

Cultura material de chimpancés que ocupan un hábitat seco en Issa, Ugalla, Tanzania

Raquel Adriana Hernández-Aguilar

Centre for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES)

Department of Biology

University of Oslo, Noruega

Resumen: Este artículo da cuenta de la cultura material (nidos y herramientas) de los chimpancés de Issa, Ugalla, Tanzania, uno de los sitios más abiertos, secos y con estacionalidad más marcada que habitan estos simios. Se utilizaron métodos arqueológicos, y debido a que los chimpancés no están habituados a los observadores humanos, las observaciones directas fueron escasas. Se presentan dos aspectos fundamentales: 1. La distribución espacio-temporal de los nidos, donde se evidencian concentraciones densas en puntos específicos del terreno, preferencia por nidificar en laderas y reuso de la mayoría de los sitios de nidificación. 2. La evidencia del uso de herramientas para pescar termitas, fracturar frutas del género *Strychnos* y extraer órganos subterráneos de almacenamiento de plantas (OSA). Este último tipo constituye un elemento único de la cultura material de los chimpancés de Ugalla, pues no se ha reportado para ningún otro sitio de chimpancés salvajes. Se localizaron once sitios de extracción y siete herramientas asociadas. A partir de la cultura material de los chimpancés de Ugalla se infiere un uso extensivo de los tipos de vegetación abiertos de su hábitat. Finalmente, se analiza la utilidad de esta información para inferir patrones de comportamiento en homínidos tempranos que vivieron en hábitat similares.

Abstract: This paper reports on the material culture (specifically nests and tools) of the chimpanzees of Issa, Ugalla, western Tanzania. Ugalla is one of the driest, most open, and seasonal habitats where chimpanzees live. The methods used were archaeological, as the chimpanzees were not habituated and behavioural observations were rare. Two types of data are reviewed: 1. Spatial and temporal distribution of nests, and 2. Tool use. Nests were highly concentrated in some parts of the landscape, the majority of nesting sites were reused, and the chimpanzees preferred to nest on slopes. Evidence for the use of three types of tools was found: Termite fishing, *Strychnos* fruit fracture, and uso (Underground Storage Organ) digging. This last type of tool use has

not been reported for any other chimpanzee study site. Issa chimpanzees extensively used the open vegetation types of their habitat. Implications of these data for early hominin behaviour are discussed.

Palabras clave: chimpancés de sabana, cultura material, herramientas, nidos, homínidos.

Keywords: Savanna chimpanzees, material culture, Tool use, Nests, Hominins.

CONTEXTO

La cultura material o la diversidad del comportamiento socialmente aprendido que deja restos materiales [McGrew *et al.*, 2003] se ha reportado ampliamente en los chimpancés salvajes (*Pan troglodytes*) a lo largo de África [McGrew, 1992, 2004; Whiten *et al.*, 1999, 2001; Wynn *et al.*, en prensa]. Además del *Homo sapiens*, aquélla es la especie para la cual se ha encontrado una cultura material más extensa. Mientras que el aprendizaje social produce variaciones culturales en el tipo y frecuencia de las conductas de los chimpancés, algunas diferencias regionales tal vez las determine el medio ambiente [McGrew, 1992; McGrew *et al.*, 2003], y las comparaciones entre la cultura material de chimpancés que ocupan hábitats secos y húmedos pueden ser importantes para detectar estos determinantes medioambientales. El término *sabana* incluye una variedad de ecosistemas que van de los pastizales abiertos a los bosques cerrados [Moore, 1992a], pero en el presente trabajo se usará como sinónimo de *hábitat seco*.

Los hábitats secos donde viven los chimpancés se componen de diferentes tipos de vegetación, donde el bosque siempre verde ocupa una superficie mucho menor del total del área con respecto a otros tipos de vegetación, en un rango que va de 1 a 9.9% [Suzuki, 1969; Baldwin, 1979; Moore, 1994; Pruetz, 2006; Pinteá y Hernández-Aguilar, datos sin publicar]. La fisonomía de estos sitios secos es diferente, pero tienen en común un promedio bajo de precipitación anual (alrededor de los 1000 mm), en comparación con sitios más húmedos [Moore, 1992a].

Este artículo se centra en dos tipos de cultura material, los nidos y las herramientas de los chimpancés de un hábitat seco: Issa, Ugalla.

La mayoría de los informes de uso de herramientas por parte de chimpancés proviene de hábitats húmedos, donde los simios han sido estudiados durante largos periodos y están habituados a los observadores humanos [Whiten *et al.*, 1999, 2001]. Comparativamente, hay pocos casos reportados de uso de herramientas en chimpancés que viven en hábitats secos [McGrew *et al.*, 1979; McBeath y McGrew, 1982; McGrew *et al.*, 2003, 2005; Marchant y McGrew, 2005; Hernández-Aguilar *et al.*, 2007; Pruetz y

Bertolani, 2007]. Esto es de esperarse, pues sólo en uno de los sitios secos estudiados, Fongoli, en Senegal, los chimpancés se han habituado a los observadores [Pruetz, 2006] y es difícil encontrar evidencia de esta actividad si los chimpancés no están habituados; y si, además, viven en hábitats secos donde estos simios presentan típicamente densidades de población más bajas y ámbitos hogareños más amplios que los coespecíficos que viven en hábitats húmedos. En hábitats secos, entonces, los estudios de uso de herramientas son escasos, a diferencia de aquellos referentes a los nidos [Izawa e Itani, 1966; Suzuki, 1969; Kano 1971, 1972; Itani, 1979; Baldwin 1979; Baldwin *et al.*, 1981, 1982; Nishida, 1989; Sept, 1992; Kano *et al.*, 1996, 1997; Pruetz *et al.*, 2002, 2008, Hunt y McGrew, 2002; Hernández-Aguilar, 2006, 2009; Ogawa *et al.*, 2007; Stewart *et al.*, en prensa]. Estos últimos estudios se facilitan debido a que los restos de los nidos en el paisaje son una de las formas más frecuentes de cultura material localizable, incluso mucho tiempo después de abandonados; ya que una vez que los chimpancés son destetados, construyen nidos diariamente a lo largo de sus vidas, para dormir durante las noches y algunas veces para descansar durante el día.

Algunos tipos de cultura material de chimpancés, como las herramientas y los nidos, dejan conjuntos de artefactos en contextos predecibles en áreas de actividad duraderas [McGrew *et al.*, 2003], y a pesar de que la mayor parte de dicha cultura material es efímera, los estudios de su distribución pueden ayudarnos a comprender los procesos involucrados en la formación de los sitios de homínidos tempranos [Sept, 1992, 1998; McGrew, 1992, 2004; Moore, 1996, Hernández-Aguilar, 2006, 2009; Haslam *et al.*, 2009].

Los chimpancés tienen sitios preferidos para hacer sus nidos y también muestran predilección por especies y tipos de árboles, topografía [Goodall, 1962, 1968, 1986; Izawa e Itani, 1966; Suzuki, 1969; Itani, 1979; Baldwin, 1979; Baldwin *et al.*, 1981, 1982; Ghiglieri, 1984; Sabater Pi, 1984; Nishida, 1989; Kortlandt, 1992; Moore, 1992b, 1996; Sept, 1992; Kano *et al.*, 1996, 1997; Ogawa *et al.*, 2007], árboles que eligen de manera particular, como individuos [Hernández-Aguilar, 2009], e incluso partes específicas dentro de los árboles [Hernández-Aguilar, 2006; Stewart *et al.*, en prensa]. Sin embargo, poco se sabe de los factores involucrados en esta selección, a pesar de que estos factores se han considerado importantes para reconstruir los patrones de desplazamiento de homínidos tempranos [Suzuki, 1969; Sabater Pi, 1985; Groves y Sabater Pi, 1985; Sept, 1992, 1998; McGrew, 1992; Moore, 1996; Ogawa *et al.*, 2007; Hernández-Aguilar, 2009].

Sept [1992] estudió la distribución de nidos de chimpancés no habituados a los observadores humanos en Ishasha, República Democrática del Congo, para probar si sus ámbitos hogareños producían patrones de

desechos diferentes a las evidencias arqueológicas de los sitios de los primeros homínidos. Esta investigadora fue la primera en documentar sistemáticamente la distribución y el reuso de los lugares de nidificación, pero sus estudios se llevaron a cabo sólo durante la estación seca de dos años consecutivos y no produjeron ningún dato interestacional. Nuestras investigaciones [Hernández-Aguilar, 2006, 2009] ampliaron los estudios de Sept y demostraron que el reuso de sitios de nidificación ocurre continuamente por medio de las diferentes estaciones y durante largos periodos.

Por su parte, McGrew [1992, 2004] y McGrew *et al.* [2003] resaltaron la relevancia del trabajo conjunto de primatólogos y paleoantropólogos en la investigación actualística, específicamente en estudios de etoarqueología. Esta disciplina se definió como el estudio del comportamiento de los restos materiales de especies vivientes no humanas como base para inferir el comportamiento de especies ya extinguidas, incluyendo a los homínidos, mediante el empleo de técnicas arqueológicas [McGrew, 2004]. Recientemente introdujimos un nuevo campo de estudio, más comprehensivo e interdisciplinario denominado *arqueología de primates*, enfocado en la investigación del registro material pasado y presente de todas las especies pertenecientes al orden de los primates, incluyendo a los homínidos, por medio del estudio de la elaboración y uso de herramientas, y el análisis espacial de la distribución y acumulación de restos materiales, incluyendo los nidos [Haslam *et al.*, 2009]. Los estudios de chimpancés salvajes realizados con la metodología de la arqueología de primates son escasos [Sept, 1992; Joulain, 1994, 1996; Plummer y Stanford, 2000; Tappen y Wrangham, 2000; Marchant y McGrew, 2005; McGrew *et al.*, 2003; Pobiner *et al.*, 2006; Heaton y Pickering, 2006; Hernández-Aguilar *et al.*, 2007, 2009; Carvalho *et al.*, 2007, 2008, 2009; Koops *et al.*, 2010]; y sólo hay uno de chimpancés antiguos [Mercader *et al.*, 2002, 2007].

