

Estudio comparado de la conducta nidificadora de los chimpancés (*Pan troglodytes schweinfurthii*) de la comunidad de Kanyawara (Parque Nacional de Kibale, Uganda)

Marina Llorente Caño

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tesisenxarxa.net) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tesisenred.net) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tesisenxarxa.net) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

**ESTUDIO COMPARADO DE LA CONDUCTA NIDIFICADORA DE LOS
CHIMPANCÉS (*Pan troglodytes schweinfurthii*) DE LA COMUNIDAD DE
KANYAWARA (Parque Nacional de KIBALE, Uganda)**

TESIS DOCTORAL presentada por
Marina Llorente Caño
para optar al título de
Doctor en BIOLOGÍA

Director: **Dr. Jordi Sabater Pí**
Codirectora: **Dra. Montserrat Colell Mimó**

Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica
Facultad de Psicología
Universidad de Barcelona

Barcelona, Diciembre de 2003

3.5.8. Diferencias respecto a la altura de los nidos

Como hemos visto hasta ahora, la altura de los nidos nocturnos está relacionada con el sexo, la edad y la identidad del individuo constructor, con el hábitat utilizado y con las fuentes de alimento presentes alrededor de los sitios de anidaje. Además la altura del nido correlaciona negativamente con el número de árboles que integran el nido (Coeficiente de correlación de Spearman=-.350, $p < .001$). Las alturas medias respectivas cuando el nido esta integrado por 1, 2, 3, 4, 5 y 6 árboles son: 12.6m, 9.6m, 8.1m, 6.7m y 6.0m.

Tanto para nidos nocturnos como para nidos diurnos, la altura del nido, cuando este está localizado en un sólo árbol se correlaciona positivamente (Coeficiente de correlación de Spearman) con la altura, DBH, altura de las ramas más bajas y radio de la copa del árbol nidificador. La altura del nido, por lo tanto, aumenta al aumentar las dimensiones del árbol en el que se asienta. Y respecto a las dimensiones de los árboles nidificadores diurnos y nocturnos (altura, DBH, altura de las ramas más bajas y radio de la copa), correlacionan todas entre ellas positivamente, lo que obviamente significa que a mayor DBH, mayor altura, mayor radio de la copa y así sucesivamente.

Y por ultimo, para los nidos no integrados, la altura de estos está relacionada estadísticamente con la especie vegetal nidificadora, como se muestra en la tabla siguiente:

	Nidos nocturnos	Nidos diurnos
<i>Celtis africana</i>	14.4m (8-24)	21.1m (10-29)
<i>Celtis durandii</i>	12.4m (6-22)	14.4m (5-23)
<i>Teclea nobilis</i>	7.0m (4-13)	5.2m (4-9)
<i>Uvariopsis congensis</i>	9.8m (5-15)	10.6m (6-16)
<i>Diospyros abyssinica</i>	13.6m (5-24)	15.5m (7-24)
<i>Albizia sp.</i>	13.8m (7-22)	13m (13)
<i>Strombosia scheffleri</i>	9.8m(5-16)	8.6m (4-14)
<i>Olea welwitschii</i>	22.7m (11-32)	21.5m (20-24)
<i>Mimusops bagswawei</i>	17.3m (10-24)	25.2m (12-35)
<i>Cordia sp.</i>	15.7m (9-19)	13.7m (9-19)
Prueba estadística	Kruskal-Wallis test $X^2=42.150$, gl 27, $p < .05$	Kruskal-Wallis test $X^2=86.174$, gl 31, $p < .001$

3.5.9. Diferencias respecto al tiempo empleado en la construcción

En los nidos nocturnos, el tiempo empleado en la fabricación difiere significativamente (Mann Withney U-test, $z=-3.697$, $p<.001$) según hayan sido reutilizados o no (4'34" (0"-32'), 5'20" (1'41"-9'40") respectivamente).

En los nidos diurnos, el tiempo empleado en la construcción esta correlacionado positivamente con el tiempo pasado dentro (Coeficiente de correlación de Spearman=.294, $p<.01$) y con la complejión del nido (Kruskal-Wallis test, $X^2=12.075$, gl 2, $p<.01$). La complejión del nido a su vez está relacionada con el tiempo pasado en el nido (Kruskal-Wallis test, $X^2=25.626$, gl 2, $p<.001$), en la tabla siguiente se muestran los tiempos de construcción y permanencia en el nido según la complejión de los nidos diurnos;

Complejión del nido	Tiempo de construcción	Tiempo dentro de él
Floja	1' (0"-4'26")	26'14" (1'-2h57')
Fuerte	1'38" (0"-4'19")	52'35" (2'-2h42')
Cojín	29" (10"-1')	12'11" (1'-41')

3.5.10. La presencia del macho dominante a la hora de la nidificación nocturna y diurna afecta a:

	Macho alfa presente	Macho alfa no presente
Nº de individuos de la partida nocturna	14.6 (3-29)	8.0(1-20)
Tiempo de inicio de la construcción nocturna	18:48h (17:39-19:36)	18:28h (16:38-19:40)
Altura del nido nocturno	10.4m (2-25)	13.4m (0-32)
Reutilización del nido		
Nocturno	4.1%	30.8%
Diurno	18.0%	35.3%
Actividad después del abandono de nidos nocturnos		
Despliegues de fuerza	28.9%	9.7%
Cópulas	17.8%	0.0%

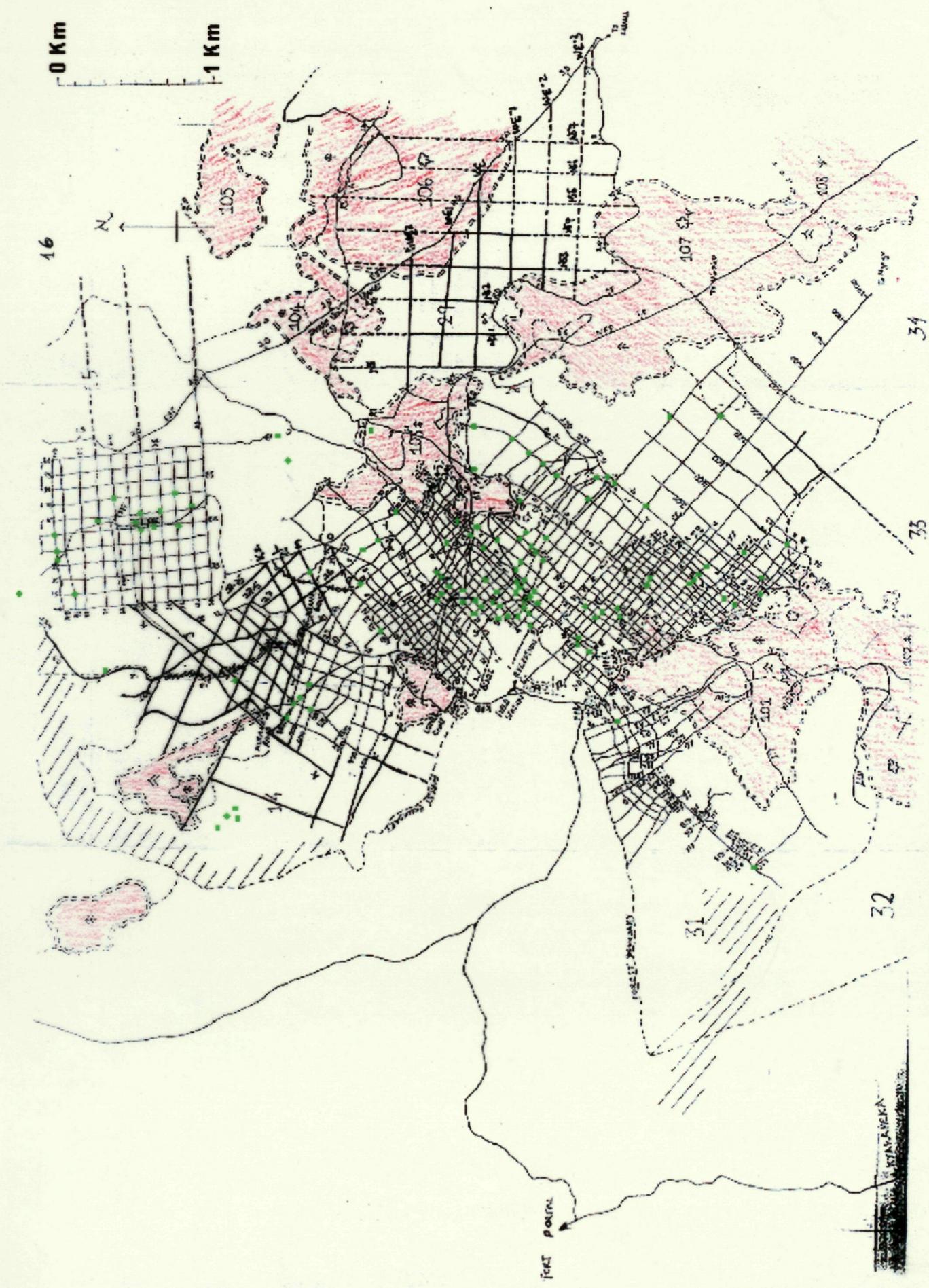


Figura 14. Localización de los árboles con frutos durante nuestro periodo de estudio.

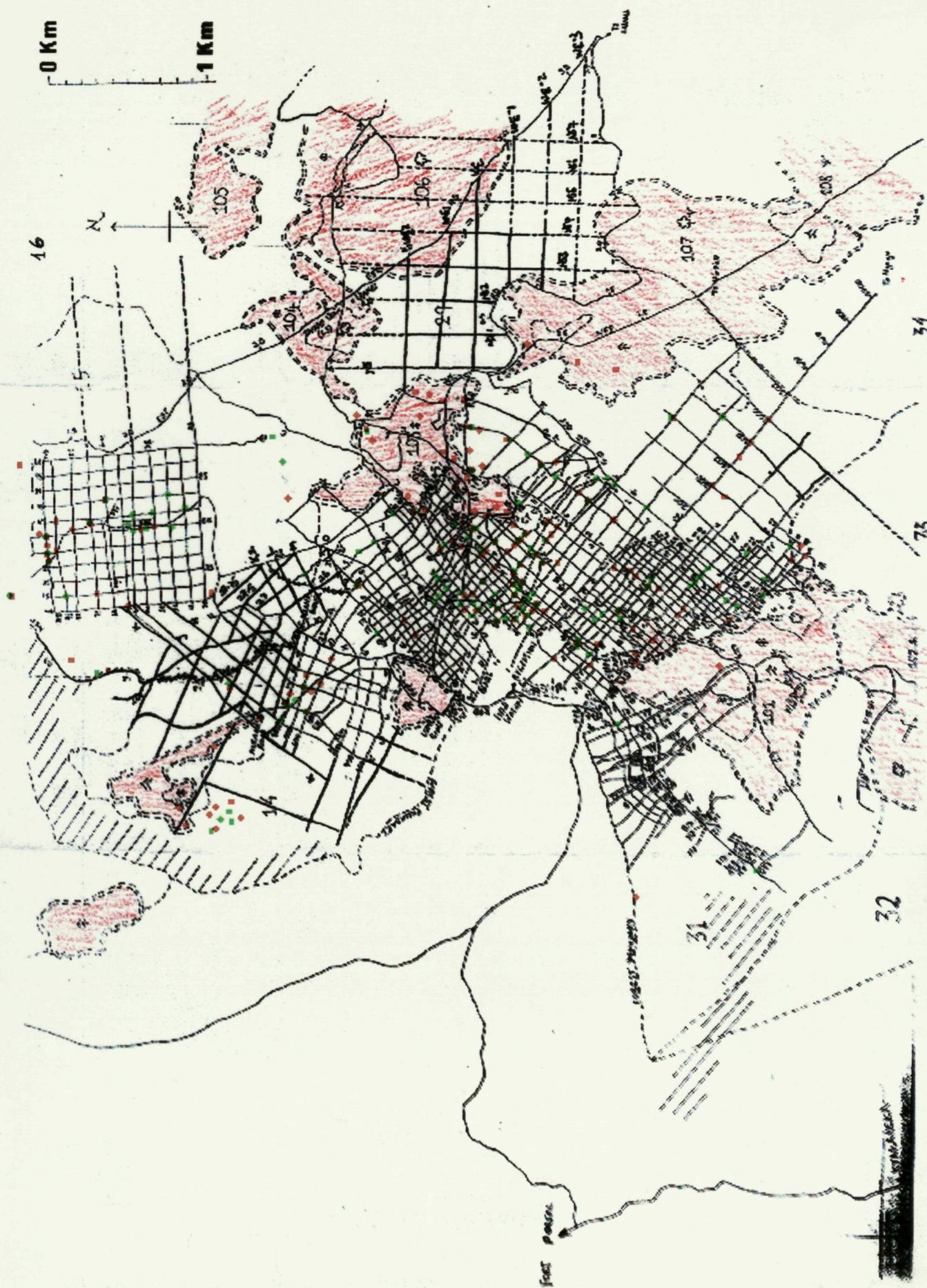


Figura 1A. Localización de los sitios de camuflaje de la fauna silvestre en Bogotá. El color rojo en el mapa indica plantaciones de especies exóticas.

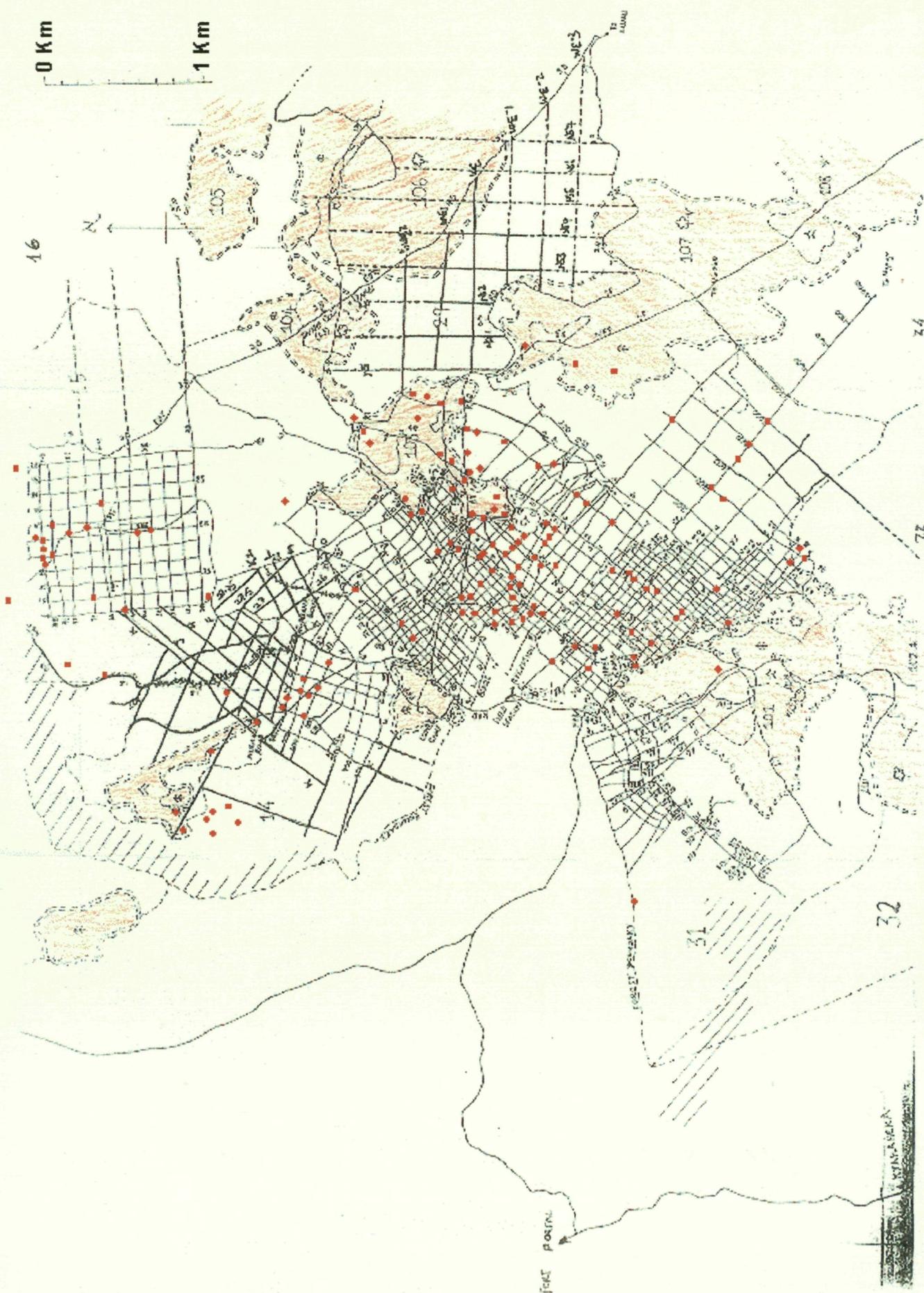


Figura 15. Localización de los sitios de anidaje durante nuestro periodo de estudio. El color rojo en el mapa indica plantaciones de especies exóticas.

3.6. Distribución nocturna

3.6.1. Macro-distribución espacial

La macro-distribución espacial de los grupos de chimpancés a la hora del descanso nocturno, se ve afectada principalmente por la distribución de los recursos alimenticios, especialmente los árboles con frutos. Ya que son los chimpancés predominantemente frugívoros, aunque en épocas de escasez de frutos, suplementen su dieta con vegetación herbácea terrestre (THV) como fuente de hidratos de carbono (Malenky & Wrangham, 1994).

En el mapa del sistema de pistas del área de Kanyawara (Figura 15), se han señalado los lugares de nidificación nocturna durante nuestro periodo de estudio (puntos rojos), y en el mapa transparente superpuesto (Figura 14) aparecen los árboles con frutos consumidos (puntos verdes) durante el mismo periodo. La localización de las distintas especies de árboles con frutos y su fecha de consumo se detallan en el *Anexo 3*.

Los 141 sitios de anidaje marcados, se distribuyen alrededor de los 113 árboles o grupos de árboles fructificando recogidos. Los puntos rojos (sitios de anidaje) que se separan del área de influencia de los árboles con frutos, están localizados en zonas de abundancia de THV.

El porcentaje de reutilización general de los sitios de descanso nocturno para nuestro periodo de estudio es del 45.3%, ya que en 258 episodios nidificadores se ocuparon 141 sitios diferentes. La reutilización se tratará en más detalle en el apartado siguiente.

Basándonos en 96 grupos nidificadores, concluimos que el **número de nidos por episodio nidificador** es en promedio 5.5 (rango 1-16).

El **área total ocupada por las agrupaciones de camas** tiene una media de 1319.3m² (rango 1.6-8268m²).

Las **distancias, mínima y máxima, promedio entre los nidos** son 8.4m (rango 1-60m) y 44.2m (rango 2-158.5m), respectivamente.

De los 96 grupos de nidos analizados, el 16.1% son exclusivamente de machos, el 32.3% son sólo de hembras y el 51.6% son grupos mixtos. Existen diferencias estadísticamente significativas (Kruska-Walis test, $p < .001$), según el tipo de grupo para el número de nidos por grupo, el área ocupada y las distancias entre camas, que se ofrecen en la tabla siguiente:

	machos	hembras	Mixtos
Nº de nidos por grupo	2.3 (1-5)	2.7 (1-6)	8.3 (2-16)
Área ocupada	317m ² (1.6-1743)	421m ² (24-2184)	1990m ² (27-8268)
Mínima inter-distancia	10.3m (2-26)	11.7m (1.6-28)	6.7m (1-60)
Máxima inter-distancia	21.7m (2-57)	27.6m (7-71)	56.8m (9-159)

La **distribución de los nidos alrededor de los árboles nidificadores** la resumimos en la siguiente tabla donde aparecen distancias mínimas y máximas de los nidos al árbol con fruto, según la especie de este, así como el número de nidos por grupo:

	Min. distancia	Máx. distancia	Nº nidos/grupo
<i>Mimusops bagswawei</i>	21m (5-71)	47m (5-182)	5.2 (1-16)
<i>Ficus brachylepis</i>	33m (4-72)	48m (27-94)	5.2 (1-15)
<i>Ficus natalensis</i>	25m (9-60)	50m (20-77)	5.6 (1-8)
<i>Ficus exasperata</i>	8m (2-24)	19m (2-49)	2.5 (1-5)
<i>Ficus capensis</i>	36m (17-78)	53m (20-102)	3.5 (1-6)

En promedio, la mínima distancia de un nido nocturno al árbol con frutos más próximo es 23.3m (rango 1.7-78.3) y la máxima distancia es 44.8m (rango 2.3-182).

No poseemos datos suficientes para comparar detalladamente la distribución nocturna con la diurna. Pero como ya hemos escrito, casi la mitad de los nidos diurnos se construyen en el mismo árbol en el que el chimpancé se está alimentando. La otra mitad se ubican, en promedio, a una distancia mínima de 10.2m (rango 0-32.2m) y máxima de 32.8m (rango 5.3-64.3m).

Como casi el 30% de los nidos nocturnos estudiados integran más de un árbol nidificador, hemos podido medir *in situ* las **distancias entre los árboles que participan en el mismo nido**, siendo el promedio de separación 3m (rango 0.2-11.9m). Aunque esta interdistancia disminuye a medida que el número de árboles nidificadores aumenta. Y así: para dos árboles, las

distancias entre ellos son 3.3m (0.2-11.9m); para tres, 2.7m (0.4-10.5m); para cuatro, 2.6m (0.5-5.5m); y para cinco, 2.1m (0.3-4.7m).

Si varios árboles son integrados en un mismo nido, también varios nidos pueden localizarse en el mismo árbol. Se han recogido 33 **árboles que albergan más de un nido** nocturno del mismo episodio nidificador. De ellos, 24 albergan dos nidos cada uno. En 7 árboles de las especies *Uvariopsis congensis*, *Diospyros abyssinica*, *Albizia sp.*, *Olea welwitschii*, se localizaron tres nidos en cada uno. 5 nidos del 04.03.01, se ubicaron en *Blighia unijugata* y 6 nidos del 11.03.00 en *Linociera johnsonii*. Estos dos últimos árboles, además de los nidos frescos, alojaban 3 y 2 nidos más, respectivamente, de anteriores episodios nidificadores.

Las especies nidificadoras diurnas, también albergan más de un nido en el mismo árbol. Así hemos encontrado hasta 7 nidos diurnos, del mismo episodio nidificador en *Mimusops bagswawei*; hasta 5 nidos frescos en *Ficus capensis*; en *Celtis africana* y *Diospyros abyssinica* hasta 4 camas en el mismo árbol; y hasta un máximo de 3 en *Cordia sp.* y *Albizia sp.* Si contásemos todos los nidos diurnos que se construyen en el mismo árbol, mientras duran los frutos, tendríamos para algunos *Mimusops bagswawei*, por ejemplo, más de 14. Aunque se ha de señalar que ciertos nidos de alta comodidad, se reutilizan una y otra vez a lo largo del periodo de fructificación.

3.6.2. Distancias entre nidos, reflejo de las relaciones sociales entre individuos

Los grupos nidificadores nocturnos de chimpancés, son de tamaño inferior a los grupos que viajan y se alimentan juntos durante el día (observación personal y Wrangham, comunicación personal). Al atardecer, se separan y redistribuyen para pasar la noche.

Creemos que la composición del grupo nidificador nocturno, las distancias entre sus nidos y la altura de estos reflejan las relaciones entre los individuos de la comunidad de Kanyawara.

Yamagiwa, 1999 dice que la estructura de las poblaciones de gorilas y chimpancés se ven afectadas por factores socio-ecológicos (recursos alimenticios, distribución de hembras, etc.). Y también Yamagiwa, 2001, que los individuos más vulnerables a la predación (gorilas hembras e inmaduros, del Parque Nacional de Kahuzi-Biega), construyen sus nidos a mayor altura, en ausencia del macho dominante. Wrangham (comunicación personal) cree que la altura de los nidos (las hembras anidan a mayor altura que los machos) puede estar relacionada con la dominancia social, así el individuo más dominante tendería a construir su nido más bajo. Y que la micro-geografía de la posición de los nidos dentro del sitio de anidaje, ayudaría a su comprensión.

Nuestros datos corroboran que la distribución de los sitios de descanso nocturno se ven afectados grandemente por factores ecológicos (localización de fuentes de alimento) y sociales (composición del grupo o partida nidificadora), que a su vez reflejarán la estructura de la comunidad. El que existan diferencias significativas en las alturas de los nidos según el sexo, la edad y la identidad del individuo constructor, nos anima a, en base a las hipótesis de Wrangham (más dominantes, nidos más bajos) y de Yamagiwa (más vulnerables, nidos más altos), proponer una jerarquía para los chimpancés de Kanyawara, durante nuestro periodo de estudio, basada en la altura de sus nidos nocturnos. Sería la siguiente:

Para los machos: **MS** – 7.6m
BB – 7.6m
ST – 8.3m
AJ – 8.5m
TU – 9.0m
SY – 9.0m
LK – 9.1m
KK – 9.2m
PG – 11.4m
ED – 15.3m

La jerarquía para **YB** – 7.0m, determinada por la altura de su nido, no concuerda con la que se deduce de sus relaciones y su ordenación en el sitio de anidaje. Por lo que a este individuo le correspondería un bajo rango, al lado de adultos jóvenes y subadultos.

Para las **hembras** y sus dependientes:

Área central	Área sur	Área norte
LP – 10.8m LR – 15.5m	BL – 16.4m	PU – 10.4m
KL – 11.0m		JO – 11.9m JK – 12.3m
AR – 11.6m AS – 16.4m		MU – 13.7m
OU – 13.4m OK – 13.3m OT – 16.3m		EK – 20.3m ES – 17.0m
NL – 13.7m		
TG – 14.3m TJ – 19.7m		
AL – 15.3m		

Hasta ahora, las jerarquías en grupos de chimpancés salvajes se han establecido en base a la emisión de *pant grunts* o vocalizaciones de sumisión (Nishida et al., 1999), de individuos subordinados a otros de mayor rango. Esto requiere de un largo tiempo para su establecimiento y no poseemos la jerarquía así determinada para los chimpancés de Kanyawara.

Creemos, además de que las alturas de los nidos nos dan una idea de la jerarquía, que las distancias entre los nidos de los individuos del grupo nidificador reflejan las relaciones sociales entre ellos. Cuanto más próximos los nidos están, mas fuertes son las relaciones jerárquicas, de parentesco y/o amistad entre los individuos constructores. Esta hipótesis refuerza el orden jerárquico anteriormente propuesto. Casimir (1979) orientaba de ello al examinar distancias entre nidos de gorilas en los Mts. Kahuzi, RDC. También Bermejo (1991) señala que los nidos del grupo (chimpancés en Mt. Assirik, Senegal) forman un asentamiento en el que los caracteres individuales y las relaciones sociales son expresados respecto a las distancias y localización de los nidos.

Véanse, en las Tablas 12 y 13, las relaciones para cada uno de los chimpancés de Kanyawara, deducidas a partir de las interdistancias entre sus nidos.

Llamamos la atención sobre el hecho de que estas relaciones son para el periodo de nuestro estudio, y que lógicamente cambian según el flujo de individuos y la sucesión de acontecimientos en la comunidad. Pero sin duda reflejan muy bien un momento en la historia de la comunidad estudiada, ya que los comportamientos e interacciones observadas entre los chimpancés durante días de seguimiento en el bosque, concuerdan con los resultados procedentes de la medida de interdistancias entre nidos nocturnos.

Las relaciones de algunos individuos no parecen concordar con la jerarquía propuesta, basada en las alturas de los nidos, pero tienen su explicación, así:

KK: a pesar de ser un macho subadulto, de bajo rango, está durante la noche cercano (14-17m) a MS/TU/AJ, y es que KK tiene grandes posibilidades de ser el macho dominante cuando alcance su plenitud, dentro de 10 años.

NL: su cercanía a machos de alto rango, pese a su no alto rango fue debido a que era una hembra nulípara que acostumbraba a estar en compañía del grupo de machos durante la primera mitad de nuestro estudio. Luego tuvo una cría y se movía más con grupos de hembras.

Aunque parezca obvio, se ha de apuntar que cada uno de los factores analizados (altura de nidos, interdistancias, etc.) por si solos no explican la conducta de los chimpancés y su forma de organizarse y actuar frente a variadas situaciones. La comprensión de su rutina viene, además, del análisis de datos cuantitativos y cualitativos, de la experiencia ganada observándoles, de la intuición que guía la búsqueda de respuestas y de esos universales de comportamiento que comprendemos, por que sí, por que somos animales y muy cercanos filogenéticamente a nuestros primos chimpancés.

Distancias a machos		Distancias a hembras		Distancias a machos		Distancias a hembras	
MS	ST 7.6m (3.7-13.3) BB 11.6m (1-39.7) KK 13.9m (8.5-18.3) AJ 14.2m (5.5-29.3) TU 15.4m (12-18.7) PG 25.9m (15.8-49.8) YB 27.7m (9.7-39.3) LK 31.4m (8.3-51)	NL 19m (4.7-28) LP 27.5m (3.3-51.7) TG 28.2m (3.7-79.3) OU 29.7m (16.7-58.8)	AJ	ST 12.4m (2-29) TU 13.8m (3.8-10) MS 14.2m (5.5-29.3) KK 17.1m (8.3-28.3) BB 21.2m (8-35.7) PG 24.4m (11-35) YB 27m (6.7-37.7) LK 32.7m (19.7-56.7)	NL 13.4m (6.2-20.6) JO 24.1m (6-42.2) TG 32.7m (4.8-84.7) LP 41m (30.7-51.3)		
ST	MS 7.6m (3.7-13.3) AJ 12.4m (2-29) BB 12.9m (6.5-34.8) PG 18m (9.7-26.3) KK 20.9m (20.5-21.3) LK 24.3m (7.2-55) TU 26.4m (16.5-26.3)	JO 9.7m (4-15.3) NL 24.2m (21.3-27) OU 40m (8.3-71.7)	LK	PG 21.4m (9.3-37.7) KK 23.5m (7-42.3) ST 24.3m (7.2-55) YB 25.5m (13.3-39.2) BB 28.2m (6.7-55) MS 31.4m (8.3-51) AJ 32.7m (19.7-56.7) TU 46.3m (33.3-60.3)	NL 20.7m (10.7-37.3) LP 28.4m (10.5-51.7) OU 44.5m (16-75) TG 52.8m (16.3-85) AL 70.5m (26.3-114.7)		
TU	BB 11.8m (4.5-19.8) AJ 13.8m (3.8-10) KK 15m (10-20) MS 15.4m (12-18.7) ST 26.4m (16.5-26.3) PG 32.1m (12.7-68) LK 46.3m (33.3-60.3)	JO 17.2m (6.7-27.7)	KK	MS 13.9m (8.5-18.3) TU 15m (10-20) AJ 17.1m (8.3-28.3) YB 19.6m (7.8-40.8) ST 20.9m (20.5-21.3) PG 23.3m (5.7-42.3) LK 23.5m (7-42.3) BB 25.4m (14-46.7)	TG 18.3m (16.3-20.3) OU 26.6m (22.2-31.3) LP 36.4m (13-59.7) NL 44m (13.2-88.7)		
BB	MS 11.6m (1-39.7) TU 11.8m (4.5-19.8) ST 12.9m (6.5-34.8) PG 20.9m (4.5-49.5) AJ 21.2m (8-35.7) KK 25.4m (14-46.7) LK 28.2m (6.7-55) YB 30.7m (17-41)	JO 25.1m (12.5-37.7) OU 33.2m (17.7-64.3) NL 34.1m (5.7-72) LP 34.8m (10.3-59.3) TG 41.7m (17.2-78) AL 56.3m (23.2-89.3)	PG	ST 18m (9.7-26.3) YB 20.7m (2-36.5) BB 20.9m (4.5-49.5) LK 21.4m (9.3-37.7) KK 23.3m (5.7-42.3) AJ 24.4m (11-35) MS 25.9m (15.8-49.8) TU 32.1m (12.7-68)	TG 40m (11-80) OU 45.3m (5.8-80.3) AL 55.7m (20.7-90.7) NL 59.5m (45.3-73.7) LP 60.2m (47-73.3)		
YB	KK 19.6m (7.8-40.8) PG 20.7m (2-36.5) LK 25.5m (13.3-39.2) AJ 27m (6.7-37.7) MS 27.7m (9.7-39.3) BB 30.7m (17-41)	OU 12.3m (6.3-18.2)					

RELACIONES (distancias) para machos
Tabla 12.

Distancias a machos		Distancias a hembras y crías		Distancias a machos		Distancias a hembras y crías	
LP	LK BB KK AJ PG	28.4m (10.5-51.7) 34.8m (10.3-59.3) 36.4m (13-59.7) 41m (30.7-51.3) 60.2m (47-73.3)	LR NL AL OU TG	20.1m (7-28) 22.7m (15.5-30) 30.5m (12.5-71.3) 42m (15.2-78) 53m (41-59)	TG	KK MS AJ PG BB LK	18.3m (16.3-20.3) 28.2m (3.7-79.3) 32.7m (4.8-84.7) 40m (11-80) 41.7m (17.2-78) 52.8m (16.3-85)
AR			TG AS	17.5m (17.3-17.6) 26.7m (2.8-67.3)	TJ	LK PG	59.5m (22.7-89) 63.4m (46.7-80)
AS			AR TG	26.7m (2.8-67.3) 35.1m (19.3-50.8)	TJ	LK PG	59.5m (22.7-89) 63.4m (46.7-80)
OU	YB KK MS BB ST LK PG	12.3m (6.3-18.2) 26.6m (22.2-31.3) 29.7m (16.7-58.8) 33.2m (17.2-64.3) 40m (8.3-71.7) 44.5m (16-75) 45.3m (5.8-80.3)	OK OT NL TG AL LP	8.9m (3.3-19.3) 9.9m (3.4-14) 19.6m (7.8-32) 25m (7.8-64.7) 39.8m (17.7-78) 42m (15.2-78)	TJ	LK PG	59.5m (22.7-89) 63.4m (46.7-80)
OK	LK PG	34.6m (13.7-67.3) 42.4m (12-72.7)	OU OT NL TG LP AL	8.9m (3.3-19.3) 17.9m (11.2-23.7) 25.5m (17.8-32) 26.3m (10.8-50.3) 26.4m (6-58.3) 29.4m (17-54.2)	NL	AJ MS LK ST BB KK PG	13.4m (6.2-20.6) 19m (4.7-28) 20.7m (10.7-37.3) 24.2m (21.3-27) 34.1m (5.7-72) 44m (13.2-88.7) 59.5m (45.3-73.7)
OT	BB KK PG	35.2m (20.3-50) 35.3m (27.5-43) 35.7m (21.7-49.7)	OU OK NL TG AL LP	8.9m (3.3-19.3) 17.9m (11.2-23.7) 18.1m (13.7-22.7) 32.9m (15.7-61.3) 40.3m (20.2-54.2) 45.6m (22.7-78)	NL	AJ MS LK ST BB KK PG	13.4m (6.2-20.6) 19m (4.7-28) 20.7m (10.7-37.3) 24.2m (21.3-27) 34.1m (5.7-72) 44m (13.2-88.7) 59.5m (45.3-73.7)
AL	PG BB LK	55.7m (20.7-90.7) 56.3m (23.2-89.3) 70.5m (26.3-114.7)	TG LP NL OU	28.9m (12.5-43.3) 30.5m (12.5-71.3) 32.9m (7-71) 39.8m (17.7-78)	NL	AJ MS LK ST BB KK PG	13.4m (6.2-20.6) 19m (4.7-28) 20.7m (10.7-37.3) 24.2m (21.3-27) 34.1m (5.7-72) 44m (13.2-88.7) 59.5m (45.3-73.7)
JO	ST TU AJ BB	9.7m (4-15.3) 17.2m (6.7-27.2) 24.1m (6-42.2) 25.1m (12.5-37.7)			NL	AJ MS LK ST BB KK PG	13.4m (6.2-20.6) 19m (4.7-28) 20.7m (10.7-37.3) 24.2m (21.3-27) 34.1m (5.7-72) 44m (13.2-88.7) 59.5m (45.3-73.7)

RELACIONES (distancias) para las hembras y sus descendientes
Tabla 13.

3.6.3. Patrón de distribución nocturna

La ordenación de los nidos en las áreas de nidificación presenta una gran variabilidad, viéndose altamente influenciada por la composición del grupo nidificador. Es por esto que, del análisis de los datos recogidos, separados según el tipo de grupo (97 episodios nidificadores: 13 individuos solitarios, 12 grupos de machos, 21 grupos de hembras y 71 grupos mixtos), extraemos las tendencias de ordenación para cada uno de ellos.

Los **grupos de machos**, son de entre 1 y 5 nidos, y según nuestros datos son machos de alto rango los que inician la construcción de los nidos y el abandono de estos. Aunque machos de avanzada edad (y alto rango) son los primeros en nidificar y los últimos en dejar el nido.

Hablando de la microdistribución espacial, son los machos adultos dominantes los que ordenan sus nidos más cerca unos de otros (5-15m). Mientras que subadultos y adultos de bajo rango se colocan mayoritariamente alejados entre 20 y 50m de los primeros.

Los **grupos de hembras**, se componen de entre 1 y 6 nidos. Debido a que las jerarquías entre las hembras no están tan claras, no podemos afirmar que son las hembras de mayor rango las que inician la construcción, ni tampoco que exista un orden jerárquico a la hora del abandono de las camas. Pero sí que al igual que ocurría en los grupos de machos, hembras de avanzada edad (y alto rango) son las primeras en nidificar y las últimas en dejar el nido.

Las tendencias de ordenación espacial de los grupos de hembras dependen de la identidad de las componentes. Pero parece que cuando el grupo no lo forma únicamente la madre y sus hijas dependientes, las hembras o grupos de hembras de cierto rango en la jerarquía se sitúan más cerca entre ellas (8-18m), y a los árboles de los que se están alimentando, mientras que hembras de menor rango se construyen sus nidos más lejos (35-55m) de las primeras.

Grupos mixtos:

De un total de 33 grupos mixtos observados a la hora de la construcción del nido, en el 60.6% de ellos son machos los que inician la construcción, siendo el 65% de los machos iniciadores de alta posición en la jerarquía. Mientras que de 29 grupos mixtos observados a la hora del abandono de los nidos, en el 93.1% de los casos son machos los primeros en abandonarlos, siendo el macho alfa el primero en dejar el nido, cuando este está presente en el grupo.

Estos grupos mixtos son muy variables en composición y agrupan de 2 a 16 individuos, pertenecientes o no a la misma familia, que se organizan en el espacio en muy diversas posiciones, pero que parece que siguen unas tendencias que nos llevarían a configurar unos patrones de ordenación nocturna, según la composición del grupo.

En **grupos familiares**, los descendientes se colocan alrededor de la madre a distancia variable según el sexo y la edad.

Grupos donde el macho dominante no esta presente

Grupos formados por un macho de bajo rango o subadulto y hasta cuatro hembras adultas. El macho se dispone en el centro de la agrupación y las hembras alrededor de él, alejadas no más de 47m. Este tipo de organización se ha observado alrededor de grandes árboles en frutos. Cuando el macho está emparentado con alguna de las hembras, es la madre de este la que ocupa la posición más central y próxima al árbol de frutos.

Grupos formados por dos o tres machos y de una a cuatro hembras adultas. Lo más común es que los machos se ubiquen en proximidad (6-16m) y las hembras se localicen a distancias de 4 a 45m de ellos. Siendo frecuente, que las hembras, madres de alguno de los machos, se sitúen más próximas a estos que el resto.

Grupos grandes que cuentan con la presencia del macho dominante

En general, los machos de alto rango gustan de hacer los nidos en proximidad (1-15m). Situándose o no en el centro del área ocupada. Los machos subadultos se sitúan entre 16-25m alejados del grupo de machos

dominantes. Y los machos adultos de bajo rango se colocan en la periferia del área de nidificación a 25-50m del grupo de machos de alto rango y a no menos de 23m de distancia entre ellos. Los lazos, la asociación entre machos también se muestra durante el descanso en nidos además de durante el acicalamiento, la caza colectiva y la vigilancia del territorio (Watts & Mitani, 2001).

Sobre este esquema de ordenación de machos, una hembra en estro hace que los dos o tres machos de mayor rango en la jerarquía se coloquen a su lado, escoltándola, para tener mejor acceso a copular con ella. Hay hembras adultas que se sitúan a distancias entre 6 y 18m del grupo de machos, pudiendo ser estas de mayor rango que las que se colocan más cerca de machos subadultos o adultos de bajo rango, y alejadas de los machos dominantes hasta 80m.

Y para finalizar, en tres ocasiones, machos y hembras pertenecientes al mismo grupo nidificador, construyeron sus nidos independientemente unos de otros, aunque siguiendo las tendencias que hemos ido describiendo de agrupación, según la jerarquía. Creemos que esta separación por sexos del mismo grupo nidificador, en zonas separadas entre 60 y 80m obedece a que las hembras no quieren ser molestadas por los despliegues de fuerza que ocurren a la hora del abandono de los nidos, cuando el grupo de machos de alto rango es numeroso.

3.6.4. Actividad nocturna

Los datos siguientes proceden del seguimiento de un grupo de 10 chimpancés durante la noche del 18.03.2000, que nidificaron en D/800 (compartimento forestal K.14), zona plana, con árboles sin frutos de *Uvariopsis congensis* y próxima a otra zona más abierta de bosque.

Estuvo lloviendo fuertemente antes de la construcción de los nidos y durante ese tiempo, el grupo se alimentaba de THV y el macho dominante (MS) llevó a cabo una danza a la lluvia.

Ocho individuos del grupo eran machos (MS/BB/ST/TU/AJ/LK/PG) y una hembra en estro con su infante, macho, dependiente (TG/TJ) completaban la

agrupación. El macho dominante hizo su nido a 2m del de la hembra en celo con su cría, y al mismo nivel.

Pasamos la noche en el suelo del bosque, en silencio, bajo los nidos de TG, MS, AJ y PG. La luna estaba casi llena y el cielo despejado por lo que la visibilidad en nuestra zona de observación era buena.

Durante la noche los chimpancés no se movieron de sus nidos, pudimos solamente oír suaves gruñidos, suaves movimientos dentro de los nidos y la caída de excrementos y orina desde el nido al suelo. De los individuos cuyos nidos pudimos observar claramente, se recogieron los tiempos en los que se produjeron las excreciones, las cuales aparecen en la siguiente tabla, junto con las horas de construcción y abandono del nido para cada uno:

	TG	MS	AJ	PG
Hora de construcción	18:34	18:33	18:50	18:50
Hora de abandono	7:02	6:36	6:55	6:54
Horas de excreción (H = heces) (O = orina)	H-20:00 H-23:50 H/O-24:38 H/O-3:55 H-6:42 H/O-6:45	H-20:00 H/O-1:11 H-1:16 H-3:56 H-6:36	H-20:00 H-24:32 O-24:34 H/O-3:39 O-6:43	O-1:44 H/O-2:26 H-4:05 H/O-4:12 O-6:43

La excreción se produce sentándose o acuclillándose en el borde del nido y dejando caer al suelo heces y orina. La frecuencia de expulsión de orina fue de entre 1 y 4 veces a lo largo de la noche, mientras que la expulsión de heces fue de entre 3 y 6 veces. Se produjeron cuatro picos claros de excreción, el primero entre las 19 y 20 horas, coincidente con la ocupación de nidos; el segundo entre las 24 y 1 horas; el tercero entre las 3 y 4 horas; y el cuarto y último, previo al abandono de las camas entre las 6 y las 7 de la mañana.

Mientras el grupo deja sus nidos a la mañana siguiente y abandona el área de descanso nocturno, se produjeron despliegues de fuerza por parte de los machos y vocalizaciones varias, a la vez que la hembra en estro copulaba con algunos machos, dentro del de esta.

Sabater Pi (1984, 1985) observó también la actividad nocturna de gorilas y chimpancés en Rió Muni (Guinea Ecuatorial). No hemos encontrado más bibliografía referente a este tema.

3.7. Reutilización de nidos y sitios de anidaje

La reutilización de áreas de anidaje y de nidos nocturnos y diurnos, según nuestra investigación, es mucho mayor de lo que hasta ahora se ha informado para poblaciones salvajes de chimpancés.

En Kanyawara, el hábitat (compartimento forestal) influencia los porcentajes de **reutilización de sitios de descanso nocturnos y diurnos**. Y así:

		Nº de sitios de anidaje distintos	Porcentaje de reutilización	Nº de reutilizaciones
K.30	Nidos nocturnos	31	48.4%	2-8
	Nidos diurnos	61	36.1%	2-6
K.14	Nidos nocturnos	20	35%	2-5
	Nidos diurnos	8	50%	2
K.15	Nidos nocturnos	13	23.1%	2-4
	Nidos diurnos	7	14.3%	2
K.29	Nidos nocturnos	8	25%	2-4
	Nidos diurnos			
K.13	Nidos nocturnos	2	50%	3
	Nidos diurnos	4	25%	3
Mikana	Nidos nocturnos	14	35.7%	2-13
	Nidos diurnos	6	85.7%	2-6
K.31	Nidos nocturnos	1	0%	
	Nidos diurnos	1	0%	

La **periodicidad de reutilización de los sitios de descanso nocturno** es muy variable y depende grandemente del tipo de fuente de alimento presente en los alrededores:

Mimusops bagswawei (*M.b.*), (compartimento K.30 y K.14)

La fructificación de esta especie se produjo en noviembre de 1999 y en marzo-abril del 2001. En noviembre de 1999, los árboles que fructificaron se localizaban principalmente en la zona sur del área de estudio y los chimpancés utilizaron las áreas circundantes y próximas de 2 a 4 veces, no consecutivas y separadas en el tiempo entre 10 y 25 días. En marzo-abril del 2001 fructificaron algunos de los *M.b.* de la estación anterior y otros localizados más al norte. Los chimpancés utilizaron áreas adyacentes a árboles o grupos de ellos entre 2 y 8 días consecutivos, durante la máxima maduración, y cada 3 a 10 días al bajar la cantidad de frutos disponibles, hacia el final de la estación. Algunas áreas

usadas en la primera estación de frutos se reutilizaron en la segunda, al igual que algunos árboles nidificadores.

Uvariopsis congensis (U.c.) (compartimento K.30 y K.14)

La estación de frutos fue en junio del 2001. Ciertos sitios se utilizaron 2 veces con una periodicidad de 4 días. La anterior estación de U.c. fue en junio-julio del 2000.

M.b. y U.c. dan cosechas de frutos abundantes, con muchos árboles fructificando al mismo tiempo, en zonas de bosque generalmente poco degradadas.

Los árboles de higos, de grandes dimensiones, dispersos y localizados en zonas degradadas (bosque secundario), alimentan a una amplia variedad de frugívoros durante periodos de entre una y dos semanas.

Ficus natalensis (F.n.) (compartimento Mikana)

Se produjo la maduración de algunas grandes higueras en febrero del 2000, y de nuevo en julio del 2001. Los alrededores de estos Ficus se utilizaron para nidificar de 5 a 7 veces consecutivas, durante el periodo de máxima maduración, dentro de la misma estación. Y volvieron a anidar en las mismas áreas la estación siguiente, incluso utilizando de nuevo ciertos árboles nidificadores y completando un total de uso de 13 veces en un área concreta.

Ficus capensis (F.c.) (compartimento Mikana y K.13)

Dos grandes árboles dieron frutos, uno en febrero y otro en julio del 2001. Y en sus alrededores se registraron nidos de 3 y 5 episodios nidificadores distintos respectivamente. Mientras hay abundancia de frutos se reutiliza el sitio casi a diario, por distintas partidas de chimpancés. Antes de que se produzca la máxima maduración, la reutilización se espacia más.

Ficus brachylepis (F.b.) (compartimento K.15)

Sus frutos maduraron en abril del 2000 y al menos 4 episodios nidificadores tuvieron lugar en sus alrededores. Los primeros, de partidas más numerosas y en días alternos, los últimos más espaciados y de grupos pequeños de chimpancés.

Zonas de transición (compartimento K.29)

De borde de bosque (dentro o muy cerca de plantaciones de especies exóticas taladas y en proceso de regeneración), fueron reutilizadas sin regularidad alguna y varias de ellas en ambas etapas de nuestro estudio, al cabo de 14 ó 16 meses. Son áreas con abundante THV, especies nidificadoras favoritas (*Albizia sp.*, *Diospyros abyssinica*) y buenas condiciones térmicas y acústicas.

La **periodicidad de reutilización de sitios de anidaje diurnos** coincide con la maduración de frutos. Se reutilizaron, como es de esperar, las inmediaciones y el propio árbol con frutos (*M.b.* y *F.n.*) para construir nidos diurnos en sucesivas estaciones de frutos, después de 15 a 17 meses.

Si bien, en los árboles con frutos se alimentan cada día grupos de chimpancés, hasta su casi total consumo, no todos los días se hacen nidos diurnos, ya que factores ambientales, composición del grupo y/o tiempo pasado en alimentarse influyen en que se descansa en un nido o no. Aunque el mismo sitio se utiliza hasta un máximo de 6 veces, durante la misma estación, y con una periodicidad de 2 a 6 días hasta un máximo de 18 días.

El porcentaje de **reutilización de nidos nocturnos y diurnos** es 13.9% y 27.6% respectivamente. El 4.2% de los nidos nocturnos reutilizados fueron previamente usados como nidos diurnos. Y el 17.3% de los nidos diurnos reutilizados fueron construidos para el descanso nocturno.

El mismo **nido nocturno**, puede utilizarse hasta 4 veces, en días sucesivos, alternos o al cabo de un máximo de 6 días desde su construcción. Es cuando se nidifica alrededor de árboles de higos cuando se reutilizan más los nidos, por el mismo individuo constructor u otros.

16 de 27 (59.3%) nidos nocturnos reutilizados, lo fueron por el mismo sujeto constructor (5 machos adultos y 11 hembras). Un mismo nido se ha visto utilizado por 3 individuos distintos. Y el mismo individuo constructor ha utilizado su propio nido hasta 3 episodios nidificadores distintos.

El mismo **nido diurno** puede utilizarse hasta un máximo de 7 veces (5 durante el mismo día y 2 veces 2 días más tarde, cerca de un *M.b.* con frutos). El mismo nido, el mismo día, se puede utilizar entre 2 y 5 veces en un periodo

de 1 hora 55 minutos, y en días alternos, 2 veces más, hasta un máximo de 11 días desde su construcción. Grandes *M.b.* o *Ficus* con frutos hacen que se reutilicen más veces los nidos diurnos construidos sobre ellos o en sus inmediaciones.

5 de 25 (20%) nidos diurnos reutilizados, lo fueron por el mismo individuo constructor (2 machos no adultos y 3 hembras). El mismo nido se ha visto utilizar por un máximo de 4 sujetos distintos, el mismo o distintos días. Y el mismo chimpancé (macho joven) ha utilizado su nido diurno hasta 3 veces, el mismo día, en un periodo de 1 hora 10 minutos.

Gracias a la permanencia de las etiquetas identificativas en los árboles nidificadores usados en nuestra primera etapa de campo, hemos podido constatar que además de las áreas de descanso, ciertos **árboles nidificadores nocturnos y diurnos habían vuelto a ser utilizados, y más aún, algunos de estos albergaban nidos nuevos en la misma posición en la que hubo otro nido la anterior estación de frutos.** Fruth & Hohmann (1994) también observaron esto en nidos de bonobos.

Y gracias también al examen de los datos de localización diaria de los sitios de anidaje nocturno de los chimpancés de Kanyawara, recogidos por los asistentes de campo del *Kibale Chimpanzee Project*, referentes al periodo comprendido entre noviembre del 1999 y julio del 2001 (21 meses), hemos podido ver claramente que:

- La distribución espacial de los lugares de descanso nocturno está bajo la influencia de la distribución en el espacio de los árboles con frutos y de las zonas de vegetación herbácea terrestre. Furuichi y Hashimoto (2001) también encontraron para los chimpancés de Kalinzu (Uganda) que la distribución de frutos tiene más influencia en la distribución de sitios de anidaje que cualquier otro factor.
- Se vuelven a utilizar para nidificar las mismas áreas una y otra vez, en sucesivos ciclos o estaciones de fructificación de los árboles del bosque de Kanyawara.

Tras el análisis de nuestros datos, queda patente que el fenómeno de reutilización no es en absoluto marginal. Según los ciclos de fructificación,

nidos, árboles y áreas de anidaje nocturnas y diurnas se usan periódicamente. Por lo que el desarrollo de trabajos de campo de larga duración y detallado marcaje de zonas y árboles de nidificación, en otras comunidades habituadas de chimpancés, son necesarios para poder contrastar nuestros resultados y comprender un poco mejor esta dinámica.

3.8. Tiempo de deterioro de los nidos nocturnos y diurnos

Para determinar la **vida media de los nidos nocturnos**, se ha seguido el proceso de deterioro de un total de 324 nidos nocturnos, durante nuestro periodo de estudio.

Del total, 48 (14.8%) no se incluyen en el análisis por: haber desaparecido su etiqueta identificativa (4.6%); modificaciones en el bosque causadas por la tala de especies exóticas (7.4%); desapariciones repentinas (1.8%); y por tratarse de nidos construidos y no utilizados (0.9%).

De los 276 nidos utilizados en el análisis, el 96.3% desaparecieron naturalmente, el 2.5% por la caída de un árbol y el 1.5% por la perturbación de otros monos.

Se define la vida media de un nido nocturno (Ghiglieri, 1984), como el periodo temporal transcurrido desde su construcción hasta su total desaparición en el paisaje, es decir hasta que no se observan restos de la pasada presencia de un nido en los árboles nidificadores. Como hemos observado que la desaparición de los nidos toma más tiempo de lo que a veces es posible seguir, y de acuerdo con la bibliografía (Plumptre y Reynolds, 1996), para algunos nidos sólo se pudo seguir el deterioro hasta el 40%, 25% ó 10% de su volumen restante. Pero nuestros datos finales siempre se refieren a la total desaparición, es decir, el nido ya no es reconocible (aunque bajo la atenta mirada de un experto, y los chimpancés lo son, el espacio que ocupó este en el árbol nidificador se ve en cierta forma dañado por haber sido el emplazamiento de un nido anterior, o el armazón del nido permanece visible y nuevas hojas lo cubren totalmente). Uno de nuestros asistentes de campo siguió tomando

datos sobre el deterioro de los nidos, después de nuestra marcha, y cuando todos los nidos desaparecieron, los datos nos fueron enviados por correo.

La elección de los nidos a monitorear (seguir su estado de deterioro) se realizó una vez descartados los que se iban a dedicar a un más detallado estudio (desarme para análisis estructural) y teniendo en cuenta el coste-beneficio de la tarea (distancia al campamento, número de nidos en la misma localización, nuestro corto periodo de trabajo de campo...), así como la representatividad de la muestra.

El proceso de seguimiento consistió en re-visitarse (el investigador y/o un asistente de campo, entrenados para la labor) cada 20 o 30 días los nidos seleccionados y anotar el grado de deterioro de cada nido, individualmente numerado. Medimos el estado de deterioro de los nidos en base a las categorías siguientes, modificadas y mejoradas de Tutin & Fernandez (1984):

(6) – nido fresco, construido la noche anterior o hasta un máximo de 3 días anteriores a la primera visita.

(5) – nido mustio, las hojas empiezan a mustiarse y/o volverse mate, sin brillo.

(4) – nido entre fresco y seco, las hojas, unas están aún frescas y otras empiezan a arrugar sus bordes y a quedarse sin brillo (es el caso de especies como *Uvariopsis congensis* y *Diospyros abyssinica*, por ejemplo) o a secarse y tornarse amarillentas o verde claras (sería el caso de especies como *Albizia sp.* y *Celtis sp.*). Las hojas en este punto aún permanecen en las ramas, aunque estén secas.

(3) – nido principalmente seco, pero conservando su forma, todas las hojas que están en ramas rotas o en la base del nido están completamente secas, aunque puede que ramas con hojas verdes aparezcan entre la estructura seca del nido. Las hojas se van perdiendo, separando de las ramas y cayendo al suelo o al interior del nido. En este estado, empieza a pasar luz a través de la estructura del nido (desde abajo, apreciamos pequeños o grandes huecos de luz en el borde, o por todo el nido, aunque si la masa vegetal que forma el nido esta muy compactada, no se ve pasar luz a su través)

(2) – nido que ha perdido la forma, aunque la forma no se conserva, es evidente que hubo un nido, por el amasijo de ramas y hojas que a estas alturas

se hallan en distintos estados de desecación. Si no fuera por que se ha visto construir, podría parecer que nunca hubo un nido, sino sólo ramas rotas y dobladas accidentalmente en ese punto. La luz pasa a través de las ramas que se separan.

(1) – armazón, solo el esqueleto del nido esta presente y se puede ver perfectamente el patrón de construcción. Puede que sólo queden las ramas secas y peladas o puede que ciertas ramas hayan echado nuevas hojas.

(0) – no nido, aparentemente no hay rastro alguno del nido, pero una detallada mirada, puede alertarnos de la presencia pasada de un nido (por ejemplo: ramas rotas soldándose, y/o ramas con nuevas hojas)

Del análisis de los datos se concluye que para la primera etapa de campo, la vida media de los nidos estudiados fue de 203 días (d.t. 102.34; rango 35-368; N=73), mientras que para la segunda etapa fueron 110 días (d.t. 71.01; rango 8-330; N=203). Esta diferencia se explica, teniendo en cuenta que la mitad de los primeros, se construyeron o pasaron durante su periodo de deterioro por la mayor estación de lluvias en la zona, lo que ralentizaría el decaimiento y alargaría la vida media de los nidos. Por el contrario los segundos, en su mayoría se construyeron y pasaron por estaciones de sequía importantes. Sin embargo y para el total de la muestra, la media de vida de los nidos nocturnos de los chimpancés de la comunidad de Kanyawara durante nuestro periodo de estudio, fueron 134.5 días (d.t. 92.62; rango 8-368; N=276).

El número de días que un nido tarda en desaparecer del ambiente, está relacionado con: la etapa de campo en que se ha medido el deterioro (Mann Whitney U-test, $z=-7.006$; $p<.001$), que el nido sea reutilizado o no (Mann Whitney U-test, $z=-4.012$; $p<.001$), la estación en la que se construyó y en la que desapareció el nido (Mann Whitney U-test, $z=-2.873$; $p<.01$ y $z=-7.674$; $p<.001$ respectivamente) y la especie nidificadora, cuando el nido está construido en un sólo árbol (Kruska-Wallis test, $X^2=88.627$; gl 25; $p<.001$). La influencia de la estación y la especie de planta nidificadora en la vida media de un nido, ya la apuntaban Tutin et al. (1995) aunque sin datos para probarlo.

Que la vida media de los nidos de los chimpancés de Kanyawara sea 93 días mayor en la primera de nuestras etapas de campo, nos advierte de lo variable de este dato. Y de la necesidad de determinar la tasa de deterioro de los nidos para cada grupo de grandes simios en su tiempo y espacio concretos, cuando esta tasa se utilice para censar poblaciones.

Se detallan a continuación las vidas medias de los nidos estudiados en función de su reutilización, de la especie nidificadora y de la estación atmosférica de construcción y desaparición por la que han pasado:

	Noviembre 1999 – Abril 2000		Febrero – Julio 2001	
	Nidos nuevos	N.reutilizados	Nidos nuevos	N.reutilizados
Vida media	194 días	304 días	102 días	182 días

Árbol nidificador	Noviembre 1999 – Abril 2000		Febrero – Julio 2001	
	Nidos nuevos	N.reutilizados	Nidos nuevos	N.reutilizados
<i>Diospyros abyssinica</i>	178 (47-345) N=10	341 (279-368) N=4	107 (19-235) N=13	201 (73-265) N=4
<i>Uvariopsis congensis</i>	251 (87-354) N=25		119 (21-245) N=25	
<i>Albizia sp.</i>	88 (35-154) N=6		46.5 (8-88) N=30	62 (61-63) N=3
<i>Teclea nobilis</i>	172 (113-221) N=5		144 (23-248) N=18	230 (147-271) N=3
<i>Celtis durandii</i>	102 (70-140) N=3		80.5 (24-195) N=8	
<i>Celtis africana</i>	194 (140-300) N=3		73 (32-164) N=24	
<i>Strombosia scheffleri</i>	123 (91-163) N=3		150 (80-228) N=9	

	Nov.1999 - Abril 2000	Febrero - Julio 2001
Húmeda - Húmeda	261 días (35-368) N=19	199 días (19-277) N=29
Húmeda - Seca	193 días (70-325) N=15	89 días (14-330) N=57
Seca – Húmeda	203 días (87-345) N=21	141 días (32-265) N=53
Seca - Seca	150 días (63-267) N=18	63 días (8-161) N=64

Por los datos presentados, vemos que los nidos nocturnos tardan en desaparecer del paisaje, alrededor de cinco meses en promedio, pero en algunos de ellos, tras 14 o 15 meses aún es visible el almacón (17 de 24 nidos del total de los 73 nidos nocturnos estudiados en la primera etapa de campo).

El tiempo de deterioro de los nidos diurnos, para una muestra muy pequeña (N=9), de nidos diurnos de complejidad floja y fuerte, llegó en promedio a 58 días (rango 16-184), aunque la mayoría de nidos desaparecieron en unos pocos días. Los nidos diurnos de tipo cojín (2 ó 3 ramas puestas una encima de la otra), apenas duraron en el ambiente después de su abandono, al salir el chimpancé de ellos las ramas se separaron y al cabo de unas horas era imposible reconocer el lugar donde el nido estuvo localizado.

Como dato anecdótico y para completar este apartado decir, que uno de los dos nidos nocturnos vistos construir en el suelo tardó 19 días en desaparecer completamente.

3.9. *Nest grunts* o vocalizaciones relacionadas con la nidificación

En el etograma que Nishida et al., 1999 publican para los chimpancés del Parque Nacional de Mahale (Tanzania) incluyen los *nest grunts*, y los definen como: distintivos gruñidos dobles dados cuando un individuo comienza a mirar alrededor en busca de un sitio de anidaje adecuado, durante la construcción del nido, o mientras se instala para pasar la noche (Goodall, 1989). No oídos en la comunidad de bonobos de Wamba (República Democrática del Congo) (Kano, no publicado).

Estas vocalizaciones, que parecen implicadas en la decisión de nidificar (Wrangham, comunicación personal) se han escuchado solamente en comunidades de chimpancés de la subespecie oriental, *Pan troglodytes schweinfurthii* (Gombe/Mahale) y parecen estar ausentes en el resto de subespecies de chimpancé común y también en bonobos (*Pan paniscus*).

También para los chimpancés de Kibale se ha informado de la producción de *nest grunts* a la hora de la nidificación nocturna. Y a tal fin hemos analizado 70 episodios nidificadores de los chimpancés de la comunidad de Kanyawara. En 45 de ellos (64.3%) se produjeron *nest grunts* y en 25 no. Unas veces un individuo emite *nest grunts* y otro u otros responden o no. Pero otras, se genera un coro vocal en respuesta a la primera llamada.

Parece ser que la producción de *nest grunts* está relacionada con el tamaño del grupo nidificador (X^2 test, tablas kxr, $X^2=10.613$; gl 1; $p<.01$), pero no con actividades previas a la nidificación como moverse por el suelo hacia el lugar de descanso nocturno, alimentarse en árboles con frutos, o en THV. En la tabla siguiente se muestran los porcentajes de producción o no de *nest grunts* según el tamaño del grupo y las actividades previas a la nidificación:

Producción de <i>nest grunts</i>	Tipo de grupo		Actividad previa a la nidificación		
	Grande (≥5nidos)	Pequeño	Alimentarse en THV	Alimentarse de frutos	Moveirse
Si (N=45)	75.6%	24.4%	55.6%	24.4%	20.0%
No (N=25)	36.0%	64.0%	32.0%	52.0%	16.0%
Significatividad	p<.01		p=.061 (n.s.)		

(grupos grandes, ≥5 nidos, según Basabose & Yamagiwa, 2002)

Esta vocalización, teniendo en cuenta el contexto de su emisión, indicaría a los individuos del grupo cuándo empezar a construir los nidos y dónde (mayoritariamente en casos de poca visibilidad entre ellos), informaría también de la posición en el espacio del individuo emisor al resto del grupo y además las madres urgirían mediante *nest grunts* a sus dependientes a construir los nidos, principalmente cuando los grupos son grandes y la actividad que distrae a jóvenes e infantes es elevada.

Esta emisión sonora, que nunca ha sido formalmente descrita, se grabó y se caracterizó acústicamente (Figura 16). Vocalización en serie (series, circuladas en negro en la figura) a intervalos de 1.5 segundos.

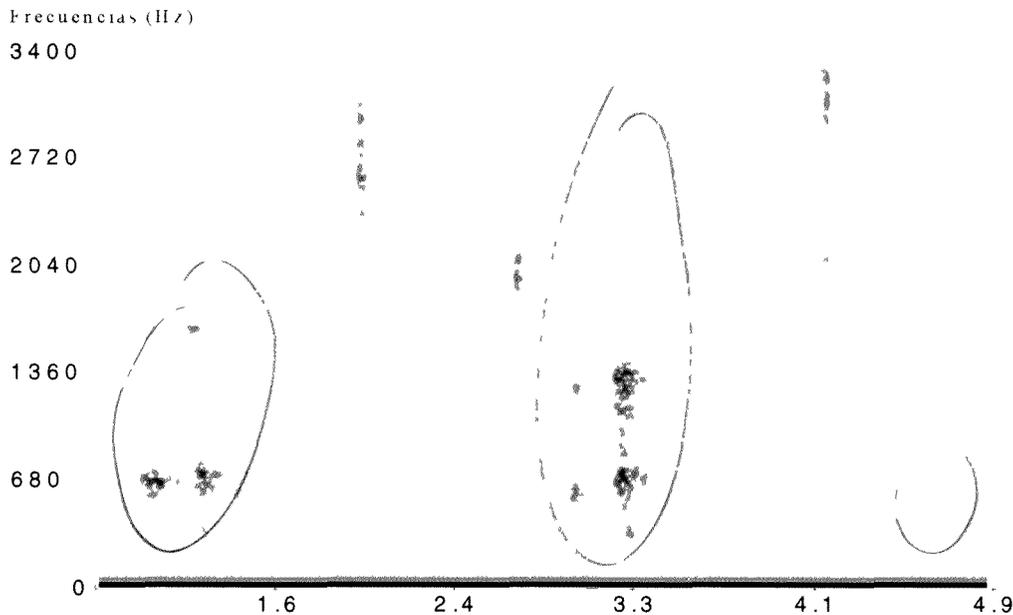


Figura 16. *Nest grunt*, caracterización acústica

Tiempo (Segundos)

3.10. Ontogenia del comportamiento nidificador

Los infantes chimpancés, duermen en los nidos nocturnos de sus madres hasta que se produce el destete. Este suele coincidir con el nacimiento de una nueva cría y es poco antes de este momento, cuando el pequeño chimpancé empieza a dormir en su propio nido, el cual se localiza cerca del de su madre. El intervalo de nacimientos para las hembras de nuestro grupo se espació entre un mínimo de 3 años y 2 meses y un máximo de 5 años y 3 meses.

En cuanto a la adquisición de este comportamiento, Bernstein (1962, 1967, 1969) y Sabater Pí (1984) examinaron, en el *Yerkes Regional Primate Research Center* y en el Parque Zoológico de Barcelona respectivamente, la habilidad nidificadora de los chimpancés nacidos en cautividad y en la naturaleza, y comprobaron que los primeros no eran capaces de construir nidos cuando se les proveía con los materiales adecuados, por lo que esta era una conducta básicamente adquirida, si bien varios componentes de la misma, como sentarse sobre los montones de hojas y la ordenación del material

Aparte de su primordial función en el descanso nocturno y diurno. Para jóvenes e infantes, **los nidos constituían, durante el día, lugares de juego** compartido o solitario.

Y así, veíamos a infantes (AT, NP, AM o LS) con la típica expresión de juego en la cara mientras construían o practicaban la construcción de nidos en los periodos de descanso del grupo. Y también a la joven hembra OK transportando, en al menos cuatro ocasiones, trozos de ramas secas de hasta 1 metro de longitud y 4 centímetros en diámetro, que mientras construía un nido diurno sujetaba con sus extremidades libres para luego dentro, ya en la cama y tumbada en ella, jugar (elevantarlo con los pies y pasárselo de pies a manos) con ese palo-muñeco (Wrangham & Peterson, 1996), que tan celosamente transportaba y con el que permaneció en dos de las cuatro ocasiones observadas, alrededor de 50 minutos. Otros infantes, LS y AM, también jugaban con pequeños palitos dentro de sus nidos y LS, al igual que OK, se movía de un lugar a otro y construía sus nidos diurnos pasándose el palo-muñeco de una extremidad a otra y manteniéndolo hasta estar dentro de su nido, por un tiempo de al menos 11 minutos.

Observamos también que 2 ó 3 jóvenes y/o infantes, emparentados o no, jugaban en nidos diurnos, generalmente contruidos por el de mayor edad, o en otros reutilizados para tal propósito al ser abandonados por el adulto constructor. Dentro del nido se perseguían, saltaban, se mordían, se hacían cosquillas y empujaban fuera del nido, entraban y salían del nido en clara excitación lúdica y prolongaban estos juegos tanto como el periodo de descanso de los adultos se lo permitía.

La utilización de **los nidos como plataformas de reposo, descanso y recuperación**, por individuos afectados por severas afecciones respiratorias también fue observado y por ejemplo, LP y ST a principios de marzo del 2001, cuando más gravemente enfermos se les vio, durmieron algunas noches en el nido diurno que habían hecho la tarde anterior. Pasaban más tiempo en los nidos diurnos que cuando no estaban enfermos y LP uno de los días no abandonó el nido nocturno hasta el mediodía.

En su estudio del comportamiento nidificador de los bonobos, Fruth & Hohmann (1993) ofrecen la primera evidencia de que los chimpancés pigmeos construyen nidos para evitar potenciales o inminentes conflictos con otros miembros del grupo. Y hablan de los nidos como espacios personales. También creemos que para los chimpancés de Kibale **el nido simboliza un espacio personal**, utilizado en la evitación de conflictos y que define o simboliza una especie de propiedad privada, respetada por los otros individuos del grupo. Estas son las observaciones que lo soportan:

18/11/99, 8:43h. Ante la persecución de LB (macho de cierto rango), BR (hembra en estro) construye rápidamente un cojín de hojas en el que se echa, LB deja de perseguirla.

24/01/00, 8:35h. LR (hembra subadulta, en celo) construye un nido diurno tras verse sometida a persecuciones e inspecciones vaginales por parte del macho dominante (MS).

12/03/00, 14:17h. AL (hembra) construyó un nido, muy básico, parece que así evitó un conflicto con AJ (macho de alto rango) que intenta copular con TG (hembra en celo), al igual que otros machos (MS, BB y ST), pero no lo logra.

19/01/00, 7:50h. LP (hembra vieja, de alto rango) come los restos de la carcasa de un colobo rojo, cazado ayer, dentro de un nido diurno. Otra hembra (JO) al lado del nido de LP estira la mano pidiéndole comida.

8:17h. LK, hijo de LP, encuentra los restos del colobo rojo y prepara muy rápidamente un cojín vegetal y se sienta encima. Durante los 8 minutos que permanece dentro nadie le molesta, aunque hay hembras alrededor observándole y deseando el pellejo del colobo. Cuando LK sale del nido, el pellejo cae al suelo y las hembras que le miraban rápidamente bajan a disputarse el trofeo.

16/06/01, 10:00h. GA (hembra subadulta) que mastica restos de la piel de un colobo rojo cazado el día anterior construye un nido. Cuando esta abandona la cama, LR (hembra subadulta) la inspecciona en busca de la piel.

14:08h. LS (infante hembra) juega con restos de la piel del colobo rojo en un nido en el suelo que ha fabricado. Antes de hacer el nido andaba con los restos de la piel en la boca.

Marzo 2000. V. Buresch, estudiando la relación entre turistas y chimpancés en el área de recepción de visitantes del Parque Nacional de Kibale (Kanyanchu) observó que en algunas ocasiones los chimpancés construían nidos diurnos y reutilizaban como diurno alguno nocturno poco después de que fueran avistados por un grupo de turistas. Según Reynolds & Reynolds (1965) los chimpancés no habituados pueden construir nidos diurnos para esconderse de los observadores humanos.

La elevada tasa de construcción de nidos diurnos observados en bonobos, dicen Fruth & Hohmann (1993) puede que esté parcialmente relacionado con la extensión funcional de este comportamiento. Y podría servir como “evidencia de un proceso simbólico”. Si fuera así, también los chimpancés que hemos estudiado entenderían los nidos como zonas tabú, privadas en las que se respeta la propiedad y el espacio personal. Además de esta prueba de intencionalidad en la construcción del nido, hemos observado que la complejidad de los nidos diurnos está relacionada con el tiempo empleado en su manufactura, y este a su vez con el tiempo que el individuo pasa dentro. Así, el chimpancé prevé el tiempo de descanso en el nido y en consecuencia lo elabora más o menos.

Además esto nos lleva a pensar que ya que la durabilidad de los nidos de los chimpancés (al igual que en otras especies de grandes simios) es mayor que lo que dura su uso, estos podrían tener un significado en la orientación espacial y el uso del territorio (Bermejo, 1991). La presencia y el grado de deterioro de los nidos podrían avisarles de que el área se está usando, se utilizó o se utilizará pronto por grupos de individuos de su comunidad u otras vecinas. Y tal vez, al igual que para nosotros, los nidos son la prueba de la existencia de chimpancés en el bosque, a ellos también les indicaría la presencia de amigos o enemigos, ayudándoles a planear el uso o la expansión de su territorio.

La aceptación del significado simbólico, tanto social como espacial, de los nidos de los grandes simios sería clave para comprender el origen de la socialización y el urbanismo humanos.

3.12. Chimpancés y plantas medicinales. Importancia de las especies nidificadoras

Cada día de sus vidas los animales salvajes tienen que tratar con los compuestos secundarios de las plantas de las que se alimentan. Estos compuestos son considerados como una adaptación evolutiva, que a las plantas sirven, para defenderse de la predación de insectos y herbívoros y a la vez de agentes patógenos como hongos y bacterias. En sus consumidores tendrían un doble efecto. Causar malestar al ingerirlos y por tanto evitar su consumo, o por el contrario actuar como eficaz medicina frente a ciertas dolencias favoreciéndose la búsqueda y el uso-consumo del remedio (planta medicinal).

Sabemos que los chimpancés usan ciertas plantas de su entorno natural para paliar ciertas dolencias.

Casos bien documentados existen en el uso del género *Aspilia* (Fam. *Compositae*), como purga para la eliminación de parásitos intestinales. Wrangham & Nishida (1983) describen cómo chimpancés en Gombe y Mahale (Tanzania) cuidadosamente doblan, con la boca, a modo de acordeón, hojas jóvenes de *Aspilia* y las tragan enteras con ligeros gestos faciales de incomodidad en su ingestión. Posteriores estudios (Huffman & Wrangham, 1994) asociaron las observaciones de la ingesta de hojas de *Aspilia* con chimpancés padeciendo malestar y diarrea. Análisis posteriores de las heces de los individuos observados comiendo *Aspilia* revelaron estar infectados por uno o más parásitos intestinales. Una atenta mirada a las hojas excretadas enteras puso de manifiesto la presencia de parásitos adultos atrapados entre los pelos (tricomas) que la superficie de las hojas de *Aspilia* presenta. En este caso se hipotetiza que son las propiedades físicas de las hojas las que los chimpancés buscan, y aunque químicamente Rodríguez & Wrangham (1992) encontraron una sustancia antiparasitaria, antifúngica y antiretroviral, la TIARUBRINA A, estudios y análisis posteriores no han encontrado rastros de la misma (Huffman, 1996). Parece ser que los chimpancés usan otras especies vegetales de hojas rugosas y pilosas para el mismo fin.

El consumo de la medula amarga de plantas del genero *Vernonia* (*Fam. Compositae*), es otro de los bien documentados casos en los que se asocia enfermedad con el consumo de esta planta medicinal, en Mahale (Huffman & Seifu, 1989). Animales vistos pelar los tallos de *Vernonia* y masticar la médula, sacando todo su amargo jugo, se recuperaron en 24 horas de su falta de apetito, malestar y diarrea causada por una infección de nematodos. Análisis químicos de la planta revelaron la existencia de potentes sustancias bioactivas (Ohigshi et al., 1991). De hecho, para muchos africanos, esta planta es prescrita para tratar dolores de estómago e infecciones parasitarias, incluidas bilharziosis, malaria y *pin-worm* (gusano alfiler) (Huffman et al., 1996).

Aparte de en Gombe y Mahale, en Budongo y Kibale (Uganda), también se ha observado el consumo de ciertas plantas medicinas por los chimpancés. Gracias a estudios combinados del comportamiento y análisis químicos y veterinarios, de excrementos y materiales vegetales, se han podido relacionar estados de enfermedad con el consumo de ciertas plantas. Tribus primitivas en África y las poblaciones humanas en simpatria con los chimpancés usan con fines similares ciertas plantas consumidas también por estos.

De todos es sabido que los chimpancés al igual que la mayoría de los animales están plagados de pequeños parásitos como pulgas, piojos, garrapatas, etc., que se alimentan de su sangre e inhiben su crecimiento. Para combatirlos, los primates utilizan el aseo individual o grupal que mantiene su piel y pelo limpios. También la acción de restregarse contra plantas o insectos serviría para lo mismo. Por ejemplo, monos capuchinos en Costa Rica, usan la planta *Piper sp.* (*Fam. Piperaceae*), que contiene compuestos que alivian el dolor y matan insectos. Y también monos capuchinos frotan su pelaje con milpiés (*Artropoda, Diplopoda*), portadores de benzoquinonas, que repelen a otros insectos y matan bacterias (Engel, 2002).

Se han desarrollado en la comunidad de chimpancés de Kanyawara (Kibale, Uganda) estudios químico-veterinarios y comportamentales asociados (Krief, comunicación personal) que han revelado la existencia de compuestos bioactivos y propiedades antifúngicas, antibacterianas e insecticidas en ciertas plantas consumidas por los chimpancés en ocasiones particulares y en la

corteza de otras que usan regularmente y son según nuestro estudio favoritas especies arbóreas en las que construyen sus nidos nocturnos (*Diospyrus abyssinica*, *Uvariopsis congensis*, *Celtis durandii*, *Celtis africana*, *Teclea nobilis*, *Albizia sp.*).

Biological activities of favorite night nests trees of Kanyawara chimpanzees
--

S. Krief, personnel data (2002)

➤ *Diospyros abyssinica*, bark, Ethyl acetate extract:

Cytotoxicity: 100% at 10µg/ml
89% at 1 µg/ml
bactericidal activity Inhibition diameter : 12 (bactericid)
CMI: 1,1 µg/ml
Antifongic activity Inhibition diameter :8 (Candida tropicalis)
Antimalaric activity : *Plasmodium falciparum*
IC 50= 5,6µg/ml
Leishmania donovani IC 50= 1,5µg/ml

➤ *Uvariopsis congensis* bark, Ethyl acetate extract:

Cytotoxicity: 82% at 10µg/ml
39% at 1 µg/ml
bactericidal activity Inhibition diameter : 8 (bacteriostatic)
Antimalaric activity : *Plasmodium falciparum*
IC 50= 4,2µg/ml

➤ *Celtis africana* bark, Ethyl acetate extract:

bactericidal activity Inhibition diameter : 20 (bactericid), 12 (bacteriostatic)
CMI: 5 µg/ml

➤ *Celtis durandii* bark, Ethyl acetate extract:

bactericidal activity Inhibition diameter : 13 (bacteriostatic)
CMI: 11,5 µg/ml

References

➤ *Teclea nobilis*

Quinoline alkaloids (Yenesew, A; Dagne, E; Alkaloids of *Teclea nobilis*, Phytochemistry, 1988, 27, 2: 651-653)

Esto nos ha llevado a pensar que la elección de los árboles nidificadores pudiera estar influida, entre otras cosas, por la presencia de bioactivos y de esas propiedades antifúngicas, antibacterianas o insecticidas. El uso tópico, a través de la piel de los animales, sería una forma de actuación (se ha observado, raras veces, a los chimpancés rascarse vigorosamente contra la corteza de algunos árboles nidificadores). Así como la ingestión de ciertas cortezas de árboles nidificadores liberaría las sustancias medicinales, también observado, raramente, en nuestros sujetos de estudio. Y tal vez la utilización de vegetación fresca en la elaboración de los nidos pondría a disposición de los simios sustancias volátiles repelentes que ahuyentarían a insectos nocivos y ectoparásitos, aliviando además los síntomas, como picaduras, provocados por estos. Al igual que ocurre en algunas especies de aves que llevan a los nidos que reutilizan, vegetación fresca aromática y rica en sustancias volátiles, que no matan los ectoparásitos presentes en el nido, pero que retardan su desarrollo y alivian los síntomas de su infección (Engel, 2002). La utilización de estos árboles, por los chimpancés de Kanyawara, para nidificar sería la mejor manera de tenerlos a su disposición, sabidas sus propiedades.

3.13. Observaciones interesantes, provenientes del uso de técnicas de escalada para el acercamiento y estudio próximo de nidos nocturnos

Para completar el capítulo de nuestros resultados en el estudio de la comunidad de chimpancés de Kanyawra. Y como ya hemos informado de la importancia que el acceso a los nidos (gracias a las técnicas de escalada) ha tenido en este trabajo, se aportan los datos que siguen:

Las técnicas de escalada en árboles permitieron la **recogida de muestras de pelo**, que se le cae al chimpancé y queda entre las hojas del nido, en el 67.6% de los casos. Esta técnica de recogida de muestras, no invasiva del comportamiento de los animales, para el posterior estudio

genético, ya es utilizada por otros investigadores de grandes simios (Gagneux et al., 1999; Goldberg, 1998; Goldberg & Wrangham, 1997). En nuestro caso se intentó la extracción de ADN de alguna de las muestras recogidas (Dra. Pérez Lezaun y Dr. Bertranpetit, Unidad de Biología Evolutiva, *Universitat Pompeu Fabra*, Barcelona), aunque sin éxito. Varias raíces capilares son necesarias para el análisis genético y parece que la selección de los nidos en los que se recolectan las muestras es muy importante. Así lo informan Sinyor et al. (2002) que recolectan pelo de los nidos de los orangutanes en Kanibatangan (Malasia) para análisis de ADN.

3.13.1. Presencia de heces y orina dentro de los nidos

En el 12.1% de los 68 nidos nocturnos que hemos examinado de cerca, se hallaron restos de orina, principalmente en puntos cercanos al borde del mismo. Y se encontraron restos de heces, también en zonas periféricas de la cama, en el 16.1% de los casos. La presencia de orina y heces dentro de los nidos nocturnos, no es significativa, ya que los chimpancés con su dieta primordialmente frugívora, no defecan dentro de los nidos. Y posiblemente los restos que hemos encontrado en los bordes del nido (salvo un excremento completo de un individuo juvenil), son partes mínimas de una excreción mayor que tuvo lugar fuera del nido y como ya se ha descrito con el individuo acuciado o sentado con los cuartos traseros apoyados en el borde de la plataforma.

Una de las causas de la no excreción dentro del nido, es sin duda la consistencia de las defecaciones, como también observa Casimir (1979) en los gorilas de Kauzi-Biega (Ex-Zaire), los cuales con una dieta más frugívora que sus parientes de montaña, no defecan dentro del nido. También seguramente la evitación de infecciones parasitarias es tomada en cuenta por los chimpancés, sabida la importancia de la reutilización de nidos y sitios de anidaje.

3.13.2. Cicatrices (evidencias) de nidos pasados

Conectando con la reutilización, en el 57.7% de los nidos desarmados se observaron, sobre todo en la zona de soporte de este, cicatrices en las ramas,

evidencias de haber sido rotas en el pasado y soldadas a lo largo del tiempo. A veces, en el mismo soporte y estructura del nido estudiado encontramos ramas previamente rotas pero totalmente recuperadas (cicatrices de diferentes tiempos de rotura, algunas muy antiguas, de años, otras de meses atrás, determinado por el diferente grado de reparación de la zona dañada) en la forma triangular típica del armazón de un nido. Lo que implicaría que otro u otros nidos fueron construidos en la misma exacta posición, en el pasado. También observado por Fruth & Hohmann (1994) en nidos de bonobos. Profundizar en este tipo de información nos ayudaría a comprender mejor la distribución de nidos y sitios de anidaje a través del tiempo en el territorio. Así como a determinar qué características poseen estas localizaciones que hacen que se usen en repetidas ocasiones a través de los años.

Entre las cualidades que hacen una localización atractiva para la construcción de un nido, podríamos incluir la **flexibilidad** de la misma. Comprobamos por nosotros mismos que el 39.6% de los nidos presentaban un muy agradable balanceo, además de una gran comodidad.

3.13.3. Visibilidad de otros desde los nidos

Además de seguridad y comodidad, desde el nido el chimpancé disfruta del contacto visual con algunos de los componentes del grupo nidificador. En el 92.9% de los casos, desde el nido estudiado veíamos uno o varios nidos del mismo episodio nidificador. Si como proponemos, las relaciones entre los miembros de la comunidad se explican, en parte, dependiendo de su ordenación nocturna. Y desde los nidos los chimpancés se ven unos a otros. Más estudios orientados hacia esta temática, descubrirían la sociabilidad de los chimpancés durante el descanso nocturno.

3.13.4. Galagos utilizando nidos abandonados de chimpancés

Y para finalizar, decir que hemos sido testigos del uso de nidos y sitios de anidaje nocturnos de los chimpancés, por individuos de una de las especies de primates nocturnos que habitan el bosque de Kibale, *Galago thomasi*.

Grupos de galagos se movían entre los grupos de chimpancés mientras estos construían o abandonaban los nidos nocturnos. Además vimos dos nidos nocturnos de chimpancés ocupados por galagos. En uno de ellos, un ejemplar adulto de galago salió del nido que desarmábamos (de tres días). Y en el otro, también mientras desmantelábamos ordenadamente la cama (de dos semanas), salieron dos individuos y dentro del nido del chimpancé había un nido de galagos, muy fresco y de 30cm largo x 20cm ancho x 12cm profundo (Foto 24).



Foto 24. Nido de galago hallado dentro de un nido nocturno de chimpancé.

A pesar del potencial riesgo de predación para el galago por parte de los chimpancés, que podrían reutilizar los nidos o sitios de anidaje. Parece que los nidos abandonados por los grandes simios son un valioso recurso para los pequeños e insectívoros primates nocturnos. Dentro de los nidos de los chimpancés, los galagos regularían su temperatura corporal durante el día, reducirían el riesgo de detección por parte de los predadores y se abastecerían de los insectos presentes, que atraídos por los excrementos de los chimpancés son abundantes.

Esta inesperada y sorprendente asociación entre un primate nocturno y otro diurno ha sido publicada por Llorente et al., en *Folia Primatológica* 2003; 70:80-84. En el Anexo 4, se adjunta una copia de la misma.

3.14. Comparaciones

A pesar de la heterogénea metodología empleada en los estudios sobre el comportamiento nidificador se han llevado a cabo estudios comparativos entre los nidos de gorilas y chimpancés en biótopos donde ambas especies son simpátricas (Bolwig, 1959; Jones & Sabater Pi, 1971; Sabater Pi, 1984; y Groves & Sabater Pi, 1985). También estudios comparados entre subespecies de chimpancés (Baldwin et al., 1981), entre chimpancés y bonobos (Fruth & Hohmann, 1994), entre las cuatro especies de grandes simios (Fruth & Hohmann, 1996) y comparaciones entre los grandes simios y grupos nómadas de humanos (Sabater Pi, 1985; y Groves & Sabater Pi, 1985).

El comportamiento nidificador en las cuatro especies de grandes monos aparece bastante uniforme bajo minuciosos niveles de comparación (Fruth & Hohmann, 1996). Por supuesto que se dan variaciones en cuanto a características de nidos, árboles nidificadores y sitios de anidaje. Pero estas no parecen ser diferencias a nivel de especie, sino más bien ecológicas y propias del sistema social característico de cada una de las especies de grandes simios.

A continuación nos detendremos comparando alguno de nuestros resultados con datos provenientes de trabajos realizados en otras poblaciones de chimpancés, principalmente.

Empezaremos con las alturas de los nidos nocturnos, las cuales se hallan, mayoritariamente, entre 10 y 13m y así:

10m en Rió Muni (Guinea Ecuatorial) (Sabater Pi, 1985)

11m y 12.6m en Mt. Assirik (Senegal) (Baldwin et al., 1981 y Bermejo, 1991, respectivamente)

11.3m en Kanyawara-Kibale (Uganda) (Este trabajo)

11.7m en Kindia (Guinea Conakry) (Nissen, 1931)

12.1m en Sonso-Budongo (Uganda) (Brownlow et al., 2001)

13m, 12.5m y 18.7m en Bossou, Seringbara (Guinea) y Yealé (Costa de Marfil), respectivamente (Humble, 2002).

Las alturas de los nidos diurnos son siempre mayores, en promedio, para los sitios de los que se dispone de este dato, salvo en Seringbara (7.5m) y Yealé (13.9m), Montañas Nimba, donde los nidos nocturnos se sitúan a mayor altura que los diurnos. Aunque esto no es muy significativo ya que las muestras estudiadas son muy pequeñas, 23 y 21 nidos respectivamente (Humble, 2002).

Baldwin et al. (1981) encuentran diferencias significativas, según la estación, en la altura de los nidos y el porcentaje de estos sin cobertera en Mt. Assirik y en Rio Muni. La mayor altura y ausencia de cobertera en la estación seca, serviría de protección ante predadores además de evitar el inconveniente de las gotas que pingan del follaje del bosque después de la lluvia. La altura y la cobertera de los nidos nocturnos de la comunidad de Kanyawara no son significativamente diferentes, según la estación. Pero sí lo es la altura de los nidos diurnos.

Las descripciones de la forma de construcción de nidos dadas por Nissen (1931) y Goodall (1962), son en esencia semejantes a las de este estudio, y tanto el patrón de construcción típico, como ciertas variaciones sobre el mismo, coinciden con las nuestras. En el trabajo de Goodall y en el nuestro también, la hora de inicio de la construcción de las camas al atardecer, depende de la estación y del tamaño del grupo. En la estación seca y con grupos grandes, se retrasa el inicio de la fabricación de nidos. También los gorilas de montaña (Schaller, 1963) construyen sus nidos más temprano en la estación de lluvias.

Según el estudio de Bermejo (1991) en Mt. Assirik, Senegal:

- Los nidos de los chimpancés se sitúan preferentemente en las copas y en las terminaciones de ramas horizontales. Sin embargo en los estudios de Baldwin, 1979 (Mt. Assirik, Senegal) y Sabater Pi, 1984 (Río Muni, Guinea Ecuatorial) los nidos se localizan, casi todos, en horquillas de ramas secundarias o en el arranque de ramas principales. En nuestro estudio, el 36.5% de los nidos nocturnos se localizan en las copas de los árboles nidificadores.

- El uso del hábitat es diferencial según la estación en Mt. Assirik y en Kanyawara.

- Hay más nidos en el mismo árbol en la estación seca en Mt. Assirik. Pero Sabater Pi encontró el mayor número de nidos en el mismo árbol en la estación de lluvias en Guinea Ecuatorial. Sobre el máximo número de nidos en un mismo árbol nidificador, tenemos estos datos:

Nissen, 1931 y Goodall, 1962	10 nidos
Izawa & Itani, 1966	5 “
Sabater Pi, 1985	5 “
Este estudio	8 “, 6 del mismo episodio nidificador.

- La altura del nido correlaciona positivamente con la altura del árbol nidificador. Esto también ocurre en nuestro estudio y en el de Humle. Esta correlación se da también en los nidos de los gorilas, del bosque de Ngotto, República Centroafricana, construidos en los árboles (el 86.2%) (Brugiere & Sakom, 2001).

Los chimpancés de Kauzi-Biega, República Democrática del Congo (Basabose & Yamagiwa, 2002) muestran tendencias de alturas de nidos y alturas y DBHs de árboles nidificadores semejantes a las que presentan otras poblaciones de chimpancés, pero difieren en la alta proporción de árboles cargados de frutos en los que hacen sus nidos nocturnos, en la estación seca preferentemente. Esta es su estrategia de defensa de ciertas fuentes de alimento, sobre las que también compiten grupos de gorilas simpátricos en el territorio. En otras comunidades de chimpancés, de las que se tienen datos, los nidos nocturnos se construyen cerca de árboles con frutos, pero muy raramente sobre ellos.

Del estudio más exhaustivo publicado últimamente sobre comportamiento nidificador en chimpancés (Brownlow et al., 2001) se extrae que los nidos nocturnos y diurnos de la comunidad de Sonso-Budongo, Uganda, difieren notablemente. Siendo el 60% de los nidos diurnos de floja consistencia (en nuestro estudio son el 43.3%) y sólo el 0.7% de los nidos nocturnos son de débil estructura (4.4% en este estudio).

Las hembras de la comunidad de Sonso construyen más frecuentemente nidos diurnos que los machos, al igual que ocurre en Mahale (Hiraiwa-Hasegawa, 1989), Kanyawara-Kibale (Este estudio) y en los bonobos de Lomako (Fruth & Hohmann, 1993).

Los machos de Sonso construyen los nidos nocturnos a menor altura que las hembras. Para los nidos diurnos no hay diferencia de altura según el sexo. Estos datos concuerdan con los nuestros, pero no con los hallados por Humle en Guinea y Costa de Marfil, donde machos y hembras no nidifican a distinta altura durante la noche.

El porcentaje de reutilización para Brownlow et al. (2001), es 9.6% de los nidos nocturnos y 16.3% de los diurnos. En nuestro estudio 13.9% y 27.6% respectivamente en nidos nocturnos y diurnos. Sólo el 3.5% de las camas nocturnas y el 2.8% de las diurnas son reutilizados en Bossou (Humble, 2002).

Si comparamos el número de nidos por grupo nidificador, en los últimos estudios realizados sobre conducta nidificadora en chimpancés, tenemos:

_ Mt. Assirik, Senegal	4.6 nidos/grupo (1-14)	(Bermejo, 1991)
_ Sonso-Budongo, Uganda	4.5 “ (1-17)	(Brownlow et al., 2001)
_ Kauzi-Biega, RDC	4.3 “ (1-15)	(Basabose & Yamagiwa, 2002)
_ Kanyawara-Kibale, Uganda	5.5 “ (1-16)	(Este estudio)

La integración de más de un árbol en el mismo nido, es decir el porcentaje de nidos integrados, no sobrepasa el 10% en la casi totalidad de los estudios publicados, salvo en los chimpancés de Dja, