. Este procedimiento se presentó en sesiones diarias de 30 ensayos por seis días consecutivos. Para incentivar a que los monos araña tocaran las imágenes, se colocó pure de aguacate sobre las imágenes cubriéndolas parcialmente (2 gr aproximadamente), por una sesión. Ya que los monos retiraron el aguacate con su dedo o mano y tocaron la imagen, se les dio una pieza de cereal anticipando el consumo del aguacate. En la segunda sesión, no se colocó pure de aguacate sobre las imágenes, lo que ocasionó que algunos individuos se rehusaran a trabajar, por lo que se volvió a agregar pure de aguacate únicamente en 10 ensayos y se redujo en cada ensayo, para desaparecer a partir del ensayo 11. Para el resto del entrenamiento, sólo se empleó cereal Cheerios® como recompensa.

El siguiente paso consistió en entrenar a los monos a tocar una lista de imágenes, la cual fue parte de la condición de muestreo. Se comenzó entrenando dos imágenes, se les presentó la tarjeta negra con la imagen colocada en el centro, ya que los monos araña tocaron esta, se les presentó la siguiente tarjeta y al tocar esta, se les entregó la recompensa. Se usó este entrenamiento por dos sesiones de 30 ensayos, posterior a esto, se incrementó una imagen a la lista (tres imágenes) y se presentó por tres sesiones más. Las tres imágenes empleadas en este entrenamiento fueron diferentes a las usadas en el primer entrenamiento, y para evitar algún sesgo, se distribuyeron aleatoriamente en cada ensayo. Algunos monos se rehusaron a tocar más imágenes por la misma cantidad de recompensa, por lo que se aumentó la recompensa a dos piezas de cereal. Se registró el tiempo de respuesta desde que se presentó la imagen, hasta que los monos la tocaron, y se calculó que los monos araña tocaron las imágenes con una latencia de 2.56 s (DE = .22 s), un tiempo similar al que los chimpancés observaron las imágenes (Beran, 2011).

Después del entrenamiento con la lista de imágenes, se entrenó a los monos a realizar la igualación de muestras. Para ello, se presentó una imagen que los monos debían tocar e inmediatamente se presentó la misma imagen acompañada de otra que no se había mostrado anteriormente, una de lado izquierdo y la otra del derecho. Si los monos tocaban la imagen que se presentó anteriormente, recibieron una recompensa (dos piezas de cereal), de forma contraria si los monos tocaban la nueva imagen, no recibieron recompensa, pero se les permitió corregir su respuesta, por lo que recibieron una recompensa reducida (media pieza de cereal). La corrección de la respuesta se permitió únicamente por una sesión, posteriormente, se retiró la tarjeta y no se les permitió a los monos tocar más de una imagen. En esta condición se emplearon las siete fotos restantes, de las cuales se eligió aleatoriamente la imagen que se presentaría como muestra y la imagen que la acompañaría en la condición de igualación. Las sesiones fueron constituidas por 20 ensayos, y se corrieron hasta que los monos araña alcanzaron una precisión igual o superior al 80% por tres sesiones consecutivas (Matzke & Castro, 1998). Cuatro monos (Lluvia, Camila, Paulina y Brutus) alcanzaron el criterio en cinco sesiones, mientras que Nery lo alcanzó en seis, Neto en siete y Mary en ocho.

El último entrenamiento fue la combinación de la lista y la igualación de muestras. Para este se emplearon las 12 imágenes del entrenamiento usadas en los pasos previos. En este paso se presentó una lista de imágenes que los monos debían tocar e inmediatamente se presentó una imagen de la lista acompañada por una imagen que no fue parte de ella. El entrenamiento inicio con una lista de dos imágenes, hasta que los monos araña alcanzaron al menos 80% de aciertos en tres sesiones consecutivas. La imagen que se empleó en la condición de igualación se contrabalanceo entre las posiciones en la lista para aparecer el mismo número de ocasiones, y se contrabalanceo entre izquierda y derecha en la condición de igualación. Lluvia y Camila

alcanzaron el criterio en seis sesiones, Mary, Neto, y Brutus lo alcanzaron en ocho sesiones, mientras que Nery y Paulina alcanzaron el criterio en diez sesiones.

Al alcanzar el criterio, se incrementó una imagen a la lista y con esta condición de imágenes se corrieron únicamente tres sesiones experimentales de diez ensayos cada una. Se decidió este procedimiento ya que la primera lista con la que tendrían contacto en la fase experimental fue una de tres imágenes y se intentó reducir el efecto del entrenamiento en el desempeño de los monos araña en la fase experimental.

Fase experimental

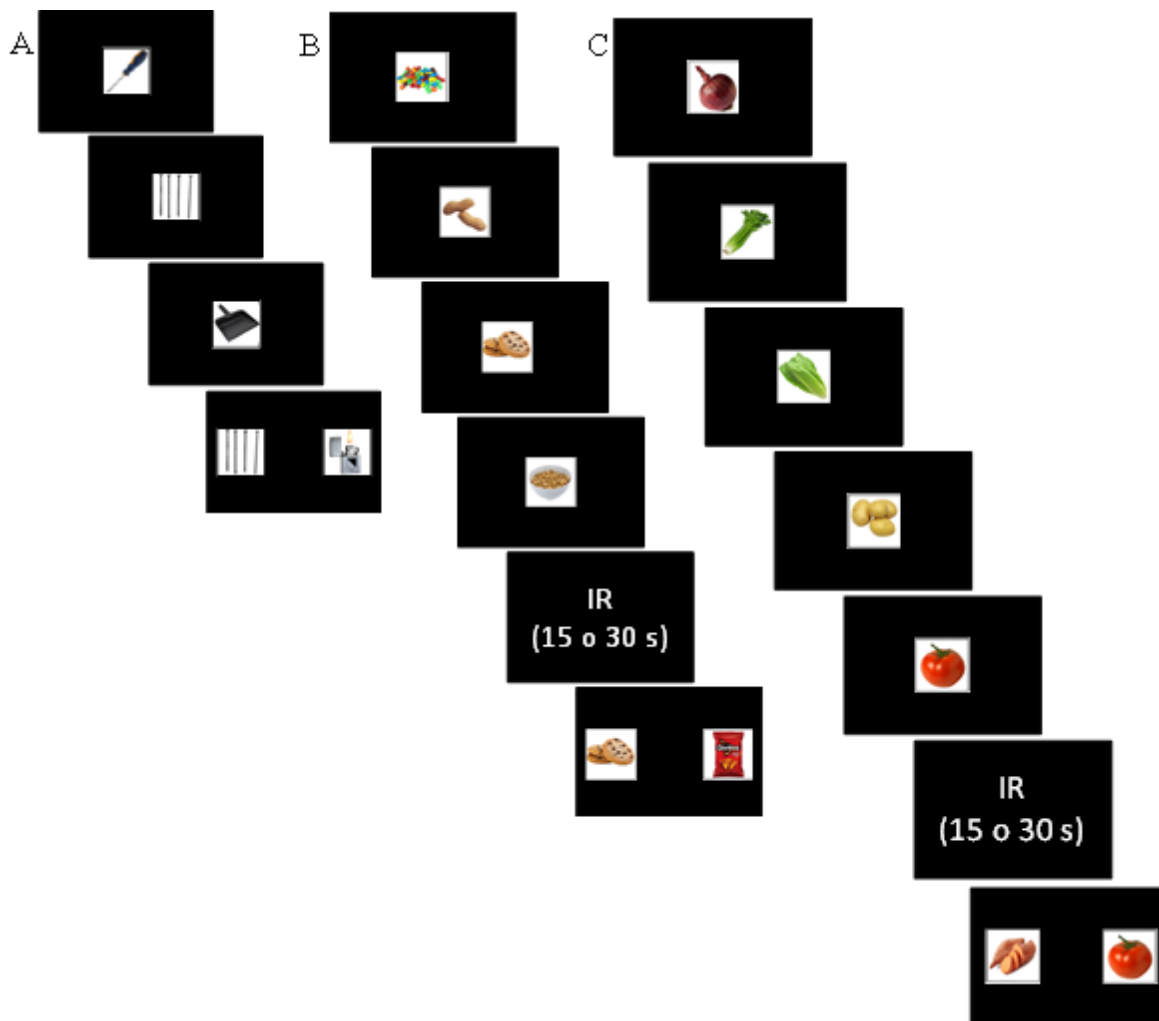
Se corrieron sesiones diarias de 10 ensayos donde el investigador se colocó afuera del encierro de los monos sosteniendo las tarjetas con las imágenes que se le presentarían a los monos. Se presentó la primera imagen y una vez que el mono la tocó, esto inicio la sesión experimental. Ya que el mono tocó la lista de imágenes una tras otra, apareció una tarjeta negra sin imágenes, la cual se empleó durante los IR de 15 y 30 s, pero no cuando el IR fue 0 s. Posterior al IR (15 o 30 s) se presentó la condición de igualación, o si el IR fue 0 s esta se presentó inmediatamente. En la condición de igualación se presentó una imagen que fue parte de la lista acompañada de otra imagen que no apareció en ella, pero que era parte de la misma categoría. Durante la condición de igualación, la imagen correcta fue contrabalanceada entre las posiciones de la lista y entre la derecha y la izquierda. Si los monos araña tocaban la imagen correcta (igualación) recibían una recompensa, de manera contraria si elegían la imagen que no apareció en la lista, no recibían nada. La Figura 15 muestra la distribución de las tarjetas y las imágenes durante la tarea.

Se controló que las imágenes de cada categoría se usaran como imagen correcta una ocasión por IR, por lo que cada imagen fue usada tres veces como la imagen correcta para evitar

efectos de familiaridad, los cuales pueden incrementar el reconocimiento en los primates (Basile & Hampton, 2010). Los IR se presentaron de forma aleatoria, para evitar aprendizaje al presentarlos de forma ascendente (Basile & Hampton, 2010), sin embargo, el tamaño de la lista si se incrementó aritméticamente.

Figura 15

Ejemplo del orden de las tarjetas y las imágenes presentadas a los monos araña



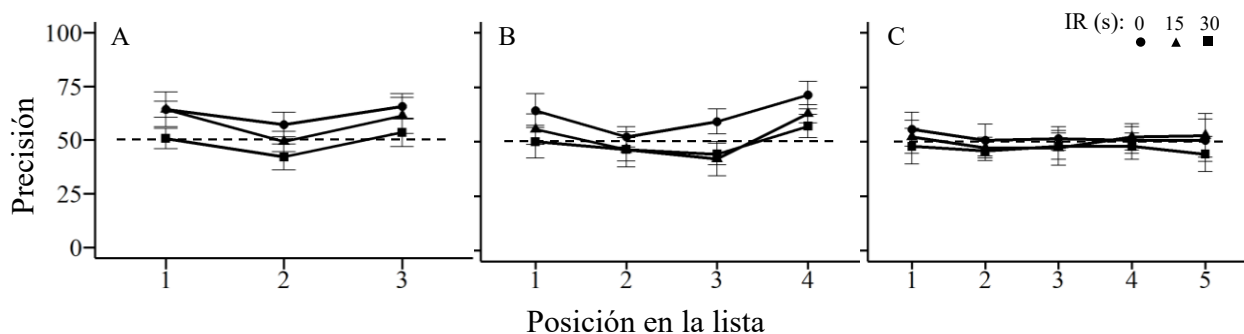
Nota. A) la condición con una lista de tres imágenes con IR 0s; B) La condición con una lista de cuatro imágenes; C) la condición con una lista de cinco imágenes.

Resultados del Experimento 6

Se calculó el porcentaje de respuestas correctas de cada mono (precisión) y se calculó la media y los intervalos de confianza al 95%. Estos valores se graficaron a partir del tamaño de la lista, la posición de las imágenes en la lista y el IR, y se muestran en la Figura 16. En esta figura se observa que la precisión disminuyó al incrementar el IR. Los resultados también indican que el reconocimiento estuvo relacionado con la posición que ocupó la imagen en la lista, de igual forma, se puede observar que la precisión disminuyó al incrementar el tamaño de la lista de imágenes. Sin embargo, los resultados indican que, en la lista de cinco imágenes, la precisión fue cercana al valor de una ejecución al azar (línea punteada en la Figura 16).

Figura 16

Precisión promedio de los monos del estudio



Nota. Las barras representan el intervalo de confianza al 95%. La línea punteada indica la precisión al azar. A) lista con tres imágenes; B) lista con cuatro imágenes; C) lista con cinco imágenes.

Los resultados del ANOVA anidado indicaron efectos medianos y significativos del IR ($F(2, 483) = 29.447, p < .001, \omega^2 = .10, IC\ 95\% = .6, .16$), efectos pequeños y significativos del tamaño de la lista ($F(2, 483) = 16.021, p < .001, \omega^2 = .06, IC\ 95\% = .02, .10$), efectos pequeños y significativos de la interacción del IR y el tamaño de la lista ($F(4, 483) = 3.838, p = .004, \omega^2 =$

.02, IC 95% = .00, .05), efectos no significativos para las categorías de las imágenes anidadas en el tamaño de la lista ($F(3, 483) = 1.109, p = .344, \omega^2 < .001, IC\ 95\% = -.01, .02$), y efectos medianos y significativos de la posición en la lista anidada en el tamaño de la lista ($F(9, 483) = 8.694, p < .001, \omega^2 = .12, IC\ 95\% = .06, .17$).

Las comparaciones múltiples mediante la prueba de Tukey no mostraron diferencias significativas para las categorías herramientas y frutas usadas en lista de tres imágenes ($p = 0.99, IC\ 95\% = -.091, .052$), ni para para las bebidas y botanas usadas en la lista de cuatro imágenes ($p = 1.0, IC\ 95\% = -.065, .058$), ni para los vegetales y objetos de casa usados en la lista con cinco imágenes ($p = .98, IC\ 95\% = -.031, .080$).

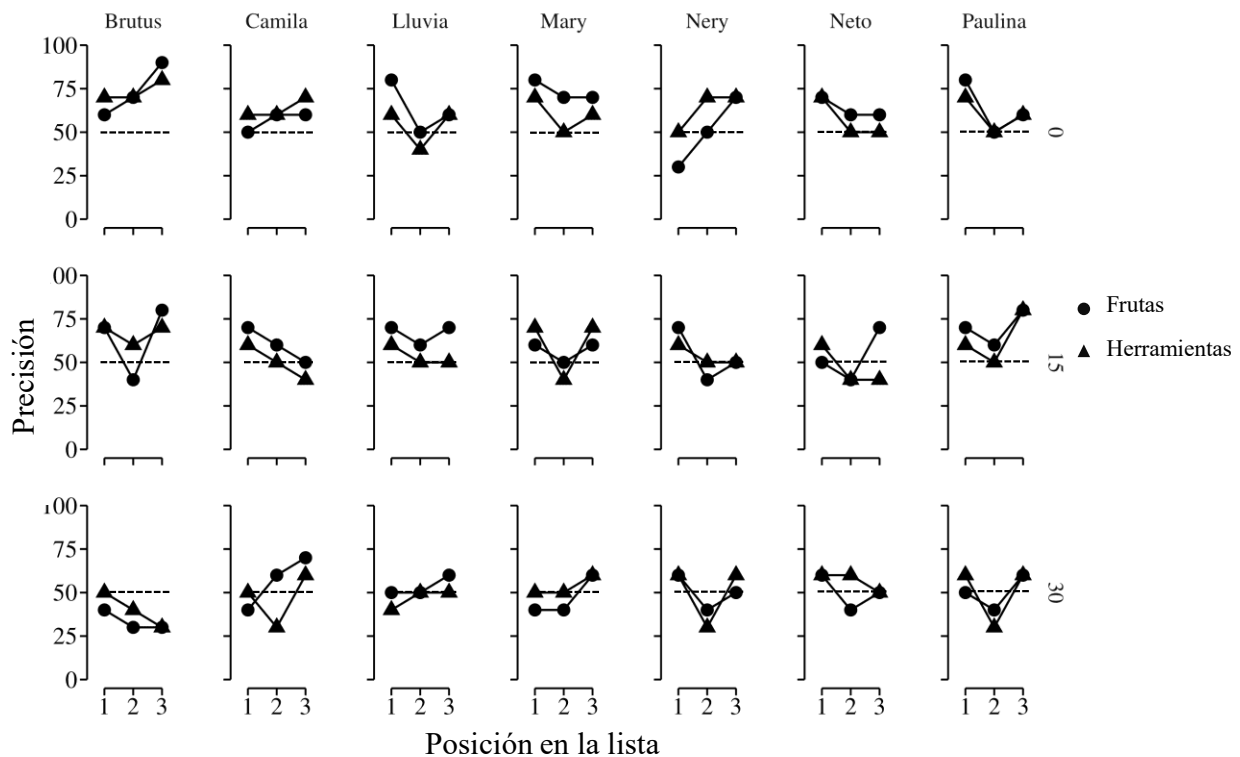
Algo importante a resaltar es que los IC de la Figura 16 mostraron traslape en todas las condiciones, lo que indica variabilidad entre los monos. Para analizar esta variabilidad, se graficaron los resultados de cada mono, usando como base el tamaño de la lista, la posición de las imágenes en la lista, las categorías de las imágenes y el IR como los muestran las Figuras 17, 18 y 19.

Para la lista de tres imágenes (Figura 17), los resultados mostraron en casi todas las condiciones, un porcentaje similar de precisión entre las categorías de frutas y herramientas. Sin embargo, Camila, Lluvia y Neto mostraron diferencias de precisión entre las categorías de las imágenes en diferentes IR. Los resultados mostraron mayores niveles de precisión cuando el IR fue 0s, la cual decreció al aumenta el IR, mostrando los niveles más bajos durante el IR 30 s. En relación a la posición de la imagen en la lista, los resultados mostraron variabilidad entre los monos y entre las condiciones. Por ejemplo, Brutus mostró una mayor precisión por la imagen al final de la lista (recencia) cuando el IR fue 0 s, una mayor precisión por las imágenes en la primera y la última posición (primacía y recencia) cuando el IR fue de 15 s, y niveles cercanos

de ejecución al azar cuando el IR fue de 30 s. Otros monos como Mary mostraron primacía con un IR 0 s, primacía y recencia con un IR 15 s y recencia con un IR 30 s, aunque sus niveles también fueron cercanos a la ejecución al azar. La ejecución de casi todos los monos fue cercana al nivel del azar cuando se empleó el IR 30 s.

Figura 17

Nivel de precisión alcanzando por cada modo en la lista con tres imágenes



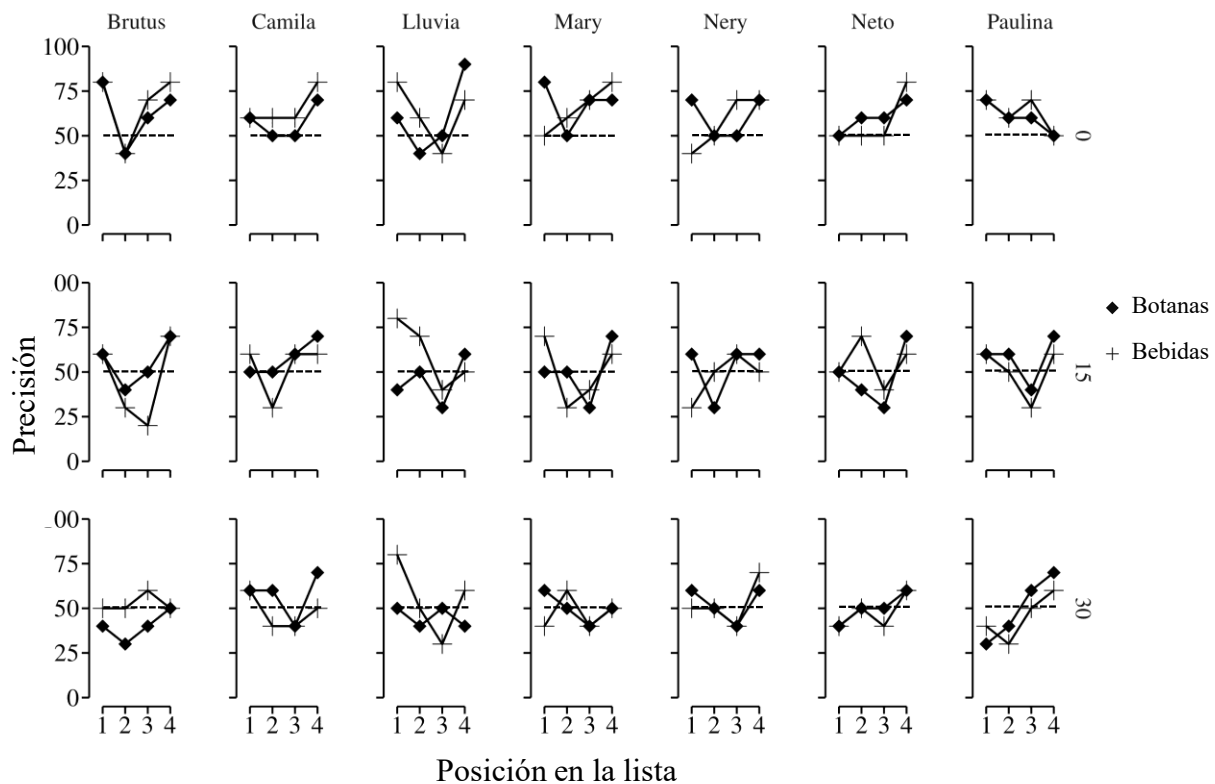
Nota. El número en la extrema derecha señala el IR. La línea punteada indica el nivel de precisión al azar.

Para la lista de cuatro imágenes (Figura 18), los resultados mostraron niveles de precisión similar entre las categorías de botanas y bebidas, sin embargo, algunos monos como Camila y Lluvia reconocieron mejor una de las categorías. En el caso de Camila, ella reconoció mejor las imágenes de las bebidas cuando el IR fue de 0 s, pero cuando se empleó un IR de 15 y los 30 s

reconoció, mejor las imágenes de botanas. En la condición con IR 0 s, Lluvia reconoció mejor las imágenes de bebidas en la posición uno y dos, y las botanas en las posiciones tres y cuatro. En condiciones con IR 15 y 30 s, Lluvia reconoció mejor las imágenes de bebidas.

Figura 18

Nivel de precisión alcanzando por cada modo en la lista con cuatro imágenes



Nota. El número en la extrema derecha señala el IR. La línea punteada indica el nivel de precisión al azar.

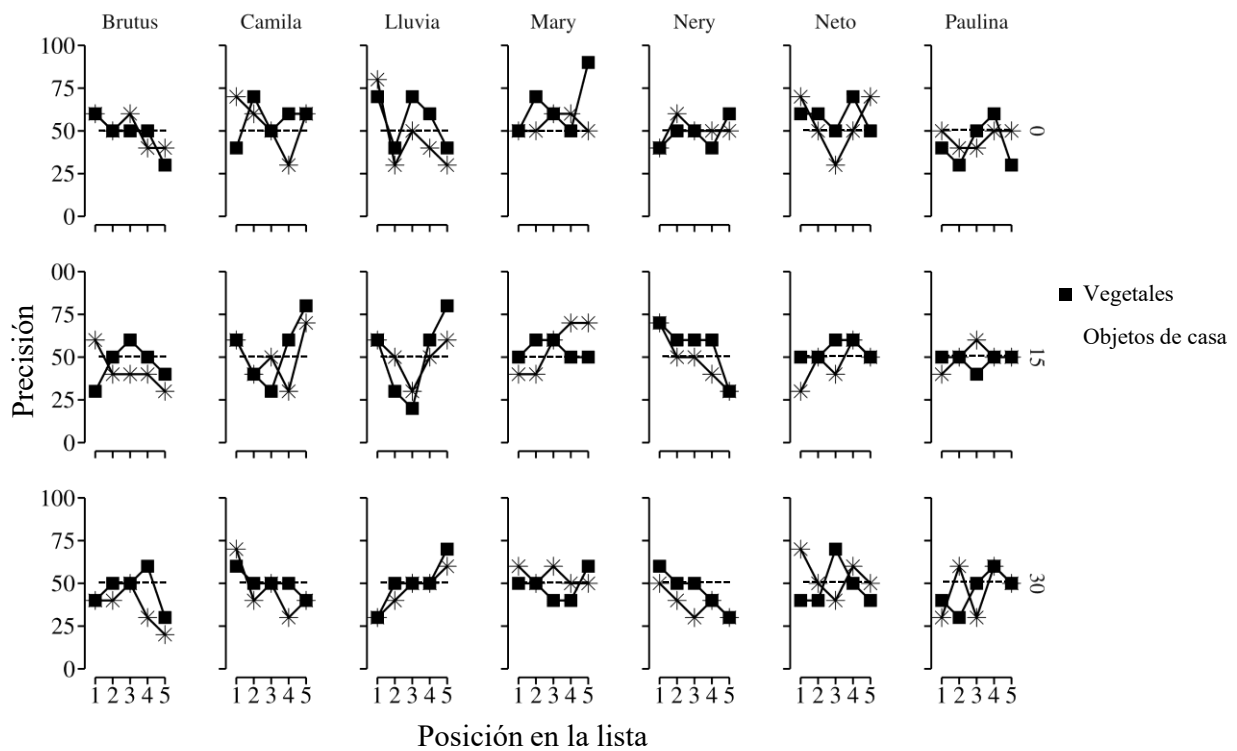
Los datos en la Figura 18 y 17 muestran al igual que en la Figura 17 que la precisión cayó al incrementarse el IR, pero el reconocimiento de las imágenes en alguna posición también cambio al cambiar el IR. Por ejemplo, Brutus mostró primacia y recencia cuando el IR fue de 0 y 15 s, sin embargo, la distribución fue plana y cercana al nivel del azar cuando el IR fue de 30 s.

Por su parte, Paulina mostró una tendencia por la primacía con un IR 0 s, primacía y recencia con el IR de 15s y recencia cuando el IR fue de 30 s. En la lista de cuatro imágenes, cuatro de siete monos mostraron niveles de precisión por arriba del azar cuando el IR fue de 30 s.

Finalmente, en la lista de cinco imágenes (Figura 19), los resultados mostraron precisiones cercanas al azar, en los tres IR. Seis de siete monos (Brutus, Camila, Lluvia, Mary, Neto y Paulina) mostraron diferencias en los niveles de precisión entre vegetales y objetos de casa. En el caso de Nery sus niveles de precisión en las tres condiciones, fueron cercanos al azar y no se mostraron diferencias entre categorías.

Figura 19

Nivel de precisión alcanzando por cada modo en la lista con cinco imágenes



Nota. El número en la extrema derecha señala el IR. La línea punteada indica el nivel de precisión al azar.

Se determinó si los niveles de precisión fueron diferentes a los niveles alcanzados por una ejecución al azar, ya que en las Figuras 17, 18 y 19 mostraron nivel de precisión cercanos al nivel del azar, especialmente cuando el IR fue de 30 s. Se compararon los niveles de precisión con una ejecución hipotética de datos al 50% que representarían la precisión alcanzada por una ejecución con una prueba Kruskal-Wallis y se compararon los niveles de precisión de cada IR en cada tamaño de lista.

Los resultados para la lista de tres imágenes mostraron que la precisión fue diferente y superior al azar cuando los IR fueron de 0 s, ($X^2(1) = 38.61, p < .001$) y 15 s ($X^2(1) = 15.09, p < .001$), pero la precisión fue similar a la ejecución al azar cuando el IR fue de 30 s ($X^2(1) = .0, p = 1$). Para la lista de cuatro imágenes los resultados indicaron diferencias significativas con respecto a una ejecución al azar cuando el IR fue 0 s ($X^2(1) = 33.17, p < .001$), pero fueron iguales a la ejecución al azar cuando el IR fue de 15 s ($X^2(1) = 3.44, p = .06$) y de 30 s ($X^2(1) = 0.60, p = .43$). Finalmente, para la lista de cinco imágenes las precisiones no fueron diferentes a una ejecución al azar cuando el IR fue de 0 s ($X^2(1) = 1.52, p = .21$) y 15 s ($X^2(1) = .47, p = .48$), pero si fueron diferentes cuando el IR fue de 30 s RI ($X^2(1) = 6.17, p = .01$).

Discusión general del experimento de memoria de reconocimiento

Los resultados mostraron que los análisis por grupo no reflejaron la ejecución individual de los monos araña, ya que hubo diferencias individuales en los efectos de orden serial y el efecto del tamaño de la lista asociados al incremento en el IR que no pudieron ser detectados por las gráficas grupales. En este sentido, las gráficas individuales reflejaron diversas características de la memoria de los monos araña que fueron capturadas por los análisis confirmatorios con el ANOVA anidada.

El ANOVA y las gráficas individuales mostraron que la precisión cayó al incrementarse el IR, lo que indica que es más difícil para los monos araña reconocer una imagen cuando incrementa el IR. Las gráficas individuales y el ANOVA anidado mostraron diferencias en los efectos de orden serial, pero estos efectos mostraron diferencias individuales, algunos individuos mostraron solo primacía, otros solo recencia y algunas más ambas; estos efectos de orden se vieron modulados por la duración del IR. Las gráficas individuales y el ANOVA también mostraron una reducción en la precisión asociada al incremento en el IR. Finalmente, los análisis mostraron diferencias en el reconocimiento de ciertas categorías de imágenes, sin embargo, el grueso general de los resultados indicó que las categorías usadas en cada tamaño de lista fueron reconocidas en forma similar.

En relación a la caída en la precisión, este hallazgo concuerda con lo reportado por Lind y cols (2015) en su metaanálisis de la tarea de igualdad a la muestra demorada. Los resultados con los monos también concuerdan con la propuesta de Lind y cols (2010) en relación al tamaño del IR en que se alcanza una precisión cercana al azar, ya que ellos calcularon que este valor era de 27 s y en este experimento los monos araña redujeron su precisión a valores cercanos al azar cuando el IR fue de 30 s. Sin embargo, los resultados en los monos araña concuerdan parcialmente con los resultados de Wright (1999) ya que los monos araña también mostraron cambios en los efectos de orden serial modulados por el IR. En el caso en los monos araña, los cambios son individuales y mientras unos individuos mostraron efectos de primacía en las condiciones de IR 0s, primacía y recencia cuando el IR fue 15s y recencia cuando el IR fue de 30 s; otros individuos mostraron los efectos contrarios.

El hecho de encontrar efectos combinados de las dos predicciones, podría estar relacionado con el tipo de tarea empleada en este experimento, la cual combinó características de

las tareas empleadas en ambos estudios, la presentación serial del experimento de Wright (1999) y la tarea de igualación a la muestra del metaanálisis de Lind y cols (2010). Este dato podría indicar que la tarea juega un papel más relevante de lo pensado en la estimación de las capacidades de reconocimiento. Por lo que usar una u otra tarea podría modificar las conclusiones a la que llegamos sobre las capacidades de la memoria de reconocimiento en animales no humanos.

Otra característica que fue diferencial en los monos araña comparado con otros primates, fue el efecto del tamaño de la lista, el cual previamente no pudo ser replicado en los estudios con monos ardilla (Roberts & Kraemer, 1981). Una posible explicación a esta diferencia puede ser el tipo de estímulos empleados en ambas tareas. Mientras los estudios con monos ardilla emplearon patrones geométricos más simples (Roberts & Kraemer, 1981), los estímulos empleados con los monos araña fueron imágenes de objetos más complejos. El tipo de estímulo empleado no es una variable trivial, estudios en humanos sobre el efecto del tamaño de la lista, han mostrado que este efecto se presenta en tareas donde se usan imágenes (Brandt et al., 2019; Kinnell & Dennis, 2012), pero no en tareas donde se usan palabras (Dennis et al., 2008).

Otra diferencia de la tarea empleada en los monos araña con respecto a las tareas empleadas en otros primates fue el requisito de respuesta que se les pidió a los primates, en algunos estudios sólo se les pidió a los individuos observar los estímulos de la lista y tocar alguno de ellos en la tarea terminal (Beran, 2011; Kano et al., 2008; Wright, 1999), otros estudios se les exigieron a los individuos un número de respuestas sobre los estímulos para pasar de uno al otro (Basile & Hampton, 2010) y otros estudios les pidieron realizar ambas, mirar y dar un número de respuestas sobre los estímulos (Roberts & Kraemer, 1981). En los estudios donde los individuos observaron los estímulos, el tiempo de presentación varió. Los macacos y los

capuchinos vieron las imágenes por 1 s (Wright, 1999), a los chimpancés se les pidió ver las imágenes por 1 s (Kano et al., 2008) o por 2 s (Beran, 2011), mientras los monos ardilla vieron por los estímulos por .5, 1 y 2 s (Roberts & Kraemer, 1981). Para el criterio de respuesta también observamos variaciones, para los macacos fue una RF 2 (Basile & Hampton, 2010), mientras los monos ardilla fueron sometidos a una RF 10 (Roberts & Kraemer, 1981). Bajo la premisa que el diseño de la tarea modifica la precisión y por lo tanto la interpretación sobre la memoria de reconocimiento, nos encontramos ante un fenómeno abordado mediante procedimientos muy heterogéneos y por lo tanto ante resultados también heterogéneos.

Asociado a esta heterogeneidad en las investigaciones, los resultados obtenidos en los monos araña resaltaron la importancia de los análisis individuales ya que los análisis por grupo no son capaces de capturar la variabilidad individual. De las investigaciones previas la mayoría han optado por los análisis grupales, sin embargo, los estudios en monos ardilla (Roberts, & Kraemer, 1981), monos capuchinos (Wright, 1999), y dos estudios en chimpancés (Beran, 2011; Kano, et al., 2008) han reportado el desempeño individual. De estos estudios, los trabajos en chimpancés son los únicos que han mostrado variabilidad entre individuos. En el experimento de Beran (2011), los resultados indicaron diferencias entre individuos cuando los chimpancés deben reconocer una imagen que pertenece a otra categoría (efecto de aislamiento), la mitad de los chimpancés mostró primacía y la otra mitad mostró recencia. En el estudio de Kano y cols. (2008), los chimpancés mostraron diferencias entre los individuos en el reconocimiento de imágenes con contenido emocional. Sin embargo, los estudios en chimpancés emplearon tamaños de muestra pequeños (cuatro y dos individuos respectivamente). Lo que limita interpretar si las diferencias individuales son una característica particular de algunas especies o sólo de algunos individuos.

Otros experimentos sobre memoria han reportado diferencias individuales tanto en primates (Altschul et al., 2019) como en humanos (Medrano et al., 2017). En el caso de los primates, el experimento de memoria a corto plazo del ManyPrimates Project mostró variaciones individuales en 10 de 11 especies que participaron en un experimento de memoria a corto plazo, sólo los orangutanes mostraron precisiones similares entre los individuos (Altschul et al., 2019). En el caso de humanos, estudios de neurobiología han mostrado diferencias en la memoria de reconocimiento asociadas al polimorfismo de genes que codifican para transportadores de dopamina, identificando que participantes con mayores transportadores de dopamina tienen más aciertos y tiempos de reacción más cortos comparados con participantes con menores transportadores de dopamina (Medrano et al., 2017).

Los estudios previos que se realizaron en este proyecto también indicaron cierto nivel de variabilidad individual en los monos araña. Por ejemplo, en los experimentos sobre RPT la mayoría de los individuos optó por una estrategia basada en la calidad, pero algunos individuos usaron una estrategia de elección basada en la recencia de las visitas a las parcelas. En el caso de la curva de olvido los EEM en cada condición mostraron variabilidad entre sujetos, aunque el MLM descartó que esta variabilidad fuera significativa y modulara el efecto de los factores fijos.

Ya que los datos mostraron variabilidad entre sujetos y variabilidad entre los procedimientos experimentales usados para medir la memoria de reconocimiento, sería importante proponer tareas experimentales que nos permitieran conocer más a fondo el origen de esta variabilidad. Para este propósito la tarea de igual/diferente presenta una ventaja en comparación con la tarea como igualación a la muestra. En la tarea igual diferente al presentarse ensayos donde se presentan imágenes que no se presentaron en la lista, permiten calcular diferentes parámetros psicofísicos (aciertos, falsas alarmas, rechazos correctos, omisiones, d' ,

sesgo, etc.), además; se pueden emplear estos parámetros para realizar análisis bayesianos (Brandt et al., 2019; Dennis et al., 2008; Kinnell & Dennis, 2012), los cuales son una poderosa herramienta de análisis que nos permite clasificar el desempeño individual en estrategias y categorías de repuesta, como se ha aplicado exitosamente en macacos y monos capuchinos en experimentos de categorización (Whitham & Washburn, 2020).

En conclusión, los resultados indican que los monos araña pueden emplear su memoria para reconocer imágenes que vieron en el pasado, pero este reconocimiento es modulado por el IR, la cantidad de imágenes que debe recordar (efecto del tamaño de la lista) y la posición de las imágenes en la lista (efecto de orden serial). El IR modula los efectos de orden serial, así como el recuerdo, por lo que, a mayor IR, menor precisión y cambios en el efecto de orden serial. Las respuestas de los monos araña mostraron diferencias individuales y podría representar una característica particular de esta especie, que es necesario corroborar en experimentos posteriores en otra tarea experimental.

Discusión general de la tesis

El proyecto se planteó como objetivo general investigar diferentes tipos de memoria en el mono araña de mano negra (*Ateles geoffroyi vellerosus*) manipulado dos variables: El tiempo o demora entre aprendizaje y prueba, y la cantidad de items a recordar. Para lograr esto se realizaron seis experimentos donde se probaron diferentes tipos y efectos relacionados con la memoria que han sido reportados en la literatura, lo cual implicó la adaptación de tareas experimentales diseñadas en otras especies y el entrenamiento de los monos araña para que pudieran realizar estas tareas. Los experimentos se ordenaron por la complejidad de la tarea, lo cual se refleja en el entrenamiento necesario y en la cantidad de sujetos que cumplieron los requisitos y que participaron en el experimento (16 individuos en la primera serie experimental, 10 en la segunda y 7 en la tercera). Algo a destacar sobre este aspecto fue que las hembras se mostraron más interesadas y cooperativas en todas las tareas experimentales, completando primero los criterios experimentales durante el entrenamiento.

Los resultados recabados en los seis experimentos mostraron que los monos araña emplean su memoria en diferentes situaciones, las cuales van desde el forrajeo, hasta la identificación de imágenes de diferentes categorías. En todas las situaciones el tiempo y la cantidad (recompensa, contenedores o imágenes), jugaron un papel importante. En el caso particular del tiempo todos los experimentos mostraron que al incrementarse las demoras o IR, la ejecución se modificó. Para la cantidad, esta variable mostró efectos dependientes de la tarea, cuando en la tarea se manipuló la cantidad de recompensa los efectos fueron positivos sobre el recuerdo, en cambio cuando se manipuló la cantidad de cajas o de imágenes, los efectos en la precisión fueron negativos.

La serie experimental sobre Regla de Peso Temporal (RPT) mostró que los monos araña pueden emplear su memoria para elegir una parcela de forrajeo, recordando las parcelas y sus características (posición o color), así como la calidad de estas y con la posibilidad de recordar esta información por al menos 24 h lo que implica una memoria a largo plazo. Es importante destacar que 24 h no es el límite de tiempo que los monos araña pueden recordar la información relacionada con el forrajeo de hecho, los estudios sobre estacionalidad de la dieta (Smith-Aguilar et al., 2016) y sobre el uso de rutas de alimentación indican que esta información podría mantenerse incluso por años (Di Fiore & Suarez, 2007)

En los experimentos de curva de memoria, el tiempo y la cantidad de cajas modularon el recuerdo de la posición espacial donde se escondió una recompensa e indicaron que los monos araña dispersan sus errores usando una función de generalización de las respuestas asociada a la demora. Los resultados de esta serie experimental, también señalaron que los monos araña no recuerdan el color de la caja donde se escondió una recompensa, por lo que su precisión no incrementó, Sin embargo; los colores permitieron reducir la generalización de los errores.

El experimento de memoria de reconocimiento, indicó que los monos araña son capaces de reconocer imágenes que vieron en el pasado y que este recuerdo fue modulado por tres variables, el tiempo (IR), la cantidad de imágenes que debían recordar y la posición de la imagen en la lista. Adicionalmente, los resultados también mostraron diferencias individuales que no se habían reportado previamente en la literatura sobre las capacidades de memoria de reconocimiento.

Un punto interesante a resalta es que los diferentes experimentos realizados con los monos araña mostraron diferencias pero también similitudes con reportes previos. En el caso de la serie experimental sobre RPT, los resultados mostraron que las elecciones de los monos araña

se ajustan más a las variables relevantes del modelo DLI (Matsumura et al., 2010; Tyler & Hargrove, 1997), el cual asume que los recursos se encuentran dispersos en el espacio y que los organismos tenderán a reducir la competencia, elementos que se ajustan a las características ecológicas de los monos araña (Pinacho-Guendulain & Ramos-Fernandez, 2017) y a las dinámicas de fisión-fusión que sigue esta especie para disminuir la competencia entre los individuos (Asensio et al., 2008), aunque los monos araña son capaces de recordar información sobre las parcelas.

Los resultados de curva de olvido contrastaron significativamente con las pruebas previas en los monos araña (Amici et al, 2010), ya que los estudios previos sobreestimaron la precisión, lo que probablemente se pudo deber a un diseño experimental inapropiado y al no controlar diferentes factores de confusión que afectan la precisión de los monos araña (orientación espacial), pero los resultados del experimento presentado aquí se asemejan a los resultados reportados por el ManyPrimates Project (Altschul et al., 2019), los cuales poseen un diseño experimental más sólido y por lo tanto más confiables. De igual forma, los errores mostraron un fenómeno de generalización reportado previamente en otras especies (Cheng et al., 1997; Glick et al., 1970).

En el caso de la memoria de reconocimiento, los resultados de los monos difieren de estudios previos ya que estos estudios reportaron un cambio dinámico de los efectos de orden serial (de recencia a primacía) al incrementar el IR, pero sin decrementar la precisión general de la tarea (Wright, 1999). Este resultado resulta poco factible ya que los estudios previos de curva de olvido (Altschul et al., 2019) y el metaanálisis sobre la tarea de igualdad a la muestra demorada (Lind et al., 2015), indicaron que la precisión se reduce incrementar el IR, efecto que presentaron los monos araña.

Los resultados aquí recabados representan el primer estudio sistemático de las habilidades de memoria de los monos araña de mano negra. Aunque hay diferentes investigaciones previas, estas solo presentaron fenómenos de memoria de forma aislada sin hacer experimentos que probaran modificaciones paramétricas de las variables que modulan la memoria. En este sentido este proyecto de tesis cumple con este punto, realizando variaciones sistemáticas del tiempo y la cantidad y probando los efectos de estas en tres condiciones donde es necesario emplear la memoria.

Los resultados de todos los experimentos apuntan a estrategias y sistemas de memoria generales a todas las especies de primates, pero también indican particularidades de los monos araña en el funcionamiento de la memoria, que van desde el recuerdo y el uso de la calidad de las parcelas de forrajeo, el ínfimo efecto de la cantidad de contenedores en la curva de memoria, hasta las diferencias individuales en los efectos de primacía y recencia en el experimento de memoria de reconocimiento. Estos resultados complementan la visión de procesos generales y los análisis de grupo que forman parte de la visión tradicional en los estudios de cognición animal (Bräuer et al., 2020), pero también resaltan aproximaciones más contemporáneas que reivindican las variaciones individuales como una parte importante de la actividad cognitiva (Boogert et al. 2018).

Como resultado de esta tesis y los experimentos aquí presentados, se publicaron tres artículos originales en las revistas, *Conductual (Memory and amount of reward in the modulation of spider monkeys' foraging decisions)*, *Journal of Comparative Psychology (Forgetting curve in spider monkeys (Ateles geoffroyi): Effects of delay but not the amount of information)* e *International Journal of Comparative Psychology (Individual variability in visual recognition memory of black-handed spider monkeys (Ateles geoffroyi))*. Adicionalmente se publicó un

capítulo de divulgación publicado en el libro Estudios Contemporáneos en Cognición Comparada (*La cognición de los primates mexicanos*) y esta en revisión un segundo capítulo próximo a publicarse en el libro titulado Estudios Cognitivos en Diferentes Sistemas Biológicos (*La memoria de los organismos*), por lo que la tesis contribuyó al acervo científico y metodológico de la especie, los primates y las ciencias cognitivas y del comportamiento.

Aunque se cuidaron muchos aspectos del diseño y las tareas experimentales empleadas con los monos araña, los experimentos aquí presentados tuvieron limitaciones, si bien estos no invalidan los resultados presentados, abren la posibilidad a realizar estudios futuros que resuelvan estas limitaciones, pero también abre la posibilidad de probar nuevas variables. La limitante en común de los experimentos de este proyecto fue la cantidad de sujetos empleados en los estudios, sin embargo, este es un problema común en los estudios cognitivos con primates no humanos (Stevens, 2017). Esta característica se podría compensar al hacer convenios de colaboración científica con otros centros de investigación y buscar la manera de integrar al trabajo científico a colecciones privadas de fauna (Perdue, 2019). El hacer trabajos de investigación con otros centros, también abre posibilidades para que se desarrollen programas de enriquecimiento ambiental y de esta manera retribuirles a los animales por su participación, ya que son pieza indispensable en los trabajos de investigación (Clark, 2017; Greggor et al., 2014; Paz y Miño, 2005).

En relación a las posibilidades futuras, estas deben seguir indagando la memoria y otros procesos cognitivos, las variables relacionadas con este proceso, las características particulares de los monos arañas y los mecanismos involucrados, así como descubrir los factores ecológicos que han impulsado adaptaciones particulares. A continuación, se describen algunas de las

posibles pruebas futuras que se pueden hacer, en relación a cada una de las investigaciones que se realizaron con los monos araña.

Aunque los estudios sobre la RPT demostraron que esta no puede predecir de manera precisa las decisiones de forrajeo de los monos araña, la tarea experimental es un procedimiento bastante útil, que al adaptarse nos permitiría hacer varias preguntas sobre las capacidades cognitivas de los monos araña, modificando el tipo de caja, las distancias, el tipo de recompensa usado en cada fase. Otra característica que se podría modificar es la demora a la prueba de ensayo único, acortando esta para poder medir memoria a corto plazo y o alargándola para conocer los límites de la memoria a largo plazo, agregar una tarea extra durante la demora nos permitiría estudiar efectos de interferencia. En relación al tipo de contenedor, se podrían modificar las formas y tipos de estímulos discriminativos empleados y así evaluar si el tipo de estímulo mejora a empeora el recuerdo. Otros cambios podrían incluir variables sociales como la competencia, o usar la conducta de otro individuo para adquirir información sobre la localización de la recompensa.

En el caso de la curva de olvido, las primeras pruebas tendrían que evaluar el aparato experimental empleado y constatar si los resultados pueden ser alterados por el tipo de aparato, comenzando con pruebas sobre la distancia entre los contenedores, el tamaño del contenedor y la forma en que los monos araña tienen acceso a las recompensas. Los cambios pueden involucrar pruebas de corrección del error, ya que los datos indican que los monos araña distribuyen sus errores en sitios cercanos a la caja con la recompensa, por lo que, al permitirles un segundo intento, estos podrían incrementar su precisión si es que las elecciones de los monos araña se hacen bajo un esquema de reducción del error. Otras pruebas futuras podrían incluir pruebas sobre el efecto de la calidad de la recompensa y pruebas de desarrollo de las habilidades

mnemónicas, ya que muchas de las capacidades de memoria se desarrollan a lo largo de la vida de los primates (Matzke & Castro, 1998; Zhou et al., 2016).

En el caso de las pruebas sobre memoria de reconocimiento, anteriormente mencionamos que uno de los primeros cambios que se podrían realizar serían cambios en el tipo de tarea empleada, ya que las tareas de igual/diferente presentan ventajas metodológicas y de análisis comparadas con las tareas de igualdad a la muestra. Los cambios en la tarea pueden implicar también cambios en el tipo de estímulos empleados, haciendo pruebas sobre el reconocimiento de individuos, ya que en el estudio que se realizó con los monos araña no se probó si eran capaces de reconocer fotografías de sus conespecíficos, como se ha probado previamente en chimpancés (Beran, 2011). En el tipo de estímulos también se podría probar estímulos reales, ya que estudios previos han indicado que los estímulos reales en 3-D son más memorables que fotografías de objetos (Snow et al., 2014).

En todos los futuros proyectos se debe poner especial cuidado en el diseño de investigación y la tarea experimental. Si bien el diseño debe garantizar la confiabilidad de las mediciones es claro que en algunas ocasiones los diseños de investigación pueden promover el uso de estrategias o mecanismos que contaminan los datos, de tal forma que los resultados son el reflejo de la situación experimental diseñada, y en mayor o menor medida del proceso que se pretendía evaluar en el experimento (Rosnow & Rosenthal, 1997; Strohmets, 2008). Como se mencionó, el reporte de Amici y cols. (2010) empleó una cantidad reducida de ensayos y no controló la orientación espacial de los individuos, por lo que todo esto pudo contribuir al incremento y la sobreestimación de la precisión en monos araña. Los experimentos aquí presentados también representaron un esfuerzo para mejorar las investigaciones previas, generando replicas y pruebas de generalidad de los supuestos de muchas teorías y fenómenos en

memoria. Estos ejercicios son de suma importancia en diferentes áreas de la psicología dada la crisis de replicabilidad por la que aún atraviesa la psicología (Maxwell et al., 2015; Rodgers & Shrout, 2018; Stevens, 2017), y ha generado conocimiento inválido y/o poco confiable, que al ser empleado en la toma de decisiones públicas puede generar problemas serios (Tackett et al., 2019).

Esta crisis ha abierto puertas y ha generado oportunidades de investigación, sobre todo se han generado grupos de colaboración entre instituciones, como el “ManyPrimates Project” el cual tiene como objetivo generar proyectos colaborativos que implementen comparaciones entre especies válidas y confiables (Cauchoix & Chaine, 2016; MacLean et al., 2012; Primates et al., 2019), en las cuales se evalúen no sólo el efecto de las especies, sino también se evalúen las características en las que se realizan las pruebas, el alojamiento de los individuos y los ajustes en los aparatos necesarios para evaluar a cada especie. Estos proyectos permitirán generar conocimiento, aplicable a diferentes especies y permitirá identificar las peculiaridades de cada especie de una manera más precisa y rápida.

En síntesis, es importante continuar con los estudios comparativos sobre las habilidades cognitivas en animales, incrementando los procesos estudiados, eligiendo las tareas experimentales adecuadas, y diseñando los proyectos con el objetivo de reducir al mínimo las explicaciones alternativas. Esto nos llevará a un entendimiento profundo de las características estudiadas y al desarrollo de teorías y marcos explicativos más sólidos sobre el comportamiento y el papel que juega la cognición en el día a día de los organismos. Para los monos araña el estudio de las capacidades cognitivas complementará los estudios previos de la especie y enriquecerá la literatura y las explicaciones sobre el comportamiento de esta especie.

Referencias

- Aben, B., Stapert, S., & Blokland, A. (2012). About the distinction between working memory and short-term memory. *Frontiers in Psychology, 3*(AUG), 1–9.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00301>
- Ackerman, S. (1992) Discovering the brain. Disponible desde:
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK234157/>
- Adler, R. F., & Benbunan-fich, R. (2015). *The Effects of Task Difficulty and Multitasking on Performance. 27*(4). <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/iwc/iwu005>
- Altschul, D. M., Beran, M. J., Bohn, M., Call, J., DeTroy, S., Duguid, S. J., Egelkamp, C. L., Fichtel, C., Fischer, J., Flessert, M., Hanus, D., Haun, D. B. M., Haux, L. M., Hernandez-Aguilar, R. A., Herrmann, E., Hopper, L. M., Joly, M., Kano, F., Keupp, S., ... Watzek, J. (2019). Establishing an infrastructure for collaboration in primate cognition research. *PLOS ONE, 14*(10), e0223675. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223675>
- Alvarado, A., Jara, E., Vila, J., & Rosas, J. M. (2006). Time and order effects on causal learning. *Learning and Motivation, 37*(4), 324–345. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2005.11.001>
- Alvarado, A., Juárez, R., Cabrera, R., Strempler-Rubio, E., & Vila, J. (2012). Efectos del tiempo y del valor subjetivo de las experiencias en niños preescolares. *Acta de Investigación Psicológica, 2*(3), 868–877.
http://www.dt.co.kr/contents.html?article_no=2012071302010531749001
- Alvarado, M. C., Murphy, K. L., & Baxter, M. G. (2017). Visual recognition memory is impaired in rhesus monkeys repeatedly exposed to sevoflurane in infancy. *British Journal of Anaesthesia, 119*(3), 517–523. <https://doi.org/10.1093/bja/aew473>

- Amici, F., Aureli, F., Visalberghi, E., & Call, J. (2009). Spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*) follow gaze around barriers: Evidence for perspective taking? *Journal of Comparative Psychology*, *123*(4), 368–374.
<https://doi.org/10.1037/a0017079>
- Amici, F., Call, J., & Aureli, F. (2009). Variation in withholding of information in three monkey species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1671), 3311–3318.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0759>
- Amici, F., Aureli, F., & Call, J. (2010). Monkeys and apes: Are their cognitive skills really so different? *American Journal of Physical Anthropology*, *143*, 188–197.
- Anderson, J. R., & Schooler, L. J. (1991). Reflections of the environment in memory. *Psychological Science*, *2*, 396–408.
- Andrews, K. (2015). *The animal mind: an introduction to the philosophy of animal cognition*. Canada: Routledge/Taylor & Francis Group.
- Asensio, N., Korstjens, A. H., Schaffner, C. M., & Aureli, F. (2008). Intragroup aggression, fission-fusion dynamics and feeding competition in spider monkeys. *Behaviour*, *145*(7), 983–1001. <https://doi.org/10.1163/156853908784089234>
- Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. En *The Psychology of Learning and Motivation* (Vol. 2, Issue 5, pp. 89–195).
[https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60422-3](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60422-3)
- Aureli, F., & Schaffner, C. M. (2010). Spider monkeys. *Current Biology*, *20*(15), R624–R626.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.06.040>

Awh, E., Barton, B., & Vogel, E. K. (2007). Visual working memory represents a fixed number of items regardless of complexity. *Psychological Science*, *18*(7), 622–628.

<https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2007.01949.x>

Baddeley, A. (1992). Working memory. *Science*, *255*(5044), 556–559.

<https://doi.org/10.1126/science.1736359>

Baddeley, A. (2000). Short term and working memory. En E. Tulving & F. I. M. Craik (Eds.), *The Oxford handbook of memory* (pp. 77-92). USA: Oxford University Press.

Baddeley, A. (2010). Working memory. *Current Biology*, *20*(4), R136–R140.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.12.014>

Bergman, E. T., & Roediger, H. L. (1999). Can Bartlett's repeated reproduction experiments be replicated? *Memory and Cognition*, *27*(6), 937–947. <https://doi.org/10.3758/BF03201224>

Barker, G. R. I., Bird, F., Alexander, V., & Warburton, E. C. (2007). Recognition memory for objects, place, and temporal order: A disconnection analysis of the role of the medial prefrontal cortex and perirhinal cortex. *Journal of Neuroscience*, *27*(11), 2948–2957.

<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5289-06.2007>

Barrouillet, P., De Paepe, A., & Langerock, N. (2012). Time causes forgetting from working memory. *Psychonomic Bulletin and Review*, *19*(1), 87–92. <https://doi.org/10.3758/s13423-011-0192-8>

Basile, B. M., & Hampton, R. (2010). Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) shows robust primacy and recency in memory for small list, but not, large image set. *Behavioural Processes*, *83*, 183-190.

- Basile, B. M., Hampton, R. R., Suomi, S. J., & Murray, E. A. (2009). An assessment of memory awareness in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, *12*(1), 169–180.
<https://doi.org/10.1007/s10071-008-0180-1>
- Bayern, A. M. P. vo., Danel, S., Auersperg, A. M. I., Mioduszevska, B., & Kacelnik, A. (2018). Compound tool construction by New Caledonian crows. *Scientific Reports*, *8*(1), 1–8.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-33458-z>
- Bennet, B., & Murdock, Jr. (1962). Serial position effect of free recall. *Journal of Experimental Psychology*, *64*, 482-488.
- Beran, M. J. (2011). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) show the isolation effect during serial list recognition memory tests. *Animal Cognition*, *14*(5), 637–645.
<https://doi.org/10.1007/s10071-011-0398-1>
- Beran, M. J., Parrish, A. E., Perdue, B. M., & Washburn, D. A. (2014). Comparative cognition: past, present, and future. *International journal of comparative psychology*, *27*(1), 3–30.7
- Berthaume, M. A. (2016). Food mechanical properties and dietary ecology. *American Journal of Physical Anthropology*, *159*(October 2015), 79–104. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22903>
- Bezanson, M. (2017). Prehensile Tail. En *The International Encyclopedia of Primatology* (Vol. 74, Issue 8, pp. 1–2). John Wiley & Sons, Inc.
<https://doi.org/10.1002/9781119179313.wbprim0456>
- Blanchard, T. C., & Hayden, B. Y. (2015). Monkeys are more patient in a foraging task than in a standard intertemporal choice task. *PLoS ONE*, *10*(2), 1–11.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117057>

- Blanco, E., Santamaría, J., Chamizo, V. D., & Rodrigo, T. (2006). Area and peak shift effects in a navigation task with rats. *International Journal of Psychology and Psychological Therapy*, 6(3), 313–330.
- Bolhuis, J. J., & van Kampen, H. S. (1988). Serial position curves in spatial memory in rats: Primacy and recency effects. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 40, 135–149.
- Bonci, D. M. O., Neitz, M., Neitz, J., de Lima Silveira, L. C., & Ventura, D. F. (2013). The genetics of New World monkey visual pigments. *Psychology and Neuroscience*, 6(2), 133–144. <https://doi.org/10.3922/j.psns.2013.2.02>
- Boogert, N. J., Madden, J. R., Morand-Ferron, J., & Thornton, A. (2018). Measuring and understanding individual differences in cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1756). <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0280>
- Boyle, A. (2020). The impure phenomenology of episodic memory. *Mind and Language*, 35(5), 641–660. <https://doi.org/10.1111/mila.12261>
- Bracis, C., Gurarie, E., Van Moorter, B., & Goodwin, R. A. (2015). Memory effects on movement behavior in animal foraging. *PLOS ONE*, 10(8), e0136057. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136057>
- Brady, T. F., Konkle, T., Alvarez, G. A., & Oliva, A. (2008). Visual long-term memory has a massive storage capacity for object details. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(38), 14325–14329. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803390105>
- Brady, T. F., Konkle, T., & Alvarez, G. A. (2011). A review of visual memory capacity: Beyond individual items and toward structured representations. *Journal of Vision*, 11(5), 4–4. <https://doi.org/10.1167/11.5.4>

- Brandt, M., Zaiser, A.-K., & Schnuerch, M. (2019). Homogeneity of item material boosts the list length effect in recognition memory: A global matching perspective. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 45(5), 834–850.
<https://doi.org/10.1037/xlm0000594>
- Bräuer, J., Hanus, D., Pika, S., Gray, R., & Uomini, N. (2020). Old and new approaches to animal cognition: There is not “one cognition.” *Journal of Intelligence*, 8(3), 28.
<https://doi.org/10.3390/jintelligence8030028>
- Briseño-Jaramillo, M., Estrada, A., & Lemasson, A. (2015). Behavioural innovation and cultural transmission of communication signal in black howler monkeys. *Scientific Reports*, 5(February), 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep13400>
- Broadbent, N. J., Gaskin, S., Squire, L. R., & Clark, R. E. (2010). Object recognition memory and the rodent hippocampus. *Learning & Memory*, 17(1), 5–11.
<https://doi.org/10.1101/lm.1650110>
- Brodbeck, D. R. (1994). Memory for spatial and local cues: A comparison of a storing and a nonstoring species. *Animal Learning & Behavior*, 22(2), 119–133.
<https://doi.org/10.3758/BF03199912>
- Brodziak, A., Kołat, E., & Różyk-Myrta, A. (2014). In search of memory tests equivalent for experiments on animals and humans. *Medical Science Monitor*, 20, 2733–2739.
<https://doi.org/10.12659/MSM.891056>
- Bromley, S. M., & Doty, R. L. (1995). Odor recognition memory is better under bilateral than unilateral test conditions. *Cortex*, 31(1), 25–40. [https://doi.org/10.1016/S0010-9452\(13\)80103-7](https://doi.org/10.1016/S0010-9452(13)80103-7)

- Bui, D. C., Maddox, G. B., & Balota, D. A. (2013). The roles of working memory and intervening task difficulty in determining the benefits of repetition. *Psychonomic Bulletin & Review*, 20(2), 341–347. <https://doi.org/10.3758/s13423-012-0352-5>
- Byrne, R. W., & Bates, L. A. (2010). Primate social cognition: Uniquely primate, uniquely social, or just unique? *Neuron*, 65(6), 815–830. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.03.010>
- Cartmill, M. (2010). Primate classification and diversity. En M. L. Platt & A. A. Ghazanfar (Eds.), *Primate neuroethology* (pp. 10-30). USA: Oxford University Press.
- Castro, C.A. (1997). Primacy and recency effects in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) using a serial probe recognition task: II. Effects of atropine sulfate. *Behavioral Neuroscience*, 111, 676-682.
- Cauchoix, M., & Chaine, A. S. (2016). How can we study the evolution of animal minds? *Frontiers in Psychology*, 7(MAR), 1–18. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00358>
- Ceballos, G. (2014). *Mammals of Mexico*. USA: Johns Hopkins University Press.
- Chapman, C. A., Rothman, J. M., & Lambert, J. E. (2012). Primate foraging strategies and nutrition: behavioral and evolutionary implications. En J. C. Mitani, J. Call, P. M. Kappeler, R. A. Palombit, & J. B. Silk (Eds.), *The Evolution of Primate Societies* (1st ed., pp. 149–168). University of Chicago Press.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., & Wrangham, R. W. (1995). Ecological constraints on group size: An analysis of spider monkey and chimpanzee subgroups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(1), 59–70. <https://doi.org/10.1007/BF00175729>

- Chater, N., & Vitányi, P. M. B. (2003). The generalized universal law of generalization. *Journal of Mathematical Psychology*, *47*(3), 346–369. [https://doi.org/10.1016/S0022-2496\(03\)00013-0](https://doi.org/10.1016/S0022-2496(03)00013-0)
- Chaves, Ó. M., & Bicca-Marques, J. C. (2016). Feeding strategies of brown howler monkeys in response to variations in food availability. *PLoS ONE*, *11*(2), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145819>
- Chelonis, J. J., Cox, A. R., Karr, M. J., Prunty, P. K., Baldwin, R. L., & Paule, M. G. (2014). Comparison of delayed matching-to-sample performance in monkeys and children. *Behavioural Processes*, *103*, 261–268. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.01.002>
- Cheng, K. (2000). Shepard's universal law supported by honeybees in spatial generalization. *Psychological Science*, *11*(5), 403–408. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00278>
- Cheng, K., & Spetch, M. L. (2002). Spatial generalization and peak shift in humans. *Learning and Motivation*, *33*(3), 358–389. [https://doi.org/10.1016/S0023-9690\(02\)00003-6](https://doi.org/10.1016/S0023-9690(02)00003-6)
- Cheng, K., Spetch, M. L., & Johnston, M. (1997). Spatial peak shift and generalization in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *23*(4), 469–481. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.23.4.469>
- Ciaramitaro, V. M., Cameron, E. L., & Glimcher, P. W. (2001). Stimulus probability directs spatial attention: An enhancement of sensitivity in humans and monkeys. *Vision Research*, *41*(1), 57–75. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(00\)00203-0](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(00)00203-0)
- Clark, F. (2017). Cognitive enrichment and welfare: Current approaches and future directions. *Animal Behavior and Cognition*, *4*(1), 52–71. <https://doi.org/10.12966/abc.05.02.2017>
- Clark, R. E. (2013). Recognition memory: An old idea given new life. *Current Biology*, *23*(17), R725–R727. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.07.037>

- Clark, R. E., Zola, S. M., & Squire, L. R. (2000). Impaired recognition memory in rats after damage to the hippocampus. *Journal of Neuroscience*, *20*(23), 8853–8860.
<https://doi.org/20/23/8853> [pii]
- Cohen, M. A., Horowitz, T. S., & Wolfe, J. M. (2009). Auditory recognition memory is inferior to visual recognition memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(14), 6008–6010. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811884106>
- Cook, R. G. (1993). The experimental analysis of cognition in animals. *Psychological Science*, *4*(3), 174–178. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1993.tb00483.x>
- Cowan, N. (2008). What are the differences between long-term, short-term, and working memory? In *Progress in Brain Research* (Vol. 169, Issue 20, pp. 323–338). Elsevier.
[https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(07\)00020-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(07)00020-9)
- Cowan, N. (2010). The magical mystery four. *Current Directions in Psychological Science*, *19*(1), 51–57. <https://doi.org/10.1177/0963721409359277>
- Crnic, L.S., Reite, M.L., & Shucard, D.W. (1982) The Development of attachment and affiliative systems. En Emde R.N., Harmon R.J. (eds) *Animal models of human behavior. Topics in Developmental Psychobiology*. Boston: Springer.
- Crystal, J. D. (2010). Episodic-like memory in animals. *Behavioural Brain Research*, *215*(2), 235–243. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.03.005>
- Crystal, J. D., & Shettleworth, S. (1994). Spatial list learning in black-capped chickadees. *Animal Learning and Behavior*, *22*, 77-83.
- Cristóbal-Azkarate, J., & Arroyo-Rodríguez, V. (2007). Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and

implications for conservation. *American Journal of Primatology*, 69(9), 1013–1029.

<https://doi.org/10.1002/ajp.20420>

Dausch-Ibañez, D., Hernández-Salazar, L. T., & Laska, M. (2019). Taste responsiveness of spider monkeys to dietary ethanol. *Chemical Senses*, 44(8), 631–638.

<https://doi.org/10.1093/chemse/bjz049>

Day, J. E. L., Kyriazakis, I., & Rogers, P. J. (1998). Food choice and intake: Towards a unifying framework of learning and feeding motivation. *Nutrition Research Reviews*, 11(1), 25–43.

<https://doi.org/10.1079/nrr19980004>

Deaner, R. O., van Schaik, C. P., & Johnson, V. (2006). Do some taxa have better domain-general cognition than others? A meta-Analysis of nonhuman primate studies.

Evolutionary Psychology, 4(1), 147470490600400.

<https://doi.org/10.1177/147470490600400114>

Dennis, S., Lee, M. D., & Kinnell, A. (2008). Bayesian analysis of recognition memory: The case of the list-length effect. *Journal of Memory and Language*, 59(3), 361–376.

<https://doi.org/10.1016/j.jml.2008.06.007>

Devenport, J. A., & Devenport, L. D. (1993). Time-dependent decisions in dogs (*Canis familiaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(2), 169–173.

<https://doi.org/10.1037/0735-7036.107.2.169>

Devenport, J. A., Patterson, M. R., & Devenport, L. D. (2005). Dynamic averaging and foraging decisions in horses (*Equus caballus*). *Journal of Comparative Psychology*, 119(3), 352–

358. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.119.3.352>

- Devenport, L. D., & Devenport, J. A. (1994). Time-dependent averaging of foraging information in least chipmunks and golden-mantled ground squirrels. *Animal Behaviour*, 47(4), 787–802. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1111>
- Devenport, L., Hill, T., Wilson, M., & Ogden, E. (1997). Tracking and averaging in variable environments: A transition rule. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23(4), 450–460. <https://doi.org/10.1037/0097-7403.23.4.450>
- Di Fiore, A., & Campbell, C. J. (2007). The atelines: Variation in ecology, behavior, and social organization. En C. J. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger & S. K. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 155-185). USA: Oxford University Press.
- Di Fiore, A., & Suarez, S. A. (2007). Route-based travel and shared routes in sympatric spider and woolly monkeys: Cognitive and evolutionary implications. *Animal Cognition*, 10(3), 317–329. <https://doi.org/10.1007/s10071-006-0067-y>
- Dias, P. A. D., Coyohua-Fuentes, A., Canales-Espinosa, D., & Rangel-Negrín, A. (2015). Group structure and dynamics in black howlers (*Alouatta pigra*): A 7-year Perspective. *International Journal of Primatology*, 36(2), 311–331. <https://doi.org/10.1007/s10764-015-9827-3>
- Dias, P. A. D., & Rangel-Negrín, A. (2015). Diets of howler monkeys. En M. M. Kowalewski, P. A. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani, & D. Youlatos (Eds.), *Howler Monkeys* (pp. 21–56). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4_2
- Dominy, N. J., & Lucas, P. W. (2001). Ecological importance of trichromatic vision to primates. *Nature*, 410(6826), 363–366. <https://doi.org/10.1038/35066567>

- Dominy, N. J., Lucas, P. W., Osorio, D., & Yamashita, N. (2001). The sensory ecology of primate food perception. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 10(5), 171–186. <https://doi.org/10.1002/evan.1031>
- Eaton, T., Hutton, R., Leete, J., Lieb, J., Robeson, A., & Vonk, J. (2018). Bottoms-up! Rejecting top-down human-centered approaches in comparative psychology. *International Journal of Comparative Psychology*, 31, Article 37589.
- Ebbinghaus, H. (1913). *Memory a contribution to experimental psychology*. USA: Teachers Collage, Columbia University.
- Eliasson, M., Hernandez Salazar, L. T., & Laska, M. (2015). Spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) are less sensitive to the odor of aliphatic ketones than to the odor of other classes of aliphatic compounds. *Neuroscience Research*, 99, 46–54. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2015.05.008>
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004). Comparing the complex cognition of birds and primates. En L. J. Rogers & G. Kaplan (Eds.), *Comparative Vertebrate Cognition* (pp. 3–55). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8913-0_1
- Ergorul, C., & Eichenbaum, H. (2004). The hippocampus and memory for “What,” “Where,” and “When.” *Learning & Memory*, 11(4), 397–405. <https://doi.org/10.1101/lm.73304>
- Estrada, A. (1984). La primatología de campo en México: Ecología y comportamiento de los primates mexicanos (*Alouatta palliata* y *Ateles Geoffroyi*) en las selvas húmedas del sureste de México. *Estudios de Antropología Biológica*, 2, 517-532.
- Fagot, J., & Cook, R. G. (2006). Evidence for large long term capacities in baboons and pigeons and its implications for learning and the evolution of cognition. *Proceedings of the National Academy of Science*, 103, 17564-17567.

- Farrar, B., Boeckle, M., & Clayton, N. (2020). Replications in comparative cognition: What should we expect and how can we improve? *Animal Behavior and Cognition*, 7(1), 1–22. <https://doi.org/10.26451/abc.07.01.02.2020>
- Feinberg, L. M., Allen, T. A., Ly, D., & Fortin, N. J. (2012). Recognition memory for social and non-social odors: Differential effects of neurotoxic lesions to the hippocampus and perirhinal cortex. *Neurobiology of Learning and Memory*, 97(1), 7–16. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2011.08.008>
- Feix, T., Kivell, T. L., Pouydebat, E., & Dollar, A. M. (2015). Estimating thumb-index finger precision grip and manipulation potential in extant and fossil primates. *Journal of The Royal Society Interface*, 12(106), 20150176–20150176. <https://doi.org/10.1098/rsif.2015.0176>
- Felton, A. M., Felton, A., Lindenmayer, D. B., & Foley, W. J. (2009). Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology*, 23(1), 70–78. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01526.x>
- Fernald, R. D. (2017). Cognitive skills and the evolution of social systems. *The Journal of Experimental Biology*, 220(1), 103–113. <https://doi.org/10.1242/jeb.142430>
- Finch, G. (1942). Delayed matching from sample and nonspatial delayed response in chimpanzees. *Journal of Comparative Psychology*, 34, 315-319.
- Fischer, H. (2011). A History of the Central Limit Theorem. En K. v. Meyenn (Ed.), *Distribution* (Vol. 6). Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87857-7>
- Fleagle, J. G. (2013). *Primate adaptation and evolution* (Third). Academic Press.

- Forbes, J. M., & Provenza, F. D. (2009). Integration of learning and metabolic signals into a theory of dietary choice and food intake. In *Ruminant physiology: Digestion, metabolism, growth and reproduction* (pp. 3–19). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851994635.0003>
- Fortes, V. B., Bicca-Marques, J. C., Urbani, B., Fernández, V. A., & da Silva Pereira, T. (2015). Ranging behavior and spatial cognition of howler monkeys. En M. M. Kowalewski, P. A. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani, & D. Youlatos (Eds.), *Howler Monkeys* (pp. 219–255). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4_9
- Fox, M. W., & Spencer, J. W. (1967). Development of the delayed response in the dog. *Animal Behaviour*, *15*(1), 162–168. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(67\)80028-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(67)80028-9)
- Fysh, M. C. (2018). Individual differences in the detection, matching and memory of faces. *Cognitive Research: Principles and Implications*, *3*(1), 20. <https://doi.org/10.1186/s41235-018-0111-x>
- Garbarini, N. (2010). Primates as a model for research. *Disease Models & Mechanisms*, *3*(1–2), 15–19. <https://doi.org/10.1242/dmm.004861>
- Garamszegi, L. Z. (2016). A simple statistical guide for the analysis of behaviour when data are constrained due to practical or ethical reasons. *Animal Behaviour*, *120*, 223–234. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.11.009>
- Gariépy, J.-F., Watson, K. K., Du, E., Xie, D. L., Erb, J., Amasino, D., & Platt, M. L. (2014). Social learning in humans and other animals. *Frontiers in Neuroscience*, *8*(March), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fnins.2014.00058>
- Gilad, Y., Wiebe, V., Przeworski, M., Lancet, D., & Pääbo, S. (2004). Loss of olfactory receptor genes coincides with the acquisition of full trichromatic vision in primates. *PLoS Biology*, *2*(1), e5. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020005>

- Glander, K. E. (1982). The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *Yearbook of Physical Anthropology*, 25, 1-18. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330250503>
- Glick, S. D., Jarvik, M. E., Levin, B., & Carley, J. L. (1970). An automated multiples choice test of short-term spatial memory for monkeys. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 13(3), 317–318. <https://doi.org/10.1901/jeab.1970.13-317>
- Godfrey-Smith, P. (2001). Environmental complexity and the evolution of cognition. En R. Sternberg & J. Kaufman (Eds.), *The evolution of intelligence* (1st ed., pp. 223–249). Mahwah: Lawrence Erlbaum Associates.
- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Chaves, Ó. M., Sánchez-López, S., Stoner, K. E., & Riba-Hernández, P. (2009). Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: Current knowledge and future directions. *American Journal of Primatology*, 71(1), 8–20. <https://doi.org/10.1002/ajp.20625>
- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Oyama, K., Sork, V., Chapman, C. A., & Stoner, K. E. (2012). Sleeping sites and latrines of spider monkeys in continuous and fragmented rainforests: Implications for seed dispersal and forest regeneration. *PLoS ONE*, 7(10), 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046852>
- Greggor, A. L., Clayton, N. S., Phalan, B., & Thornton, A. (2014). Comparative cognition for conservationists. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 489-495.
- Gronlund, S. D., & Elam, L. E. (1994). List-length effect: Recognition accuracy and variance of underlying distributions. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 20(6), 1355–1369. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.20.6.1355>

- Groves, C. (2018). Primate taxonomy. En *The International Encyclopedia of Biological Anthropology* (pp. 1–6). John Wiley & Sons, Inc.
<https://doi.org/10.1002/9781118584538.ieba0405>
- Hagen, J. W., Hargrave, S., & Ross, W. (1973). Prompting and rehearsal in short-term memory. *Child Development*, 44(1), 201. <https://doi.org/10.2307/1127704>
- Hernández-Salazar, L. T., Dominy, N. J., & Laska, M. (2015). The Sensory systems of *Alouatta*: Evolution with an eye to ecology. En *Howler Monkeys* (Issue January, pp. 317–336). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1957-4_12
- Heyselaar, E., Johnston, K., & Pare, M. (2011). A change detection approach to study visual working memory of the macaque monkey. *Journal of Vision*, 11(3), 11–11.
<https://doi.org/10.1167/11.3.11>
- Hintzman, D. L. (1976). Repetition and Memory. En *Psychology of Learning and Motivation - Advances in Research and Theory* (Vol. 10, Issue C, pp. 47–91).
[https://doi.org/10.1016/S0079-7421\(08\)60464-8](https://doi.org/10.1016/S0079-7421(08)60464-8)
- Hiramatsu, C., Melin, A. D., Aureli, F., Schaffner, C. M., Vorobyev, M., & Kawamura, S. (2009). Interplay of olfaction and vision in fruit foraging of spider monkeys. *Animal Behaviour*, 77(6), 1421–1426. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.012>
- Hopkins, M. E. (2016). Mantled howler monkey spatial foraging decisions reflect spatial and temporal knowledge of resource distributions. *Animal Cognition*, 19(2), 387–403.
<https://doi.org/10.1007/s10071-015-0941-6>
- Hopkins, W. D., Cantalupo, C., Wesley, M. J., Hostetter, A. B., & Pilcher, D. L. (2002). Grip morphology and hand use in chimpanzees (*Pan troglodytes*): Evidence of a left hemisphere

- specialization in motor skill. *Journal of Experimental Psychology: General*, 131(3), 412–423. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.131.3.412>
- Huber, L., & Wilkinson, A. (2012), Evolution of cognition: A comparative approach. En F.G., Barth, P., Giampieri-Deutsch, H.D. Klein (eds) *Sensory Perception*. Springer, Vienna. https://doi.org/10.1007/978-3-211-99751-2_8
- Hunt, K. D. (2016). Why are there apes? Evidence for the co-evolution of ape and monkey ecomorphology. *Journal of Anatomy*, 228(4), 630–685. <https://doi.org/10.1111/joa.12454>
- Hunter, W. S. (1913). The delayed reaction in animals and children. *Animal Behavior Monographs*, 2, 86.
- Jacobs, G. H., & Deegan, J. F. (2001). Photopigments and colour vision in New World monkeys from the family Atelidae. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1468), 695–702. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1421>
- Jacobs, J., Hwang, G., Curran, T., & Kahana, M. J. (2006). EEG oscillations and recognition memory: Theta correlates of memory retrieval and decision making. *NeuroImage*, 32(2), 978–987. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.018>
- Janmaat, K. R. L. (2019). What animals do not do or fail to find: A novel observational approach for studying cognition in the wild. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 28(6), 303–320. <https://doi.org/10.1002/evan.21794>
- Johnsen, D. O., Johnson, D. K., & Whitney, R. A. (2012). History of the use of nonhuman primates in biomedical research. En C.R. Abee, K. Mansfield, S. Tardif & T. Morris (Eds.), *Nonhuman primates in biomedical research: volume 1 biology and management* (pp. 1-33). Canada: Elsevier.

- Jonides, J., Lewis, R. L., Nee, D. E., Lustig, C. A., Berman, M. G., & Moore, K. S. (2008). The mind and brain of short-term memory. *Annual Review of Psychology*, *59*(1), 193–224. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.59.103006.093615>
- Johnston, R. A., & Edmonds, A. J. (2009). Familiar and unfamiliar face recognition: A review. *Memory*, *17*(5), 577–596. <https://doi.org/10.1080/09658210902976969>
- Jones, A. L. (2008). The evolution of brachiation in ateline primates, ancestral character states and history. *American Journal of Physical Anthropology*, *137*(2), 123–144. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20766>
- Jutras, M. J., & Buffalo, E. A. (2010). Synchronous neural activity and memory formation. *Current Opinion in Neurobiology*, *20*(2), 150–155. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.02.006>
- Kamil, A. (1985). The ecology of foraging behavior: Implications for animal learning and memory. *Annual Review of Psychology*, *36*(1), 141–169. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.36.1.141>
- Kamil, A. C., Balda, R. P., & Olson, D. J. (1994). Performance of four seed-caching corvid species in the radial-arm maze analog. *Journal of Comparative Psychology*, *108*(4), 385–393. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.108.4.385>
- Kano, F., Tanaka, M., & Tomonaga, M. (2008). Enhanced recognition of emotional stimuli in the chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Animal Cognition*, *11*(3), 517–524. <https://doi.org/10.1007/s10071-008-0142-7>
- Kawamura, S. (2016). Color vision diversity and significance in primates inferred from genetic and field studies. *Genes and Genomics*, *38*(9), 779–791. <https://doi.org/10.1007/s13258-016-0448-9>

- Kinnell, A., & Dennis, S. (2012). The role of stimulus type in list length effects in recognition memory. *Memory & Cognition*, *40*(3), 311–325. <https://doi.org/10.3758/s13421-011-0164-2>
- Kraemer, P. J., & Golding, J. M. (1997). Adaptive forgetting in animals. *Psychonomic Bulletin and Review*, *4*(4), 480–491. <https://doi.org/10.3758/BF03214337>
- Laland, K. N., & Hoppitt, W. (2003). Do animals have culture? *Evolutionary Anthropology*, *12*(3), 150–159. <https://doi.org/10.1002/evan.10111>
- Lambert, M. L., Seed, A. M., & Slocombe, K. E. (2015). A novel form of spontaneous tool use displayed by several captive greater vasa parrots (*Coracopsis vasa*). *Biology Letters*, *11*(12), 20150861. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0861>
- Larsson, J., Maitz, A., Hernandez Salazar, L. T., & Laska, M. (2014). Gustatory responsiveness to the 20 proteinogenic amino acids in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Physiology & Behavior*, *127*, 20–26. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.01.003>
- Laska, M. (1998). Laterality in the use of the prehensile tail in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Cortex*, *34*(1), 123–130. [https://doi.org/10.1016/S0010-9452\(08\)70741-X](https://doi.org/10.1016/S0010-9452(08)70741-X)
- Laska, M., Hernández-Salazar, L. T., & Luna, E. (2000a). Food preferences and nutrient composition in captive spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology*, *21*(4), 671–683. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1005517421510>
- Laska, M., Salazar, L. T. H., Rodriguez Luna, E., & Hudson, R. (2000b). Gustatory responsiveness to food-associated acids in the spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, *41*(2), 213–221. <https://doi.org/10.1007/BF02557803>

- Laska, M., & Tutsch, M. (2000). Laterality of tail resting posture in three species of New World primates. *Neuropsychologia*, *38*(7), 1040–1046. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(99\)00147-5](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00147-5)
- Laska, M., Hernández-Salazar, L. T., & Luna, E. R. (2003). Successful acquisition of an olfactory discrimination paradigm by spider monkeys, *Ateles geoffroyi*. *Physiology and Behavior*, *78*(2), 321–329. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(02\)00976-9](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(02)00976-9)
- Lemelin, P. (1995). Comparative and functional myology of the prehensile tail in new world monkeys. *Journal of Morphology*, *224*(3), 351–368. <https://doi.org/10.1002/jmor.1052240308>
- Levitis, D. A., Lidicker, W. Z., & Freund, G. (2009). Behavioural biologists do not agree on what constitutes behaviour. *Animal Behaviour*, *78*(1), 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.03.018>
- Liberman, D.A (2012). Human learning and memory. United Kingdom, Cambridge: Cambridge University Press.
- Lind, J., Enquist, M., & Ghirlanda, S. (2015). Animal memory: A review of delayed matching-to-sample data. *Behavioural Processes*, *117*, 52–58. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.11.019>
- Lindshield, S. M., & Rodrigues, M. A. (2009). Tool use in wild spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Primates*, *50*(3), 269–272. <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0144-3>
- MacDonald, S. E., & Ritvo, S. (2016). Comparative cognition outside the laboratory. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, *11*(1), 49–61. <https://doi.org/10.3819/ccbr.2016.110003>

- MacLean, E. L., Matthews, L. J., Hare, B. A., Nunn, C. L., Anderson, R. C., Aureli, F., Brannon, E. M., Call, J., Drea, C. M., Emery, N. J., Haun, D. B. M., Herrmann, E., Jacobs, L. F., Platt, M. L., Rosati, A. G., Sandel, A. A., Schroepfer, K. K., Seed, A. M., Tan, J., ... Wobber, V. (2012). How does cognition evolve? Phylogenetic comparative psychology. *Animal Cognition*, *15*(2), 223–238. <https://doi.org/10.1007/s10071-011-0448-8>
- MacLean, E. L., Hare, B., Nunn, C. L., Addessi, E., Amici, F., Anderson, R. C., Aureli, F., Baker, J. M., Bania, A. E., Barnard, A. M., Boogert, N. J., Brannon, E. M., Bray, E. E., Bray, J., Brent, L. J. N., Burkart, J. M., Call, J., Cantlon, J. F., Cheke, L. G., ... Zhao, Y. (2014). The evolution of self-control. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(20), E2140–E2148. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323533111>
- Macphail, E. M. (1982). *Brain and intelligence in vertebrates*. Oxford: Clarendon Press.
- Madan, C. R. (2020). Rethinking the definition of episodic memory. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, *74*(3), 183–192. <https://doi.org/10.1037/cep0000229>
- Markowitsch, H. J., & Staniloiu, A. (2011). Memory, auto-noetic consciousness, and the self. *Consciousness and Cognition*, *20*(1), 16–39. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.09.005>
- Matsumura, S., Arlinghaus, R., & Dieckmann, U. (2010). Foraging on spatially distributed resources with sub-optimal movement, imperfect information, and travelling costs: Departures from the ideal free distribution. *Oikos*, *119*(9), 1469–1483. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18196.x>
- 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. 3-28). Hong Kong: Springer.

- Matzke, S.M. & Castro C.A. (1998). Primacy and recency effects in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) using a serial probe recognition task: III. A developmental analysis
Developmental Psychobiology, 111, 676-682.
- Maxwell, S. E., Lau, M. Y., & Howard, G. S. (2015). Is psychology suffering from a replication crisis?. What does “failure to replicate” really mean? *American Psychologist*, 70(6), 487–498. <https://doi.org/10.1037/a0039400>
- McDermott, K. B., & Roedinger, H. L. (2018). Memory (encoding, storage, retrieval) NOBA.
<https://nobaproject.com/modules/memory-encoding-storage-retrieval#license>
- Medrano, P., Nyhus, E., Smolen, A., Curran, T., & Ross, R. S. (2017). Individual differences in EEG correlates of recognition memory due to DAT polymorphisms. *Brain and Behavior*, 7(12), 1–16. <https://doi.org/10.1002/brb3.870>
- Melin, A. D., Hiramatsu, C., Fedigan, L. M., Schaffner, C. M., Aureli, F., & Kawamura, S. (2012). Polymorphism and Adaptation of Primate Colour Vision. En P. Pantorati (Ed.), *Evolutionary Biology: Mechanisms and Trends* (pp. 225–241). Springer Berlin Heidelberg.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-30425-5_13
- Melin, A. D., Khetpal, V., Matsushita, Y., Zhou, K., Campos, F. A., Welker, B., & Kawamura, S. (2017). Howler monkey foraging ecology suggests convergent evolution of routine trichromacy as an adaptation for folivory. *Ecology and Evolution*, 7(5), 1421–1434.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2716>
- Melin, A. D., Kline, D. W., Hickey, C. M., & Fedigan, L. M. (2013). Food search through the eyes of a monkey: A functional substitution approach for assessing the ecology of primate color vision. *Vision Research*, 86, 87–96. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2013.04.013>

Melton, A. W. (1963). Implications of short-term memory for a general theory of memory.

Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior, 2(1), 1–21.

[https://doi.org/10.1016/S0022-5371\(63\)80063-8](https://doi.org/10.1016/S0022-5371(63)80063-8)

Miller, G. A. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63(2), 81–97.

<https://doi.org/10.1037/h0043158>

Miranda, M. I. (2012). Taste and odor recognition memory: The emotional flavor of life.

Reviews in the Neurosciences, 23(5–6), 481–499. <https://doi.org/10.1515/revneuro-2012-0064>

Motes-Rodrigo, A., Torres Ramirez, C. E., Hernandez Salazar, L. T., & Laska, M. (2018). Hand preferences in two unimanual and two bimanual coordinated tasks in the black-handed spider monkey (*Ateles geoffroyi*). *132*(2), 220–229.

<https://doi.org/https://doi.org/10.1037/com0000110>

Murdock, B. B. (1962). The serial position effect of free recall. *Journal of Experimental*

Psychology, 64(5), 482–488. <https://doi.org/10.1037/h0045106>

Murre, J. M. J., & Dros, J. (2015). Replication and analysis of Ebbinghaus' forgetting curve.

PLOS ONE, 10(7), e0120644. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120644>

Nakagawa, S., & Cuthill, I. C. (2007). Effect size, confidence interval and statistical

significance: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, 82(4), 591–605.

<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00027.x>

National Research Council (2003). Guidelines for the Use of Mammals in Neuroscience & Behavioural research. In *Contemporary topics in laboratory animal science*.

- Nevo, O., & Heymann, E. W. (2015). Led by the nose: Olfaction in primate feeding ecology. *Evolutionary Anthropology*, 24(4), 137–148. <https://doi.org/10.1002/evan.21458>
- Nevo, O., Heymann, E. W., Schulz, S., & Ayasse, M. (2016). Fruit odor as a ripeness signal for seed-dispersing primates? A case study on four neotropical plant species. *Journal of Chemical Ecology*, 42(4), 323–328. <https://doi.org/10.1007/s10886-016-0687-x>
- Nevo, O., Orts Garri, R., Hernandez Salazar, L. T., Schulz, S., Heymann, E. W., Ayasse, M., & Laska, M. (2015). Chemical recognition of fruit ripeness in spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Scientific Reports*, 5, 1–10. <https://doi.org/10.1038/srep14895>
- Nicklasson, S., Sjöström, D., Amundin, M., Roth, D., Hernandez Salazar, L. T., & Laska, M. (2018). Taste responsiveness to two steviol glycosides in three species of nonhuman primates. *Current Zoology*, 64(1), 63–68. <https://doi.org/10.1093/cz/zox012>
- Ostner J. (2018) Primate Social Cognition: Evidence from Primate Field Studies. En: Di Paolo L., Di Vincenzo F., De Petrillo F. (eds) *Evolution of Primate Social Cognition. Interdisciplinary Evolution Research*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93776-2_7
- Pablo-Rodríguez, M., Hernández-Salazar, L. T., Aureli, F., & Schaffner, C. M. (2015). The role of sucrose and sensory systems in fruit selection and consumption of *Ateles geoffroyi* in Yucatan, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 31(3), 213–219. <https://doi.org/10.1017/S0266467415000085>
- Palagi, E., & Dapporto, L. (2006). Beyond odor discrimination: Demonstrating Individual Recognition by Scent in Lemur Catta. *Chemical Senses*, 31(5), 437–443. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjj048>

Parker, A., Wilding, E., & Akerman, C. (1998). The von Restorff Effect in visual object recognition memory in humans and monkeys: The role of frontal/perirhinal interaction.

Journal of Cognitive Neuroscience, *10*(6), 691–703.

<https://doi.org/10.1162/089892998563103>

Pascalis, O., & Bachevalier, J. (1998). Face recognition in primates: A cross-species study.

Behavioural Processes, *43*(1), 87–96. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(97\)00090-9](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(97)00090-9)

Pastor-Nieto, R. (2015). Health and welfare of howler monkeys in captivity. En M. M.

Kowalewski, P. A. Garber, L. Cortés-Ortiz, B. Urbani, & D. Youlatos (Eds.), *Howler*

Monkeys (pp. 313–355). Springer New York. [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4_12)

[4_12](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-1960-4_12)

Paz y Miño, G. (2005). Animal cognition and its role in conservation behavior. *The Conservation*

Behaviorist, *1*, 3-10.

Perdue, B. M. (2019). Comparative cognition research in zoos. En *Scientific Foundations of Zoos and Aquariums* (pp. 490–510). Cambridge University Press.

<https://doi.org/10.1017/9781108183147.019>

Pereira, S., Hernandez Salazar, L. T., & Laska, M. (2020). Taste detection threshold of human

(*Homo sapiens*) subjects and taste preference threshold of black-handed spider monkeys

(*Ateles geoffroyi*) for the sugar substitute isomalt. *Primates*.

<https://doi.org/10.1007/s10329-020-00868-5>

Phillips, K. A., Bales, K. L., Capitanio, J. P., Conley, A., Czoty, P. W., 't Hart, B. A., Hopkins,

W. D., Hu, S. L., Miller, L. A., Nader, M. A., Nathanielsz, P. W., Rogers, J., Shively, C.

A., & Voytko, M. Lou. (2014). Why primate models matter. *American Journal of*

Primateology, *76*(9), 801–827. <https://doi.org/10.1002/ajp.22281>

- Pinacho-Guendulain, B., & Ramos-Fernández, G. (2017). Influence of fruit availability on the fission–fusion dynamics of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *International Journal of Primatology*, 38(3), 466–484. <https://doi.org/10.1007/s10764-017-9955-z>
- Pratt, N., Willoughby, A., & Swick, D. (2011). Effects of working memory load on visual selective attention: Behavioral and electrophysiological evidence. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5(JUNE), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00057>
- Pratte, M. S. (2020). Set size effects on working memory precision are not due to an averaging of slots. *Attention, Perception, and Psychophysics*, 82, 2937–2949. <https://doi.org/https://doi.org/10.3758/s13414-019-01902-5>
- Presotto, A., & Izar, P. (2010). Spatial reference of black capuchin monkeys in Brazilian Atlantic Forest: egocentric or allocentric? *Animal Behaviour*, 80(1), 125–132. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.009>
- Primates, M., Altschul, D., Beran, M., Bohn, M., Caspar, K., Fichtel, C., Försterling, M., Grebe, N., Hernandez-Aguilar, R. A., Kwok, S. C., Rodrigo, A. M., Proctor, D., Sanchez-Amaro, A., Simpson, E. A., Szabelska, A., Taylor, D., van der Mescht, J., Völter, C., & Watzek, J. (2019). Collaborative open science as a way to reproducibility and new insights in primate cognition research. 62(3), 205–220.
- Pritchard, D. J., Hurly, T. A., Tello-Ramos, M. C., & Healy, S. D. (2016). Why study cognition in the wild (and how to test it)? *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 105(1), 41–55. <https://doi.org/10.1002/jeab.195>
- Quillfeldt, J. A. (2016). Behavioral methods to study learning and memory in rats. En M. L. Andersen & S. Tufik (Eds.), *Rodent model as tools in ethical biomedical Research* (pp.

271–311). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-11578-8_17

R Core Team (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org/>

Ranc, N., Moorcroft, P. R., Ossi, F., & Cagnacci, F. (2021). Experimental evidence of memory-based foraging decisions in a large wild mammal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(15), e2014856118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2014856118>

Reddy, R. B., MacLean, E. L., Sandel, A. A., & Hare, B. (2015). Social inhibitory control in five lemur species. *Primates*, *56*(3), 241–252. <https://doi.org/10.1007/s10329-015-0467-1>

Raby, C. R., & Clayton, N. S. (2012). Episodic-like memory in food-caching birds. En N. M. Seel (Ed.), *Encyclopedia of the Sciences of Learning* (pp. 1159–1162). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-1428-6_743

Reed, P. (2000). Serial position effects in recognition memory for odors. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *26*(2), 411–422. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.26.2.411>

Reynolds, A. M. (2012). Fitness-maximizing foragers can use information about patch quality to decide how to search for and within patches: Optimal Lévy walk searching patterns from optimal foraging theory. *Journal of the Royal Society Interface*, *9*(72), 1568–1575. <https://doi.org/10.1098/rsif.2011.0815>

Reynoso-Cruz, J. E., Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A., Canales-Espinosa, D., & Dias, P. A. D. (2016). Measures of food intake in mantled howling monkeys. *Primates*, *57*(2), 161–166. <https://doi.org/10.1007/s10329-016-0513-7>

- Riba-Hernández, P., Stoner, K. E., & Lucas, P. W. (2003). The sugar composition of fruits in the diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in tropical humid forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, *19*(6), 709–716. <https://doi.org/10.1017/S0266467403006102>
- Riba-Hernández, P., Stoner, K. E., & Osorio, D. (2004). Effect of polymorphic colour vision for fruit detection in the spider monkey *Ateles geoffroyi*, and its implications for the maintenance of polymorphic colour vision in platyrrhine monkeys. *Journal of Experimental Biology*, *207*(14), 2465–2470. <https://doi.org/10.1242/jeb.01046>
- Rich, J. B. (2011). Recognition memory. En J. S. Kreutzer, J. DeLuca, & B. Caplan (Eds.), *Encyclopedia of Clinical Neuropsychology* (Issue 2001, pp. 2124–2128). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-79948-3_1148
- Riedel, W. J., & Blokland, A. (2015). Declarative Memory. En *Handbook of Experimental Pharmacology* (Vol. 228, pp. 215–236). https://doi.org/10.1007/978-3-319-16522-6_7
- Rimbach, R., Link, A., Montes-Rojas, A., Di Fiore, A., Heistermann, M., & Heymann, E. W. (2014). Behavioral and physiological responses to fruit availability of spider monkeys ranging in a small forest fragment. *American Journal of Primatology*, *76*(11), 1049–1061. <https://doi.org/10.1002/ajp.22292>
- Roberts, W. A., & Kraemer, P. J. (1981). Recognition memory for lists of visual stimuli in monkeys and humans. *Animal Learning & Behavior*, *9*(4), 587–594. <https://doi.org/10.3758/BF03209795>
- Rodgers, J. L., & Shrout, P. E. (2018). Psychology's replication crisis as scientific opportunity: A précis for policymakers. *Policy Insights from the Behavioral and Brain Sciences*, *5*(1), 134–141. <https://doi.org/10.1177/2372732217749254>

- Rodríguez, A., Alquézar, B., & Peña, L. (2013). Fruit aromas in mature fleshy fruits as signals of readiness for predation and seed dispersal. *New Phytologist*, *197*(1), 36–48.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04382.x>
- Rodriguez, J. S., & Paule, M. G. (2009). Working memory delayed response task in monkeys. En J. J. Buccafusco (Ed.) *Methods of behavior analysis in neuroscience*, (capítulo 12), USA: Taylor and Francis. Recuperado de
<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK5227/?report=reader>
- Roelfsema, P. R., & Treue, S. (2014). Basic neuroscience research with nonhuman primates: A small but indispensable component of biomedical research. *Neuron*, *82*(6), 1200–1204.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.06.003>
- Rohatgi, A. (2020). WebPlotDigitizer (Version 4.3) [Computer software]. Retrieved from
<https://apps.automeris.io/wpd/>
- Roitblat, H. L., & Harley, H. E. (1988). Spatial delayed matching to sample performance by rats: Learning memory and proactive interference. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *14*, 71-82.
- Rosas, J. M., García-Gutiérrez A., Abad, M. J. F., y Callejas-Aguilera, J. E. (2005). Contexto y recuperación de la información: ¿qué hace que la recuperación de la información sea dependiente del contexto?. En J. Vila, y J. M. Rosas (Eds.) *Aprendizaje causal y recuperación de la información. Perspectivas teóricas*, (pp. 47-61). Ediciones del Lunar.
- Rosati, A. G., & Hare, B. (2012). Chimpanzees and bonobos exhibit divergent spatial memory development. *Developmental Science*, *15*(6), 840–853. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2012.01182.x>

- Rosenfield, K. A., Semple, S., Georgiev, A. V., Maestripieri, D., Higham, J. P., & Dubuc, C. (2019). Experimental evidence that female rhesus macaques (*Macaca mulatta*) perceive variation in male facial masculinity. *Royal Society Open Science*, 6(1), 181415. <https://doi.org/10.1098/rsos.181415>
- Rosnow, R. L., & Rosenthal, R. (1997). *People studying people: artifacts and ethics in behavioral research*. New York: W.H. Freeman.
- Roth, G. (2015). Convergent evolution of complex brains and high intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1684), 20150049–20150049. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0049>
- Rylands, A. B., & Mittermeier, R. A. (2009). The diversity of the new world primates (Platyrrhini): An annotated taxonomy. En P. A. Garber, A. Estrada, J. C. Bica-Marquez, E. W. Heymann, & K. Striers (Eds.), *South American primates: Comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation* (pp. 23–54). New York. <https://doi.org/10.1088/1751-8113/44/8/085201>
- Salkind, N. J. (2010). *Encyclopedia of research design* (Vols. 1-0). Thousand Oaks, CA: SAGE Publications, Inc. doi: 10.4135/9781412961288
- Sánchez-Solano, K. G., Morales-Mávil, J. É., Laska, M., Melin, A., & Hernández-Salazar, L. T. (2020). Visual detection and fruit selection by the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*). *American Journal of Primatology*, 82(10). <https://doi.org/10.1002/ajp.23186>
- Santorelli, C. J., Schaffner, C. M., Campbell, C. J., Notman, H., Pavelka, M. S., Weghorst, J. A., & Aureli, F. (2011). Traditions in spider monkeys are biased towards the social domain. *PLoS ONE*, 6(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016863>

- Sarrafcchi, A., Odhammer, A. M. E., Hernández-Salazar, L. T., & Laska, M. (2013). Olfactory sensitivity for six predator odorants in CD-1 mice, human subjects, and spider monkeys. *PLoS ONE*, 8(11), e80621. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080621>
- Schwartz, B. L., & Evans, S. (2001). Episodic memory in primates. *American Journal of Primatology*, 55(2), 71–85. <https://doi.org/10.1002/ajp.1041>
- Schwartz, B. L., Hoffman, M. L., & Evans, S. (2005). Episodic-like memory in a gorilla: A review and new findings. *Learning and Motivation*, 36(2 SPEC. ISS.), 226–244. <https://doi.org/10.1016/j.lmot.2005.02.012>
- Shepard, R. (1987). Toward a universal law of generalization for psychological science. *Science*, 237(4820), 1317–1323. <https://doi.org/10.1126/science.3629243>
- Shepherd (2010). Following gaze: Gaze-following behavior as a window into social cognition. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 4(March), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fnint.2010.00005>
- Shettleworth, S. J. (1993). Where is the comparison in comparative cognition? Alternative research programs. *Psychological Science*, 4(3), 179–184. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1993.tb00484.x>
- Shettleworth S. J. (2010). *Evolution cognition and behavior*. Canada, Oxford University Press.
- Smarandache-Wellmann, C. R. (2016). Arthropod neurons and nervous system. *Current Biology*, 26(20), R960–R965. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.07.063>
- Smith-Aguilar, S. E., Ramos-Fernández, G., & Getz, W. M. (2016). Seasonal changes in socio-spatial structure in a group of free-living spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *PLoS ONE*, 11(6), 1–28. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157228>

- Snow, J. C., Skiba, R. M., Coleman, T. L., & Berryhill, M. E. (2014). Real-world objects are more memorable than photographs of objects. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8(OCT), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00837>
- Sánchez-Solano, K. G., Morales-Mávil, J. É., Laska, M., Melin, A., & Hernández-Salazar, L. T. (2020). Visual detection and fruit selection by the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*). *American Journal of Primatology*, 82(10). <https://doi.org/10.1002/ajp.23186>
- Spreng, R. N. (2013). Examining the role of memory in social cognition. *Frontiers in Psychology*, 4(8), 603–613. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00437>
- Squire, L. R. (1992). Memory and the hippocampus: A synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychological Review*, 99, 195-231.
- Squire, L. R. (2004). Memory systems of the brain: A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory*, 82(3), 171–177. <https://doi.org/10.1016/j.nlm.2004.06.005>
- Squire, L. R., Genzel, L., Wixted, J. T., & Morris, R. G. (2015). Memory consolidation. En *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* (Vol. 7, Issue 8, p. a021766). Elsevier. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a021766>
- Squire, L. R., & Zola, S. M. (1996). Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 13515–13522.
- Steele, K., & Rawlins, J. N. P. (1989). Rats remember long lists of nonspatial items. *Psychobiology*, 17(4), 450–452. <https://doi.org/https://doi.org/10.3758/BF03337807>
- Stern, C. E., & Hasselmo, M. E. (2009). Recognition memory. *Encyclopedia of Neuroscience*, 49–54. <https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.00784-1>

- Stevens, J. R. (2010). The challenges of understanding animal minds. *Frontiers in Psychology*, 1(NOV), 1–3. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2010.00203>
- Stevens, J. R. (2017). Replicability and reproducibility in comparative psychology. *Frontiers in Psychology*, 8(MAY), 1–6. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00862>
- Stokić, M., Milovanović, D., Ljubisavljević, M. R., Nenadović, V., & Čukić, M. (2015). Memory load effect in auditory–verbal short-term memory task: EEG fractal and spectral analysis. *Experimental Brain Research*, 233(10), 3023–3038. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4372-z>
- Stoner, K. E. (1994). Population density of the mantled howler monkey (*Alouatta palliata*) at La Selva biological reserve, Costa Rica: A new technique to analyze census data. *Biotropica*, 26(3), 332. <https://doi.org/10.2307/2388855>
- Straube, B. (2012). An overview of the neuro-cognitive processes involved in the encoding, consolidation, and retrieval of true and false memories. *Behavioral and Brain Functions*, 8(1), 35. <https://doi.org/10.1186/1744-9081-8-35>
- Strohmetz, D. B. (2008). Research artifacts and the social psychology of psychological experiments. *Social and Personality Psychology Compass*, 2(2), 861–877. <https://doi.org/10.1111/j.1751-9004.2007.00072.x>
- Strong, E. K. J. (1912). The effect of length of series upon recognition memory. *Psychological Review*, 19(6), 447–462. <https://doi.org/10.1037/h0069812>
- Sugar, J., & Moser, M. (2019). Episodic memory: Neuronal codes for what, where, and when. *Hippocampus*, 29(12), 1190–1205. <https://doi.org/10.1002/hipo.23132>
- Sussman, R. W., & Hart, D. (2015). Primate models for human evolution. En *Basics in Human Evolution* (pp. 73–82). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802652-6.00006-2>

- Tackett, J. L., Brandes, C. M., King, K. M., & Markon, K. E. (2019). Psychology's replication crisis and clinical psychological science. *Annual Review of Clinical Psychology, 15*(1), 579–604. <https://doi.org/10.1146/annurev-clinpsy-050718-095710>
- Tajika, H. (2001). Recognition memory, psychology of. En *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences* (pp. 12832–12835). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-08-043076-7/01520-5>
- Templer, V. L., & Hampton, R. R. (2013). Episodic memory in nonhuman animals. *Current Biology, 23*(17), R801–R806. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.07.016>
- Tenenbaum, J. B., & Griffiths, T. L. (2001). Generalization, similarity, and Bayesian inference. *Behavioral and Brain Sciences, 24*(4), 629–640. <https://doi.org/10.1017/S0140525X01000061>
- Thompson, R. F. (1990). The neurobiology of learning and memory: William James in Retrospect. *Psychological Science, 1*(3), 172–173. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1990.tb00191.x>
- Thompson, R. F., & Kim, J. J. (1996). Memory systems in the brain and localization of a memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 93*(24), 13438–13444. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.24.13438>
- Thornton, A., Clayton, N. S., & Grodzinski, U. (2012). Animal minds: From computation to evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 367*(1603), 2670–2676. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0270>
- Tinklepaugh, O. L. (1932). The multiple delayed reaction with chimpanzees and monkeys. *Journal of Comparative Psychology, 13*(2), 207–243. <https://doi.org/10.1037/h0072368>

- Tomasello, M. (2000). Primate cognition: An introduction to the issue. *Cognitive Science*, 24, 351-361.
- Torgesen, J., & Goldman, T. (1977). Verbal rehearsal and short-term memory in reading-disabled children. *Child Development*, 48(1), 56. <https://doi.org/10.2307/1128881>
- Troyer, A. K. (2011). Serial position effect. En *Encyclopedia of Clinical Neuropsychology* (pp. 2263–2264). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-79948-3_2232
- Tulving, E. (1972) Episodic and semantic memory. En: E. Tulving & W. Donaldson (Eds.), *Organization of memory* (pp. 381-403). USA: Academic Press.
- Tulving, E. (1984). Precis of elements of episodic memory. En *The Behavioral and Brain Sciences* (Vol. 7, pp. 223–268).
<https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1017/S0140525X0004440X>
- Tulving, E. (1985). Memory and consciousness. *Canadian Psychology/Psychologie Canadienne*, 26(1), 1–12. <https://doi.org/10.1037/h0080017>
- Tulving, E. (2000). Concepts of memory. En E. Tulving & F. I. M. Craik (Eds.), *The Oxford handbook of memory* (pp. 33-43). New York, NY, US: Oxford University Press.
- Tulving, E., & Markowitsch, H. J. (1998). Episodic and declarative memory: Role of the hippocampus. *Hippocampus*, 8(3), 198–204. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-1063\(1998\)8:3<198::AID-HIPO2>3.0.CO;2-G](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-1063(1998)8:3<198::AID-HIPO2>3.0.CO;2-G)
- Tyler, J. A., & Hargrove, W. W. (1997). Predicting spatial distribution of foragers over large resource landscapes: A modeling analysis of the Ideal Free Distribution. *Oikos*, 79(2), 376. <https://doi.org/10.2307/3546022>

- Valero, A., & Byrne, R. W. (2007). Spider monkey ranging patterns in mexican subtropical forest: Do travel routes reflect planning? *Animal Cognition*, *10*(3), 305–315.
<https://doi.org/10.1007/s10071-006-0066-z>
- Vallar, G. (2017). Short-term memory. En *Reference Module in Neuroscience and Biobehavioral Psychology* (pp. 367–381). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.03170-9>
- van der Staay, F. J. (2006). Animal models of behavioral dysfunctions: Basic concepts and classifications, and an evaluation strategy. *Brain Research Reviews*, *52*(1), 131–159.
<https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.01.006>
- van Horik, J., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2012). Convergent evolution of cognition in corvids, apes and other animals. En J. Vonk & T. K. Shackelford (Eds.), *The oxford handbook of comparative evolutionary psychology* (pp. 80-101). USA: Oxford University Press.
- Vellage, A. K., Müller, P., Schmicker, M., Hopf, J. M., & Müller, N. G. (2019). High working memory capacity at the cost of precision? *Brain Sciences*, *9*(9).
<https://doi.org/10.3390/brainsci9090210>
- Vidal-García, F., & Serio-Silva, J. C. (2011). Potential distribution of mexican primates: Modeling the ecological niche with the maximum entropy algorithm. *Primates*, *52*(3), 261–270. <https://doi.org/10.1007/s10329-011-0246-6>
- Whitham, W., & Washburn, D. A. (2020). Strategy use in probabilistic categorization by rhesus macaques (*Macaca mulatta*) and capuchin monkeys (*Cebus [Sapajus] apella*). *Journal of Comparative Psychology*. Advance online publication. <https://doi.org/10.1037/com0000221>

- Williams, B. A., & Royalty, P. (1989). A test of the melioration theory of matching. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *15*(2), 99–113.
<https://doi.org/10.1037/0097-7403.15.2.99>
- Wright, A. A. (1994). Primacy effects in animal memory and human nonverbal memory. *Animal Learning and Behavior*, *22*(2), 219–223.
- Wright, A. A. (1999). Visual list memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, *113*(1), 74–80. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.113.1.74>
- Wright, A. A., Santiago, H., Sands, S., Kendrick, D., & Cook, R. (1985). Memory processing of serial lists by pigeons, monkeys, and people. *Science*, *229*(4710), 287–289.
<https://doi.org/10.1126/science.9304205>
- Wynne, C. D. L., & Udell, M. A. R. (2013). *Animal cognition: Evolution cognition and behavior*. USA, Palgrave Mcmillan.
- Yerkes, R. M., & Yerkes, D. N. (1928). Concerning memory in the chimpanzee. *Journal of Comparative Psychology*, *8*(3), 237–271. <https://doi.org/10.1037/h0073804>
- Yu, D., Teichert, T., & Ferrera, V. P. (2012). Orienting of attention to gaze direction cues in Rhesus macaques: Species-specificity, and effects of cue motion and reward Predictiveness. *Frontiers in Psychology*, *3*(JUN), 1–13.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00202>
- Zhou, W., & Crystal, J. D. (2011). Validation of a rodent model of episodic memory. *Animal Cognition*, *14*(3), 325–340. <https://doi.org/10.1007/s10071-010-0367-0>
- Zhou, X., Zhu, D., Qi, X. L., Li, S., King, S. G., Salinas, E., Stanford, T. R., & Constantinidis, C. (2016). Neural correlates of working memory development in adolescent primates. *Nature Communications*, *7*, 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms13423>

Zuberbühler, K. (2008). Gaze following. *Current Biology*, 18(11), R453–R455.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.03.015>