La investigación que da origen al presente documento emplea la metodología de la arqueología de primates. En este texto se describirán:

1. Los tipos de uso de herramientas.
2. La distribución espacio-temporal de los nidos a lo largo del área de estudio.

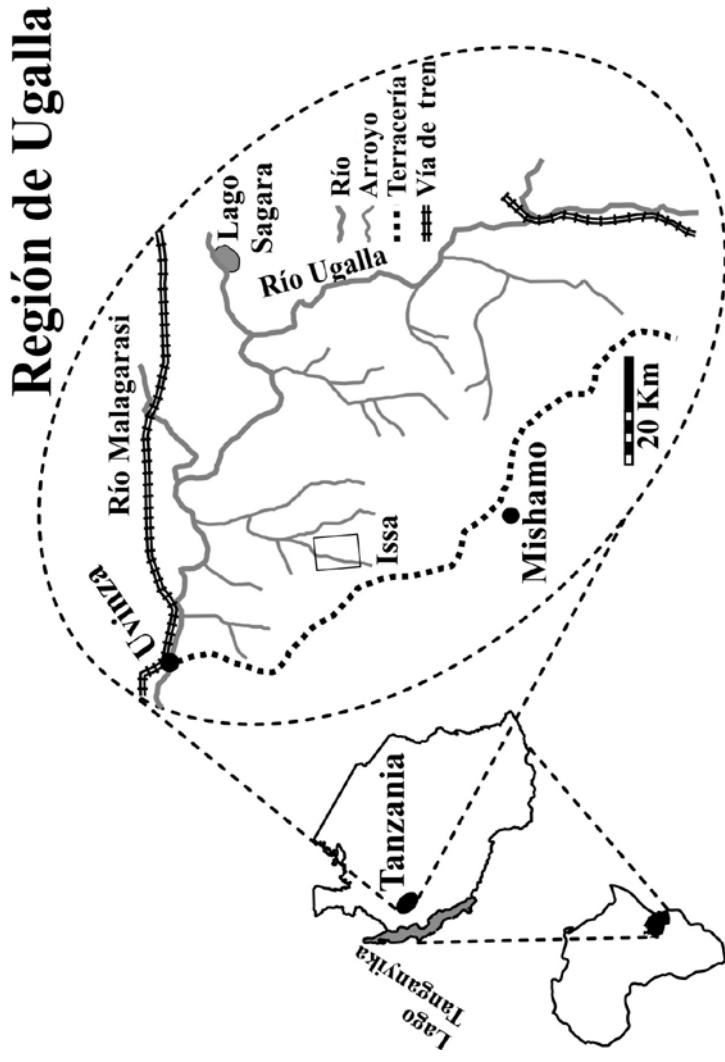
MÉTODOS

Área y sujetos de estudio

Issa se ubica en el oeste de Ugalla (Figura 1) y nuestro campamento se localizó al centro del área de estudio (05° 23.34 S 30° 35.04 E). El área de estudio comprende 48 km² y los tipos de topografía y vegetación son representati-

Figura 1.

La región de Ugalla en el oeste de Tanzania



El rectángulo abierto indica el área de estudio, Issa [Hernández-Aguilar, 2009].

vos de toda la región de Ugalla. La investigación que aquí se reporta comprendió el periodo de octubre de 2001 a junio de 2003.

La región de Ugalla se localiza al este del lago Tanganyika, en el oeste de Tanzania; delimita al norte con el río Malagarasi, al sur con la cuenca de Niamanzi (Ilumba), al oeste con el camino Uvinza-Mpanda, y al este con el río Ugalla (Figura 1). Su extensión es de aproximadamente 3 300 km² y consiste en numerosos valles interrumpidos por cerros con laderas pronunciadas que generalmente culminan en mesetas [Kano, 1972; Moore, 1994]; los rangos de las elevaciones van de los 900 m a los 1800 m. Las corrientes de los ríos Malagarasi y Ugalla son perennes, pero se ubican lejos del área de estudio de Issa (Figura 1); al interior de la región de Ugalla sólo hay arroyos, la mayoría estacionales [Kano, 1972; Moore, 1994].

A lo largo de la investigación, el promedio de temperatura máxima diaria fue más alta en agosto (34 °C) y más baja en noviembre (28 °C); en cuanto al promedio de temperatura máxima diaria, la más alta se registró en enero (17.2 °C) y la más baja en agosto (14.4 °C). Durante la investigación, la precipitación pluvial anual fue de 955 mm. Hay una estación húmeda y una seca; esta última va de mayo a octubre, con un rango de precipitación pluvial mensual de 0 a 54 mm, el porcentaje del total anual de lluvia durante dicha estación fue de 7.7%.

Ugalla es uno de los hábitats más secos, abiertos y estacionales habitados por chimpancés [Kano, 1972; Itani, 1979; Nishida, 1989; Moore, 1992a, 1994, 1996; Hernández-Aguilar, 2006, 2009; Ogawa *et al.*, 2007]. La vegetación de esta región es bosque abierto caducifolio (BAC) de *miombo*, donde los géneros dominantes de árboles son *Brachystegia* y *Julbernardia* (Fabaceae). En general, el dosel es abierto con el suelo cubierto de pasto y sólo 2% de la región es bosque siempre verde (BSV), sobre todo bosque de galería o ribereño. La fauna incluye antílopes africano, ruano y eland, elefante, cebra y cuatro depredadores potenciales de los chimpancés: león, leopardo, hiena moteada y perro salvaje africano.¹ Los porcentajes de los tipos generales de vegetación para los 48 km² del área de estudio (basados en la tecnología de SIG [sistema de información geográfica] y su comprobación en campo; Pintea y Hernández-Aguilar, información inédita) fueron 1.5% BSV, 8% pastizal y 90.5% BAC. Los tipos específicos de vegetación dentro del área de estudio son pastizal de pantano *mbuga*, pastizal seco, pastizal arbolado, BAC, bosque de galería *kabamba*, bosque denso *msitu* y bosque de cerro [Hernández-Aguilar, 2006, 2009]; los últimos tres tipos son cerrados y siempre verdes, mientras que los otros son abiertos.

¹ Para una descripción más detallada del hábitat, v. Hernández-Aguilar, 2006, 2009.

Los chimpancés de Issa no están habituados a los observadores humanos ni son aprovisionados, así que se desconocen los tamaños exactos de la comunidad y de su ámbito hogareño. Es preciso subrayar que los 48 km² del área de estudio son sólo una parte del ámbito hogareño de los chimpancés. Con base en el conteo de nidos, la densidad de chimpancés en Issa se calculó en 0.14 individuos/km² [Hernández-Aguilar *et al.*, 2006].² Aunque se recogieron datos directos de comportamiento *ad libitum* [Martin y Bateson, 1986] cuando se pudo observar a los chimpancés, fueron escasos y no directamente relevantes para lo que se discute en este trabajo, por lo que no los incluimos aquí.

NIDOS

Para registrar de manera sistemática la distribución de los nidos en el terreno, recorrimos el área de estudio, incluyendo todo tipo de vegetación y topografía. Los nidos se localizaron recorriendo transectos a lo largo de curvas de nivel topográficas y de manera oportunista cuando realizábamos otras tareas. Cada tres o cuatro meses repetimos los recorridos para localizar nidos añadidos. En Ugalla, los nidos perdieron sus hojas entre los 97 y los 138 días (dos estudios), y desaparecieron por completo en 260 días [Hernández-Aguilar *et al.*, 2006; Ogawa *et al.*, 2007]. Así que consideramos que se encontró la mayoría de los nidos en el área de estudio.

Cuando localizábamos un nido o una concentración de nidos se registraban los alrededores en un radio de 100 m para localizar otros. Un sitio de nidificación se define como cualquier lugar donde haya ocurrido esta actividad, que incluya uno o más nidos en uno o más árboles. Los límites del sitio se ubicaron donde no se encontraron nidos en 100 m o más a la redonda, con respecto a los últimos nidos detectados en el sitio.

Se emplearon dos métodos para registrar los nidos:

1. Se obtuvieron medidas tridimensionales de los nidos ($n=2167$) y de los árboles que los contenían; se mapearon todos los árboles con nidos de cada sitio.
2. Otros nidos ($n=3187$) no se midieron, pero se describieron y se les localizó mediante SIG.

Todos los nidos añadidos a un sitio después de cada revisión se registraron con estos métodos. La evidencia inequívoca del reuso de un nido

² Para una descripción detallada de Ugalla y de los chimpancés, v. Kano (1972), Itani (1979), Nishida (1989), Moore (1994), Hernández-Aguilar (2006, 2009) y Ogawa *et al.* (2007).

durante este estudio sólo pudo detectarse después de que éste se secó y fue posible observar que se le habían agregado ramas con hojas aún verdes, o cuando se encontraban nuevamente heces debajo de él, mientras aún estaba verde. Así, es muy probable que el número de nidos reutilizados se haya subestimado. Un estudio reciente en nuestra área de estudio [Stewart *et al.*, en prensa] apoya esta hipótesis, ya que demostró que al analizar los nidos de manera directa (accediendo hasta ellos escalando el árbol) se identificaron episodios de reúso que no eran evidentes cuando el análisis se hizo desde el suelo.

Para monitorear el reúso se eligieron veinte sitios de nidificación que representan los tipos de topografía y vegetación donde se encontraron nidos. Se visitaron cada tres meses durante un ciclo anual en las siguientes estaciones: seca temprana (mayo-julio), seca tardía (agosto-octubre), lluviosa temprana (noviembre-enero) y lluviosa tardía (febrero-abril). Los nidos y los árboles con nidos se midieron y describieron, y estos árboles se etiquetaron en cada visita; como control, también se seleccionaron y monitorearon diez sitios donde no se encontraron nidos, pero que ecológica y topográficamente eran similares a los sitios con nidos, por lo que se consideraron adecuados para nidificar.

Se compararon las características físicas (diámetro del tronco, altura, altura de la rama más baja, altura y diámetro de la copa, número, forma y diámetro de las ramas, cantidad y tamaño de las hojas) de los árboles usados para nidificar, con respecto a sus vecinos que no se usaron, aunque sus dimensiones eran adecuadas para ese fin [Hernández-Aguilar, 2006].

Herramientas

La evidencia referente al uso de herramientas se recolectó *ad libitum*. Cada sitio de uso de herramientas se describió y fotografió. En el caso de los sitios de excavación para la extracción de osa se midió la profundidad de los hoyos y el área total que contenía los hoyos por sitio; se recolectaron las herramientas para su análisis en laboratorio. Las herramientas las analizó Travis Pickering [Hernández-Aguilar *et al.*, 2007] y están depositadas en el Ugalla Laboratory de la Universidad de San Diego, California, Estados Unidos. Las especies de plantas procesadas por las herramientas las identificaron conjuntamente Yahya Albeit (Herbario Nacional de Tanzania) y Roy Gereau (Jardines Botánicos de Missouri).

RESULTADOS

Nidos

Se encontraron 5354 nidos en el área de estudio, todos arbóreos, ninguno terrestre. Se distribuyeron sobre todo en concentraciones y estuvieron claramente asociados a las laderas de los cerros. El BAC se usó en forma extensiva a lo largo del ciclo anual para nidificar, incluso en la estación seca, cuando disminuye la cantidad de árboles con hojas. Del total, 93% de los nidos se encontraron en el BAC y 7% en el BSV; no se localizaron en pastizal ni en pastizal arbolado, debido a que los árboles en estos tipos de vegetación son pequeños o pertenecen a especies que los chimpancés no usan para nidificar. La mayoría de los nidos se ubicaron en la parte sur de la zona de estudio, tal vez porque en esta parte las laderas ocupan un mayor porcentaje del terreno. Los nidos no se distribuyeron de manera homogénea dentro de los mismos tipos de topografía y vegetación, y no todos los tipos de BSV fueron usados para nidificar.

Para estudiar los patrones de reuso se analizaron 1791 nidos (33% del total) en 20 de los sitios descritos. Al inicio, en los 20 sitios se localizó un total de 1026 nidos (el promedio de nidos por sitio fue de 51.3; $DS = 58.86$ en un rango de 3 a 222); en los siguientes 12 meses se agregaron 765 nidos. Se reutilizaron nueve sitios en cada una de las cuatro estaciones, cuatro sitios en tres estaciones, dos sitios en dos estaciones, tres sitios en una estación y dos sitios no se reutilizaron; es decir, se reutilizó 90% de los sitios monitoreados. En contraste, ninguno de los sitios sin nidos, elegidos como control para monitorearlos, fueron utilizados para nidificar a lo largo de 12 meses. En general, los nidos nuevos aparecieron más frecuentemente (73%) en árboles que no tenían evidencia de utilizarse para nidificar, que en los árboles que con antelación registramos con nidos (27%). El mayor número de nidos se agregó durante la estación lluviosa tardía ($n=276$, 36%). En la estación de lluvias se aumentaron más nidos a menos sitios, mientras que en la estación seca se añadieron menos nidos, pero se reutilizaron más sitios. El número de nidos agregados/número de sitios reutilizados estuvo positiva y significativamente correlacionado con la abundancia de fruta en el hábitat durante cada estación [Hernández-Aguilar, 2009]. A lo largo de la investigación los sitios de nidificación crecieron en densidad (número de nidos agregados) más que en área, pues la mayoría de los nidos nuevos se construyó dentro de los límites del sitio definido al inicio del estudio; de esta manera, es posible decir que los nidos se acumularon en lugares específicos del terreno debido a las visitas repetidas de los chimpancés a lugares específicos del terreno.

Herramientas

Durante nuestro periodo de investigación encontramos una herramienta sobre un termitero segundos después de haber observado a los chimpancés abandonarlo. Además, numerosas heces contuvieron termitas (posiblemente del género *Macrotermes*), incluidas obreras y soldados [Hernández-Aguilar, 2006, 2008], lo que provee evidencia indirecta del uso de herramientas para pescar estos insectos [McGrew *et al.*, 2003] por parte de los chimpancés de Ugalla.

Otro tipo de herramienta que encontramos en Issa fueron los yunques de piedra para abrir frutas del género *Strychnos*, frutas esféricas, de aproximadamente 10 cm de diámetro y con una cáscara muy dura; son una fuente de alimento importante para los chimpancés, tanto en Ugalla como en otros sitios de estudio [Wrangham, 1975; McGrew *et al.*, 1988; Hernández-Aguilar, 2006, 2008]. En Issa, como en otras áreas de Ugalla, encontramos evidencia de que estas frutas fueron golpeadas sobre yunques inmóviles de piedra debajo de los árboles que tenían frutos maduros [Hernández-Aguilar *et al.*, en preparación].

El tercer tipo de herramienta que registramos en Issa fue el uso de diferentes materiales vegetales para obtener los osa. Aquí nuestros datos son los más extensos [Hernández-Aguilar *et al.*, 2007] y se describen como sigue. Encontramos once sitios de excavación de osa, identificados por medio de hoyos en el suelo y osa parcialmente consumidos; a pesar de que los chimpancés nunca fueron observados realizando esta actividad, se infirió que ellos la realizaron por medio de varios tipos de evidencia indirecta en dicho sitios: vocalizaciones, heces, huella de nudillos y fibra masticada y escupida de los osa ingeridos.

Diez de los sitios de excavación se localizaron debajo de nidos, y el decimoprimeros estaba a una distancia cercana a 300 m de un sitio de nidificación usado repetidamente por los chimpancés. La evidencia diagnóstica de los chimpancés fue la única de mamíferos encontrada en los sitios, lo que hizo más fuerte la inferencia de que los chimpancés fueron los responsables de la actividad. Uno de los sitios de excavación fue visitado tres veces, el resto sólo una vez. El número de hoyos por sitio fue de 1 a 96, y las superficies de los sitios con más de un hoyo se extendieron de 6 m² a 300 m². Las profundidades de los hoyos oscilaron entre los 30 mm y los 250 mm. Las especies de los osa consumidos en dichos sitios sumaron siete (una de ellas no pudo identificarse taxonómicamente), y la mayoría (o los congéneres) las consumen humanos como alimento o como medicina. El uso de plantas con fines medicinales por los chimpancés está bien documentado [v., p. ej., Huffman y Wrangham 1996], así que no sorprendería que los chimpancés

de Issa ingirieran algunos de estos osa por sus propiedades medicinales; sin embargo, los análisis químicos correspondientes no han concluido y no podemos asegurar este uso.

Todos los sitios de excavación se encontraron durante la estación de lluvia. En tres de estos sitios había un total de siete herramientas de tres tipos: ramas, trozos de tronco y trozos de corteza. El análisis microscópico mostró evidencia de que estas herramientas se utilizaron en la obtención de los osa [Hernández-Aguilar *et al.*, 2007]. En este punto cabe aclarar que las herramientas pueden calificarse como pertenecientes a una tecnología *elemental*, quizá limitada a romper la superficie compactada del suelo, mientras que la mayor parte de la excavación se hizo con la mano; de hecho, varios hoyos mostraron huellas de dedos para sacar la tierra.

DISCUSIÓN

Nidos

Los nidos en Issa no se distribuyeron de manera aleatoria en el terreno, lo que confirma las impresiones respecto a la densidad de nidos en otras áreas de Ugalla [Itani, 1979; Nishida, 1989; Moore, 1992b, 1996; Kano *et al.*, 1996, 1997; Hernández-Aguilar, datos sin publicar], y concuerda con los informes de otros sitios secos de chimpancés [Suzuki, 1969; Baldwin *et al.*, 1982; Sept, 1992].

Los resultados del presente estudio demostraron que los chimpancés de Issa prefieren nidificar en las laderas de los cerros, y eso también corrobora las primeras impresiones de los investigadores referentes a la localización de nidos en otras áreas de estudio dentro de Ugalla [Moore, 1992b; Ogawa, Piel, Stewart y Hernández-Aguilar, datos sin publicar]. Los estudios realizados en otros sitios secos del oeste de Tanzania, donde hay chimpancés, también reportaron un porcentaje más alto de nidos en laderas pronunciadas de valles profundos, que en zonas planas [Kano, 1972; Izawa e Itani, 1966; Suzuki, 1969]. De manera similar, la mayoría de los nidos de chimpancés en Assirik, Senegal, se observaron en las laderas [Baldwin, 1979].

Se han propuesto numerosos factores para explicar la preferencia de los chimpancés por nidificar en las laderas: presencia de especies preferidas para la construcción de nidos [Nishida, 1989]; buena visión sobre áreas amplias para vigilar y prevenir el peligro [Izawa e Itani, 1966; Sabater Pi, 1984; Kortlandt, 1992]; como estrategia para evitar las moscas tse-tse, que se las supone menos comunes en las laderas debido a la presencia de vientos orográficos [Moore, comunicación personal 2008]; mejor propagación del sonido en esta topografía, lo que resulta importante para la comunicación

vocal [Piel y Moore, 2007; Hernández-Aguilar, información no publicada]; y menor densidad de predadores, dado que la topografía y la vegetación herbácea de las laderas resultan inconvenientes para la cacería [Hernández-Aguilar, 2009].

En cuanto a los tipos de vegetación empleados para nidificar en Issa, los resultados de este estudio coinciden con los de diversos investigadores sobre otras áreas de estudio en Ugalla que también mostraron un porcentaje más alto de nidos en el BAC que en el BSV [Itani, 1979; Nishida, 1989; Ogawa *et al.*, 2007; Piel y Stewart, datos sin publicar] y en otros sitios secos del oeste de Tanzania [Kano, 1972], con la excepción de Filabanga [Kano, 1971]. En Assirik [Baldwin *et al.*, 1981] y en Fongoli [Pruetz *et al.*, 2002] también se encontraron más nidos en el BAC. Por el contrario, en Ishasha la mayoría se localizó en el BSV, y en Semliki, Uganda, *todos* los nidos se encontraron en el BAC [Sept, 1992; Hunt y McGrew, 2002], lo que probablemente se debe a que la fisonomía de la vegetación es muy diferente en estos dos sitios que en el resto de los sitios secos en que los chimpancés han sido estudiados y no cuentan con un BAC equivalente. En Issa, 7% de los nidos fueron encontrados en BSV, pero dado que 1.5% del área de estudio la ocupa este tipo de vegetación, es un número de nidos 4.7 veces mayor al esperado. Sin embargo, las bases de esta aparente preferencia por el BSV son poco claras, ya que esa vegetación ofrece más lugares para nidificar: la densidad de árboles adecuados es mayor, los árboles son más altos, con follaje más denso y siempre verdes, en comparación con los del BAC [Hernández-Aguilar, 2006].

No todos los tipos de BSV los usaron de la misma manera los chimpancés para nidificar. El BAC no se empleó de forma homogénea para nidificar en Issa; por ejemplo, se encontraron pocos nidos en las mesetas, en comparación con las laderas y las planicies, a pesar de contar con árboles adecuados para construir nidos [Hernández-Aguilar, 2006]. Durante la estación seca hay pocas especies disponibles para la nidificación en el BAC, en comparación con la estación de lluvias, pero no todas las especies pierden sus hojas al mismo tiempo, de modo que los chimpancés utilizaron diferentes partes de este tipo de bosque que cuenta con árboles con hojas en distintos momentos de la estación seca.

El uso del BAC para nidificar durante la estación seca no es exclusivo de Issa; los chimpancés de Assirik también lo hacen [Baldwin *et al.*, 1981], pero con el avance de la temporada seca usan cada vez en mayor medida el BSV, así que al final de la estación seca la mayoría de los nidos se encuentra en este último tipo de vegetación [Baldwin *et al.*, 1981]. Este patrón estacional de distribución de nidos difiere del de Issa, donde el mayor porcentaje de nidos se encuentra en el BAC a lo largo del año.

Las similitudes entre los patrones de nidificación de los chimpancés de Ishaha [Sept, 1992] y los de Issa [Hernández-Aguilar, 2009] son: la densidad de los nidos varió a lo largo del terreno, los simios visitaron repetidamente lugares específicos mientras que algunas áreas no fueron usadas para nidificar. En apoyo a la hipótesis de Sept [1992] y Moore [1996], de que los chimpancés pudieran crear *sitios* como resultado del uso repetido de la misma locación, demostramos que el patrón que encontró Sept no es sólo estacional [Hernández-Aguilar, 2009], sino que persiste a lo largo de las diferentes estaciones durante más de un ciclo anual. Cuando en esta investigación se encontraron por primera vez los sitios de nidificación, éstos contenían nidos de distintas edades, lo que sugería que el reúso ocurría repetidas veces y por largos periodos. Es posible, incluso, que estos sitios sean reusados por años; datos de dos áreas de estudio en la región de Ugalla mostraron que los mismos sitios de nidos se reutilizaron de 1992 a 2003 [Moore, Ogawa y Hernández-Aguilar, datos sin publicar], pero estos datos se obtuvieron sólo en la estación seca y es necesario coleccionar datos interanuales e interanuales (lo cual está en progreso en la zona de estudio).

Varios factores influyen en el reúso de los sitios de nidificación en Issa; uno de ellos es la abundancia de frutas. Goodall [1986] reportó que los chimpancés reusaban los mismos sitios de nidos durante varios días consecutivos, en especial cuando el sitio estaba próximo a una fuente abundante de alimento, y mencionó que el mismo sitio podría haberse utilizado al año siguiente cuando de nuevo el alimento estuvo disponible; esto también se observó en Issa. Otro factor puede ser el monitoreo del estado fenológico de árboles preferidos del género *Ficus*. Los higos son parte importante en la dieta de los chimpancés de Issa a lo largo del año, pero debido a que a los árboles de este género los caracteriza tener patrones impredecibles de fructificación y a que su densidad en la zona de estudio es muy baja, los chimpancés deberían monitorearlos con frecuencia para explotarlos de manera eficiente. De los 20 sitios de nidificación monitoreados, 14 (70%) tuvieron árboles maduros de *Ficus*, mientras que sólo tres (30%) de los 10 sitios de control sin nidos, tuvieron estos árboles. Los resultados sugieren que la distribución de árboles del género *Ficus* es un factor importante que afecta los patrones de desplazamiento de los chimpancés. Como otros frugívoros, los primates son diseminadores de semillas, comen la fruta en un sitio y usualmente defecan en otro, con lo que logran influir en la distribución futura de sus propios recursos vegetales. Wrangham *et al.* [1994] demostraron que las semillas contenidas en las heces de los chimpancés son viables, y que el paso por el intestino de los simios incrementa la velocidad y la probabilidad de germinación. Esto significa que tal vez los chimpancés alteran su

entorno de la siguiente forma: una vez que defecan después de despertarse en la mañana, las semillas contenidas en las heces se depositan con mayor frecuencia dentro de sus sitios favoritos de nidificación, incrementando así la posibilidad de *plantar* especies alimentarias (incluyendo el *Ficus*) en tales sitios. Es probable que no todas las especies de frutos presenten el mismo rango de éxito de germinación en estos sitios de nidificación debido a que las condiciones climáticas, de microhábitat y bióticas pueden favorecer sólo a algunas. Esta hipótesis necesita probarse con experimentos futuros de germinación en sitios de nidificación.

Moore [1992a] propuso que los chimpancés de sabana podrían desplazarse en rutas predecibles; si es así, esta estrategia sería un factor adicional que favorecería la reutilización de sitios para dormir a lo largo de dichas rutas. También es posible que los factores sociales e incluso las tradiciones pudieran estar involucrados en el reúso de los sitios. Se ha propuesto que los chimpancés con un ámbito hogareño amplio, como los de Ugalla, podrían frecuentar sitios de nidificación favoritos con el propósito de incrementar la probabilidad de encontrarse con los miembros de su comunidad, dada su estructura social de fisión-fusión³ [Moore, 1996; Ogawa *et al.*, 2007]. Sept [1992] sugirió la posibilidad de que las tradiciones aprendidas estuvieran involucradas en el reúso de los sitios de nidificación; los individuos regresarían a anidar a sitios específicos que aprendieron de su madre o de otros miembros de la comunidad, de manera similar a lo que ocurre con las “rutas tradicionales de viaje” de los chimpancés del Gombe, Tanzania [Goodall, 1986], y eso convertiría a los “sitios habituales de nidificación” en parte del paisaje aprendido [Sept, 1998].

Los chimpancés, quizá, seleccionan sus sitios de nidificación a partir de una combinación de factores ecológicos, aunque los aquí discutidos no explican por sí solos los patrones de nidificación encontrados en Issa. Es necesario estudiar más variables ecológicas, de manera comparativa tanto en los sitios con nidos como en los lugares sin nidos, pero si tales factores ecológicos no explican de manera satisfactoria los patrones de nidificación, entonces los elementos ajenos a la ecología, por ejemplo la tradición, deben ser mucho más importantes de lo que hasta ahora se ha querido reconocer en la determinación de estos patrones.

³ La estructura social de fisión-fusión de los chimpancés se caracteriza por una gran flexibilidad en los patrones de agrupación. Todos los miembros de la comunidad se reconocen entre sí, aunque muy rara vez se unen en un solo grupo: la composición de los grupos varía constantemente, incluso por hora, y el único grupo estable es aquel compuesto por la madre y sus crías dependientes.

Herramientas

Los tipos de herramientas de los chimpancés de Issa descritos aquí suman un número pequeño si se comparan con el repertorio de herramientas reportado para otros sitios de estudio donde los chimpancés están habituados a la presencia humana [Whiten *et al.* 1999, 2001], lo que no significa por fuerza que los chimpancés de Issa usen menos herramientas que los de otros lugares, simplemente podría deberse a la falta de habituación y, por consiguiente, a las escasas horas de observación directa. Por esto, se deduce que los chimpancés de Issa son sólo “parcialmente conocidos”, al igual que los de Assirik [McGrew *et al.*, 2003].

A pesar de la escasez de observaciones en hábitats de sabana, se han descubierto formas nunca antes vistas de uso de herramientas en los chimpancés de estos hábitats: en Fongoli los simios usan pequeñas lanzas de madera para cazar galagos [Pruetz y Bertolani, 2007], mientras que en Issa emplean diferentes herramientas para acceder a los osa que ingieren con fines nutrimentales y tal vez medicinales [Hernández-Aguilar *et al.*, 2007]. Ambos usos de herramientas tienen implicaciones importantes para la evolución humana y destacan el valor de estudiar a estos simios que viven en hábitats extremos para ellos, y similares a aquellos que se han reconstruido para los homínidos tempranos. Como Moore [1996] subrayó, los retos medioambientales que los homínidos tempranos tuvieron que enfrentar en hábitats secos debieron ser similares en términos generales a los que enfrentan los chimpancés en hábitats semejantes.

En pocos sitios de estudio se ha reportado consumo de los osa por parte de chimpancés salvajes, tanto de especies de plantas silvestres como domesticadas (los simios obtienen este último tipo en zonas de agricultura cercanas a su ámbito hogareño o alteradas) [Kortlandt y Holzhaus, 1987; McGrew *et al.*, 1988; Lanjouw, 2002; Hockings *et al.*, 2010]; pero hasta ahora el único lugar donde los simios usan herramientas para obtenerlos es Issa [Hernández-Aguilar *et al.* 2007].

La evidencia de la obtención de los osa por parte de los chimpancés se encontró sólo en época de lluvias. Debido a que en esta época del año hubo más alimento disponible para los simios, los osa no pudieron considerarse alimentos de reserva estacional (*seasonal fallback foods*), es decir, aquellos con los que se puede contar cuando hay escasez.

Es posible que la relativa escasez de recursos en los hábitats de sabana, en comparación con hábitats húmedos, sea suficiente para forzar a los chimpancés a aprovechar cualquier recurso cuando éste pueda explotarse, y de-

bido a la relativa fragilidad de la mayoría de las herramientas encontradas, es difícil que los simios las empleen exitosamente durante la estación seca, ya que el suelo adquiere una dureza extrema.

PATRONES DE DESPLAZAMIENTO DE LOS CHIMPANCÉS DE ISSA

Mientras que los nidos son indicadores de los lugares que usan durante la noche los chimpancés, los datos sobre ecología, disponibilidad espacial y temporal de alimentos y agua, la dieta de los simios y la localización de restos materiales dejados por ellos (*e. g.* herramientas) pueden usarse para inferir los lugares que los chimpancés usaron durante el día.

Con el fin de reconstruir los desplazamientos de los chimpancés en Issa, se empleó la información que se presenta en seguida.

Los estudios fenológicos realizados en Issa [Hernández-Aguilar, 2006] mostraron que hubo una mayor cantidad de alimentos vegetales (incluyendo frutos) durante la estación lluviosa que durante la seca, y que el BAC produjo más alimentos que el BSV, aun en la temporada seca. En Issa, el BSV parece un proveedor pobre de alimentos para los chimpancés, lo que es poco usual comparado con otros sitios de sabana que habitan estos simios, incluso los ubicados en el oeste de Tanzania. Estudios previos en sitios de sabana consideraron a los chimpancés dependientes de los alimentos de la vegetación del BSV, pues éste proveía, en forma desproporcionada, más alimentos que lo esperado, dada su reducida superficie en este tipo de hábitats [Suzuki, 1969; Kano, 1972; McGrew *et al.*, 1981; Hunt y McGrew, 2002].

La dieta de los chimpancés de Issa (Hernández-Aguilar, 2008) mostró que 83% de las especies consumidas provenían de vegetación abierta (BAC y pastizal arbolado) y 17% del BSV; además, 61% de los alimentos consumidos más comúnmente (las dos especies principales por mes) provienen del BAC, 31% de especies que existen principalmente en el BAC, pero también en el BSV, y 8% de especies que se encuentran sobre todo en el BSV, pero también en el BAC. Los simios parecen consumir más especies de hierbas y de OSA que los chimpancés de otros sitios secos. Todas las especies a las que pertenecen estas hierbas y OSA provienen de vegetación abierta (principalmente BAC).

Estos datos de dieta, entonces, sustentan los resultados del análisis de los isótopos de los pelos de chimpancés que habitan Ugalla [Schoeninger *et al.*, 1999], que sugirieron que estos simios emplean en forma extensiva el BAC para alimentarse.

Los chimpancés necesitan beber a diario durante la estación seca porque no pueden sobrevivir con agua producida de manera metabólica [McGrew *et al.*, 1981]; sin embargo, en hábitats de sabana como Ugalla, el agua

es difícil de localizar durante esta etapa del año [Moore, 1996], ya que la densidad de manantiales es muy baja [Moore, Ogawa, Hernández-Aguilar, Piel y Stewart, información sin publicar] y la mayoría de las fuentes de agua corriente se secan con el avance de la estación seca. Por lo mismo, es interesante que los simios emplearan los 48 km² del área de estudio de Issa durante todo el año, aun cuando al final de la estación seca no había fuentes de agua corriente; sólo había algunos charcos a lo largo del lecho del arroyo más grande y no se pudo localizar ningún manantial dentro de esta área y sólo había algunos charcos a lo largo del lecho del arroyo más grande. Es importante señalar que no se encontraron altas concentraciones de nidos en las cercanías de los cuerpos de agua en la época seca, de modo que la selección de sitios para nidificar parece no asociarse en primera instancia con la cercanía al agua; sin embargo, las rutas de viaje deben incluir la visita a los escasos recursos de agua, es preciso recordar que el área de estudio es sólo una parte del ámbito hogareño de los chimpancés.

Se ha propuesto que en el patrón de desplazamiento de los chimpancés influye la distribución de árboles adecuados para nidificar [Jones y Sabater Pi, 1971; Tutin *et al.*, 1983; Goodall, 1986; Kortlandt, 1992; Moore, 1996]. Los resultados del estudio diseñado para investigar cómo las características físicas de los árboles influyeron la selección por parte de los chimpancés [Hernández-Aguilar 2006], mostraron que los simios seleccionaron ciertos árboles dentro de los sitios de nidificación y ciertos sitios en lugar de otras zonas cercanas, con base en las siguientes características de los árboles: mayor diámetro del tronco a la altura del pecho, altura del árbol, altura de la copa, altura de la primera rama, número de ramas horizontales, grosor de las ramas y cantidad de hojas. Sin embargo, las características medidas de los árboles no explicaron la preferencia de los chimpancés por ciertos tipos de topografía, o por una sección específica del área de estudio sobre otra. Así, se concluyó que la presencia de árboles adecuados para nidificar es importante dentro de un lugar específico del terreno, pero no explica la distribución de los nidos a lo largo de éste. Quedó evidenciado que aunque los chimpancés podrían anidar dondequiera que hubiera árboles adecuados para este fin, dentro de un tipo favorito de vegetación o de topografía, no lo hicieron.

Los datos de Issa sustentan la hipótesis que propuso Moore [1996]. En ella explica que una posible estrategia de los chimpancés de la sabana para explotar sus amplios ámbitos hogareños sería incrementar su máximo recorrido diario, en comparación con los chimpancés de hábitats húmedos. A esto se suman los cambios estacionales, que podrían incrementar aún más los recorridos diarios. El mayor número de sitios de nidificación reutiliza-

dos durante la estación seca en Issa sugiere que en este periodo los chimpancés hicieron recorridos más amplios. Dado que el alimento vegetal es más escaso en esta temporada, y está disponible sobre todo en el BAC, inferimos que los chimpancés ampliaron sus recorridos con el fin de obtener suficiente alimento y usar los pocos recursos de agua. En otros sitios estudiados, los chimpancés realizan recorridos más amplios en los periodos de escasez de fruta [e. g. Stanford, 2006].

En la mayoría de los casos, la distribución de avistamientos de chimpancés y de los restos materiales que dejaron durante el presente estudio corresponde con los sitios de nidificación. Por otro lado, es conveniente señalar que existen estudios en progreso que siguen de manera más directa los movimientos de los chimpancés de Issa, mediante el uso de tecnología acústica [Piel, en prensa], y que pondrán de manifiesto la precisión de la reconstrucción de los patrones de desplazamiento de los chimpancés a partir de los datos arqueológicos y ecológicos que hemos explicado aquí.

IMPLICACIONES

Nidos

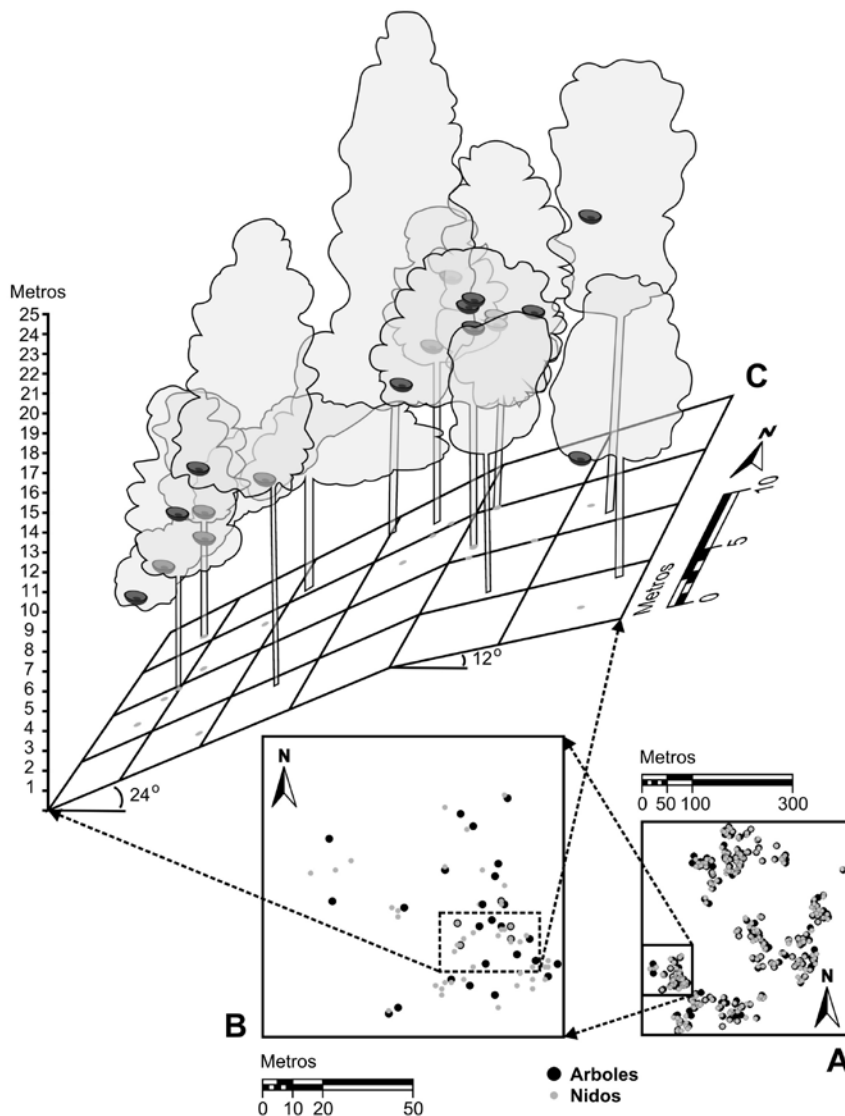
Sept [1992] concluyó que la distribución de los restos que dejaron los chimpancés en Ishasha se asemeja al patrón de distribución espacial de los materiales arqueológicos del Plio-Pleistoceno, ya que hay patrones de *dispersión y de concentración*; también encontró que las concentraciones más densas de estos restos son similares en tamaño a los sitios arqueológicos más antiguos. Asimismo, esto último se aplica a la distribución de los nidos en Issa, pues dentro de un sitio de nidificación la densidad de nidos no fue homogénea (Figura 2), más bien existieron “sub-concentraciones” dentro de las “concentraciones” [Kroll, 1994] de nidos.⁴

El estudio arqueológico de los restos que dejaron los chimpancés en Issa tiene varias implicaciones para el estudio de los primeros homínidos. Por ejemplo, a partir de las preferencias de los chimpancés por nidificar en lugares específicos y dado que los distintos tipos de topografía y vegetación tienen diferentes probabilidades de deposición, sugerimos [Hernández-Aguilar, 2009] que las preferencias (topográficas y de vegetación) de los homínidos pudieran estar incorrectamente representadas en el registro arqueológico.

También sugerimos [Hernández-Aguilar, 2009] que los sitios de nidificación pudieron ser los antecedentes de los sitios de destazamiento de los

⁴ Para conocer más detalles, v. Hernández-Aguilar, 2009.

Figura 2.
Distribución de nidos



(A) Nidos y árboles con nido en un sitio para nidificar. (B) Concentración de nidos dentro de dicho sitio. (C) Nidos y árboles con nido en un área de 30 x 20 m dentro de B. Las medidas de esta figura son las obtenidas para esos nidos y árboles con nido en específico [Hernández-Aguilar, 2009].

homininos tempranos. Los chimpancés transportan herramientas [Goodall, 1986; Boesch y Boesch, 1982] y ocasionalmente suben a los nidos nocturnos piezas de carne [Goodall, 1986] y alimentos vegetales [Sept, 1992; Hernández-Aguilar datos sin publicar]. De este modo, si los homininos reutilizaban sitios con árboles para dormir y como refugio diurno antes de usar herramientas, es posible que cuando empezaron a explotar cadáveres de animales (y cuando esta actividad implicó riesgo de predadores), hayan transportado algunas partes de esos cuerpos a lugares que previamente habían identificado como a salvo de predadores. Los chimpancés suben martillos a los árboles para procesar nueces [Boesch y Boesch, 1982], y los homininos pudieron haber transportado tanto herramientas de piedra como piezas de cadáveres para procesarlas en los árboles. Más adelante, cuando el proceso de destazamiento se hizo más frecuente, debió haber una clara separación entre las áreas donde practicaban esta actividad y las destinadas a dormir, ya que la primera con seguridad atraía depredadores y carroñeros [Binford, 1981].

En resumen, la similitudes entre la distribución de los nidos de chimpancés y de los materiales de los primeros sitios de homininos demuestra, como Sept [1992] subrayó, que algunas conductas de no-homininos son capaces de producir patrones espaciales análogos a aquellos de los primeros sitios arqueológicos. De la misma manera que para los chimpancés, la disponibilidad espacial y temporal del agua y de alimentos, así como la calidad de los tipos de vegetación como productores de alimentos, debieron afectar el desplazamiento de los homininos. Ya sugerimos [Hernández-Aguilar, 2009] que si al igual que los chimpancés de Issa los primeros homininos necesitaban alimentarse más en los tipos de vegetación abierta que en el bsv durante la estación seca, de igual manera necesitarían incrementar sus rangos de desplazamiento para obtener suficiente alimento, y al mismo tiempo, regresar a los pocos sitios donde había agua para beber.

Este estudio sugirió también que los factores ecológicos fueron insuficientes para explicar los patrones de nidificación de los chimpancés, por lo que se sugiere que el papel de factores no ecológicos (por ejemplo, los sociales o las tradiciones) necesita explorarse cuando se trata de reconstruir los patrones de desplazamientos de los primeros homininos.

Herramientas

El descubrimiento de que los chimpancés usan herramientas en la explotación de los osa sugirió implicaciones importantes para la evolución humana, que se discutieron [Hernández-Aguilar *et al.*, 2007] y se difunden a continuación. Se propuso la hipótesis de que el acceso a los osa des-

empeñó una función decisiva, tanto en la colonización de los hábitats de sabana por parte de los homínidos como en la evolución de los géneros *Australopithecus* y *Homo* [Hatley y Kappleman 1980; Wrangham *et al.*, 1999; Laden y Wrangham, 2005]. Específicamente se sugirió la hipótesis de que los homínidos tempranos habrían dependido de los OSA cuando sus alimentos preferidos no estuvieran disponibles, es decir, funcionarían como alimentos de reserva [Wrangham *et al.*, 1999; Laden y Wrangham, 2005]; sin embargo, el descubrimiento de que los chimpancés en Issa explotan los OSA durante el periodo cuando el alimento es más abundante contradice esta hipótesis.

Un estudio reciente sobre la ingestión de OSA de yuca (*Manihot esculenta*) por parte de los chimpancés habituados a observadores humanos que viven en un hábitat húmedo, en Bossou, República de Guinea, encontró que los simios explotan estos OSA cultivados como un alimento de reserva durante los periodos de escasez de fruta, aunque sin herramientas [Hockings *et al.*, 2010]. Si bien este estudio en Bossou subraya la flexibilidad de los patrones de dieta en los chimpancés, sus implicaciones para los homínidos tempranos son problemáticas porque los simios de ese sitio enfrentan fuertes presiones humanas en su hábitat. Además, roban de manera común varias especies de alimentos cultivados, incluso en terrenos que vigilan y resguardan humanos, y su hábitat es un bosque húmedo [Hockings *et al.*, 2010] sin la estacionalidad marcada que caracterizó los hábitats de los homínidos tempranos.

Por lo tanto, consideramos que en los hábitats secos reconstruidos para los homínidos tempranos la dureza del suelo en la estación sin lluvia podría haber prohibido el acceso a los OSA si sus herramientas fueran relativamente frágiles, como las de los chimpancés de Issa o los artefactos de hueso del Pleistoceno temprano de Sudáfrica, respecto de los cuales un estudio sugirió que se usaron para extraer OSA no muy profundos [Brain y Shipman, 1993]. Es probable que los palos excavadores con las características de los que usan los cazadores recolectores actuales —por ejemplo, los de los Hazda que miden y pesan en promedio 1360 mm y 583 g, respectivamente [Vincent, 1984]— no los hayan usado estos homínidos tempranos; además, endurecer la punta del palo con fuego hubiera estado fuera de su alcance.

Es interesante que los monos capuchinos (*Cebus apella libidinosus*) de Caatinga, Brasil, que también ocupan un hábitat seco, usen piedras para extraer los OSA de plantas durante la estación seca; estas herramientas tienen un peso considerable (hasta de 625 g), en particular si se considera el tamaño de los monos [Moura y Lee, 2004]. Esto implica que las herramientas de piedra, por ejemplo lascas grandes y filosas, en lugar de las de madera,

pudieron tener mayor éxito para extraer osa durante la estación de secas, en caso de que las hayan utilizado los homínidos tempranos. Esta hipótesis no es imposible de comprobar, teóricamente existe la posibilidad de analizar huellas de uso y residuos microscópicos como evidencia indirecta del uso de herramientas para procesar plantas, incluso en sitios de homínidos tempranos [Keeley y Toth, 1981; Haslam *et al.*, 2009].

Las características de las herramientas que usan los chimpancés de Issa para obtener los osa sugirió también que si los homínidos emplearon herramientas similares, éstas tuvieron muy pocas posibilidades de pasar al registro arqueológico, por lo que la fase inicial de la explotación de los osa por los homínidos no quedaría evidenciada en este registro.

Por último, la investigación aquí presentada subraya la utilidad del uso de la metodología de la arqueología de primates en el estudio de chimpancés, y con mayor razón en aquellos que no pueden observarse sistemáticamente, pues no están habituados a los humanos. También resalta la importancia de conservar las poblaciones de chimpancés que viven en sabanas, ya que a pesar de que por su baja densidad poblacional no se consideran una prioridad en los programas de conservación, es claro que proveen un modelo único para probar las hipótesis sobre el comportamiento de los homínidos tempranos. En Issa, específicamente, creemos que el estudio de las variables que influyen en la creación de sitios de nidificación y de uso de herramientas y la explotación de los osa tienen implicaciones importantes en la reconstrucción de la evolución de nuestra especie.

Agradecimientos

Estoy en deuda con Moshi Rajabu, Busoti Juma, Abdalla Said, Tano Ahmadi, Mzee Katandasha y Are Thune por su ayuda en el campo; con Anthony Collins, Shadrack Kamenya, Oddvar Jakobsen, Evarist Laurent y Juma Mkondo por su apoyo en Tanzania; con William McGrew, Jim Moore, Craig Stanford, Chris Boehm, Alexander Moore, Ny Yamashita, Alex Piel, Fiona Stewart, Hideshi Ogawa, Are Thune, Angela Garbin y los evaluadores anónimos por sus comentarios detallados; con Lilian Pinteá por el análisis de sig; con J. A. Axel Hernández Aguilar por su invaluable ayuda con el análisis de los datos y con las figuras; Paulina de la Cueva García-Teruel por su ayuda con la edición, y L. Cristina Pichardo Aguilar por su ayuda con la captura de datos. Mi profundo agradecimiento a Gianfranco Cassiano, Craig Stanford, Jim Moore y William McGrew por su constante guía, apoyo y motivación. Agradezco también al gobierno de Tanzania por permitirme trabajar en Ugalla; a la L.S.B. Leakey Foundation, la National Science Foun-

dition, el Jane Goodall Center de la University of Southern California, el Ugalla Lab de la University of California San Diego, y a Educafin del Gobierno del Estado de Guanajuato por su apoyo económico.

BIBLIOGRAFÍA

- Baldwin, P. J.**
1979 "The Natural History of the Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*), at Mt. Assirik, Senegal", Ph.D. Thesis, University of Stirling.
- Baldwin, P. J.; W. C. McGrew et al.**
1982 "Wide-ranging chimpanzees at Mt. Assirik, Senegal", en *International Journal of Primatology*, vol. 3, pp. 367-385.
- Baldwin, P. J.; Pi. J. Sabater et al.**
1981 "Comparison of nests made by different populations of chimpanzees (*Pan troglodytes*)", en *Primates*, vol. 22, pp. 474-486.
- Binford, L. R.**
1981 *Bones: Ancient Men and Modern Myths*, Nueva York, Academic Press.
- Boesch, C. y H. Boesch**
1982 "Optimization of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees", en *Behaviour*, vol. 83, pp. 26-286.
- Carvalho, S.; C. Sousa et al.**
2007 "New nut-cracking sites in Diecké Forest, Guinea: An overview of the etho-archaeological surveys", en *Pan African News*, vol. 14, pp. 11-13.
- Carvalho, S.; E. Cunha et al.**
2008 "Chaînes Opératoires and resource exploitation strategies in chimpanzee nut-cracking (*Pan troglodytes*)", en *Journal of Human Evolution*, vol. 55, pp. 148-163.
- Carvalho, S.; D. Biro et al.**
2009 "Tool-composite reuse in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*): archaeologically invisible steps in the technological evolution of early hominins?", en *Animal Cognition*, vol. 12, suppl. 1, pp. 103-114.
- Ghiglieri, M. P.**
1984 *The Chimpanzees of the Kibale Forest: A field study of ecology and social structure*, Nueva York, Columbia University Press.
- Goodall (van Lawick), J.**
1968 "The behavior of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve", en *Animal Behavior Monographs*, vol. 1, pp. 163-311.
- Goodall, J.**
1962 "Nest building behavior in the free ranging chimpanzee", en *Annals of the New York Academy of Science*, vol. 102, pp. 455-467.
1986 *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior*, Cambridge, Harvard University Press.
- Groves, C. P. y J. Sabater Pi**
1985 "From ape's nest to human fix point", en *Man*, vol. 20, pp. 22-47.
- Haslam, M.; R. A. Hernández-Aguilar et al.**
2009 "Primate Archaeology", en *Nature*, vol. 460, pp. 339-334.

Hernández-Aguilar, R. A.

- 2006 "Ecology and Nesting Patterns of Chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Issa, Ugalla, Western Tanzania", tesis de doctorado, University of Southern California.
- 2008 "Diet of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in a dry habitat: Ugalla, western Tanzania", [abstract] ponencia presentada en International Primatological Society XXII Congress, Edimburgo, Reino Unido.
- 2009 "Chimpanzee nest distribution and site re-use in a dry habitat: Implications for early hominin ranging", en *Journal of Human Evolution*, vol. 57, pp. 350-364.

Hernández-Aguilar, R. A.; J. Moore et al.

- 2006 "Surveys of Ugalla and Masito", en: D. Moyer; A.J. Plumptre et al. (eds.), *Surveys of Chimpanzees and Other Biodiversity in Western Tanzania*, Wildlife Conservation Society, the Jane Goodall Institute, United States Fish and Wildlife Service, pp. 24-31. Reporte no publicado.
- 2007 "Savanna chimpanzees use tools to harvest the underground storage organs of plants", en *Proceedings of the National Academy of Science*, vol. 104, pp. 19210-19213.

Hernández-Aguilar, R. A.; H. Ogawa et al.

en preparación "Tool use and object transport of chimpanzees in Ugalla, Western Tanzania".

Hockings, K. J.; J. R. Anderson et al.

- 2010 "Flexible feeding on cultivated underground storage organs by rainforest-dwelling chimpanzees at Bossou, West Africa", en *Journal of Human Evolution*, vol. 58, pp. 227-233.

Huffman, M. A. y R. W. Wrangham

- 1996 "Diversity of medicinal plant use by chimpanzees in the wild", en R. W. Wrangham, W. C. McGrew et al. (eds.), *Chimpanzee Cultures*, Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, pp. 129-148.

Hunt, K. D. y W. C. McGrew

- 2002 "Chimpanzees in the dry habitats of Assirik, Senegal and Semliki Wildlife Reserve, Uganda", en C. Boesch, G. Hohmann et al. (eds.), *Behavioral Diversity in Chimpanzees and Bonobos*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 35-51.

Itani, J.

- 1979 "Distribution and adaptation of chimpanzees in an arid area", en D. A. Hamburg and E. R. McCown (eds.), *The Great Apes*, Menlo Park CA, Benjamin/Cummings, pp. 55-71.

Izawa, K. y J. Itani

- 1966 "Chimpanzees in Kasakati Basin, Tanganyika: Ecological study in the rainy season 1963-1964", en *African Studies*, vol. 1, pp. 73-156.

Jones, C. y Pi. J. Sabater

- 1971 "Comparative ecology of *Gorilla gorilla* (Savage and Wyman) and *Pan troglodytes* (Blumenbach) in Rio Muni, West Africa, en *Bibliotheca Primatologica*, vol. 13, pp. 1-96.

Joulain, F.

- 1994 "Culture and material culture in chimpanzees and early hominids",

- en J. J. Roeder, B. Thierry *et al.* (eds.), *Current Primatology*, vol. II: *Social Development, Learning and Behaviour*, Selected Proceedings of the XIVth Congress of the International Primatological Society, Strasbourg, Universite Louis Pasteur, pp. 397-404.
- 1996 "Comparing chimpanzee and early hominid techniques: Some contributions to cultural and cognitive questions", en P. Mellars y K. Gibson (eds.), *Modeling the Early Human Mind*, Cambridge, McDonald Institute for Archaeological Research Monographs, pp. 173-189.
- Kano, T.**
- 1971 "The chimpanzee of Filabanga, Western Tanzania", en *Primates*, vol. 12, pp. 229-246.
- 1972 "Distribution and adaptation of the chimpanzees on the Eastern shore of Lake Tanganyika", en *African Studies*, vol. 7, pp. 37-129.
- Kano, T.; E. Massawe *et al.***
- 1996, 1997 *Progressive Reports: Ecological study of wild chimpanzees in the savanna woodland*, University of Kyoto and University of Aichi.
- Keeley, L.H. y N. Toth**
- 1981 "Microwear polishes on early stone from Koobi Fora, Kenya", en *Nature*, vol. 293, pp. 464-465.
- Koops, K.; W. C. McGrew *et al.***
- 2010 "Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) use cleavers and anvils to fracture *Treculia africana* fruits? Preliminary data on a new form of percussive technology", en *Primates*, vol. 51, pp. 175-178.
- Kortlandt, A.**
- 1992 "On chimpanzee dormitories and early hominid home sites", en *Current Anthropology*, vol. 33, pp. 399-401.
- Kortlandt, A. y Holzhaus**
- 1987 "New data on the use of stone tools by chimpanzees in Guinea and Liberia", en *Primates*, vol. 28, pp. 473-496.
- Kroll, E. M.**
- 1994 "Behavioral implications of Plio-Pleistocene archaeological site structure", en *Journal of Human Evolution*, vol. 27, pp. 107-138.
- Laden, G. y R. W. Wrangham**
- 2005 "The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods: Plant underground organs (usos) and australopith origins", en *Journal of Human Evolution*, vol. 49, pp. 482-498.
- Marchant, L. F. y W. C. McGrew**
- 2005 "Percussive technology: Chimpanzee baobab smashing and the evolutionary modeling of hominid knapping", en V. Rous; B. Bril (eds.), *Knapping Stones: A uniquely human behaviour?*, Cambridge, MacDonald Institute Monograph Series, pp. 341-350.
- Martin, P. y P. Bateson**
- 1986 *Measuring Behaviour*, Cambridge, Cambridge University Press.
- McBeath, N. M. y W. C. McGrew**
- 1982 "Tools used by wild chimpanzees to obtain termites at Mt. Assirik, Senegal: The influence of habitat", en *Journal of Human Evolution*, vol. 11, pp. 501-508.

McGrew, W. C.

1992 *Chimpanzee Material Culture: Implications for human evolution*. New York, Cambridge University Press.

2004 *The Cultured Chimpanzee: Reflections on cultural primatology*, Cambridge, Cambridge University Press.

McGrew, W. C.; C. E. G. Tutin et al.

1979 "Chimpanzees, tools, and termites: Cross-cultural comparisons of Senegal, Tanzania, and Rio Muni", en *Man*, vol. 14, pp. 185-214.

McGrew, W. C.; P. J. Baldwin et al.

1981 "Chimpanzees in a hot, dry and open habitat: Mt. Assirik, Senegal, West Africa", en *Journal of Human Evolution*, vol. 10, pp. 227-244.

1988 "Diet of wild chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Mt. Assirik, Senegal: I. Composition", en *American Journal of Primatology*, vol. 16, pp. 213-226.

2003 "Ethoarchaeology and elementary technology of unhabituated wild chimpanzees at Assirik, Senegal, West Africa", en *Palaeoanthropology*, vol. 1, pp. 1-20.

McGrew, W. C.; J. D. Pruetz et al.

2005 "Chimpanzees use tools to harvest social insects at Fongoli, Senegal", en *Folia Primatologica*, vol. 76, pp. 222-226.

Mercader, J.; M. Panger et al.

2002 "Excavation of a chimpanzee stone tool site in the African rainforest", en *Science*, vol. 296, pp. 1452-1455.

Mercader, J.; H. Barton et al.

2007 "4,300-year-old chimpanzee sites and the origins of percussive stone technology", en *Proceedings of National Academy Science*, vol. 104, pp. 3043-3048.

Moore, J.

1992a "Savanna chimpanzees", en T. Nishida; W. C. McGrew et al. (eds.), *Topics in Primatology: Human origins*, Tokyo, University of Tokyo Press, pp. 99-118.

1992b "Comment on 'Was there no place like home?'"', en *Current Anthropol*, vol. 33, pp. 198-199.

1994 "Plants of the Tongwe East Forest Reserve (Ugalla), Tanzania", en *Tropics*, vol. 3, pp. 333-340.

1996 "Savanna chimpanzees, referential models and the last common ancestor", en W. C. McGrew, L. F. Marchant et al. (eds.), *Great Ape Societies*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 275-292.

Moura, A. C. y P. C. Lee

2004 "Capuchin stone tool use in Caatinga dry forest", en *Science*, vol. 306, p. 1909.

Nishida, T.

1989 "A note on the chimpanzee ecology of the Ugalla area, Tanzania", en *Primates*, vol. 30, pp. 129-138.

Ogawa, H.; I. Gen'ich et al.

2007 "Sleeping parties and nest distribution of chimpanzees in the savanna woodland, Ugalla, Tanzania", en *International Journal of Primatology*, vol. 28, pp. 1397-1412.

Piel, A. K. y J. Moore

- 2007 "Locating elusive animals: Using a passive acoustic system to study savanna chimpanzees at Ugalla, Western Tanzania [abstract]", en *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 44, p. 189.

Piel, A. K.

- en prensa "A novel acoustic localization system for the study of wildlife: A case study of chimpanzees in the Issa Valley, Ugalla", en *Conference Proceedings of the 7th Tanzania Wildlife Research Institute Scientific Conference*, Arusha, Tanzania, December 2009.

Plummer, T. W. y C. B. Stanford

- 2000 "Analysis of a bone assemblage made by chimpanzees at Gombe National Park, Tanzania, and its implications for understanding Oldowan hominid faunivory", en *Journal of Human Evolution*, vol. 39, pp. 245-265.

Pobiner, B. L.; J. De Silva et al.

- 2006 "Taphonomic analysis of skeletal remains from chimpanzee hunts at Ngoo, Kibale National Park, Uganda", en *Journal of Human Evolution*, vol. 52, pp. 614-636.

Pruetz, J. D.

- 2006 "Feeding ecology of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes*) at Fongoli, Senegal", en Hohmann, G.; Robbins M. M. et al. (eds.), *Feeding ecology in apes and other primates: Ecological, physical and behavioral aspects*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 161-182.

Pruetz, J. D.; S.J. Fulton et al.

- 2008 "Arboreal nesting as anti-predator adaptation by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes* versus) in southeastern Senegal", en *American Journal of Primatology*, vol. 70, pp. 393-401.

Pruetz, J. D.; L. F. Marchant et al.

- 2002 "Survey of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes* versus) in Southeastern Senegal", en *American Journal of Primatology*, vol. 58, pp. 35-43.

Pruetz, J. D. y P. Bertolani

- 2007 "Savanna chimpanzees, *Pan troglodytes* versus, hunt with tools", en *Current Biology*, vol. 17, pp. 412-417.

Sabater Pi, J.

- 1984 *Gorilas y chimpancés del África Occidental: Estudio comparativo de su conducta y ecología en libertad*, México, Fondo de Cultura Económica.
- 1985 *Etología de la vivienda humana: De los nidos de los gorilas y chimpancés a la vivienda humana*, Barcelona, Labor.

Schoeninger, M. J.; J. Moore et al.

- 1999 "Subsistence strategies of two 'savanna' chimpanzee populations: The stable isotope evidence", en *American Journal of Primatology*, vol. 49, pp. 297-314.

Sept, J.

- 1992 "Was there no place like home?, A perspective on early hominid archaeological sites from the mapping of chimpanzee nests", en *Current Anthropology*, vol. 33, pp. 187-207.
- 1998 "Shadows on a changing landscape: Comparing nesting patterns of hominids and chimpanzees since their last common ancestor", en *American Journal of Primatology*, vol. 46, pp. 85-101.

Stanford, C. B.

2006 "The behavioral ecology of sympatric African apes: Implications for understanding fossil hominoid ecology", en *Primates*, vol. 47, pp. 91-101.

Stewart, F. A.; A. K. Piel et al.

en prensa "Living archaeology: Artefacts of specific nest site fidelity in wild chimpanzees", en *Journal of Human Evolution*.

Suzuki, A.

1969 "An ecological study of chimpanzees in a savanna woodland", en *Primates*, vol. 10, pp. 103-148.

Tappen, M. y R. W. Wrangham

2000 "Recognizing hominid-modified bones: The taphonomy of colobus bones partially digested by free-ranging chimpanzees in the Kibale Forest, Uganda", en *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 113, pp. 217-234.

Tutin, C. E. G.; W. C. McGrew et al.

1983 "Social organization of savanna-dwelling chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, at Mt. Assirik, Senegal", en *Primates*, vol. 24, pp. 154-173.

Vincent, A. S.

1984 "Plant food in savanna environments: A preliminary report on tubers eaten by the Hazda of northern Tanzania", en *World Archaeology*, vol. 17, pp. 131-148.

Whiten, A.; J. Goodall et al.

1999 "Cultures in chimpanzees", en *Nature*, vol. 399, pp. 682-685.

2001 "Charting cultural variation in chimpanzees", en *Behavior*, vol. 138, pp. 1481-1516.

Wrangham, R. W.

1975 *The behavioral Ecology of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania*. Ph. D. Dissertation, University of Cambridge.

Wrangham, R. W.; C. A. Chapman et al.

1994 "Seed dispersal by forest chimpanzees in Uganda", en *Journal of Tropical Ecology*, vol. 10, pp. 355-368.

Wrangham, R. W.; J. H. Jones et al.

1999 "The raw and the stolen: Cooking and the ecology of human origins", en *Current Anthropology*, vol. 40, pp. 567-594.

Wynn, T.; R. A. Hernández-Aguilar et al.

en prensa "An ape's view of the Oldowan revisited", en *Evolutionary Anthropology*.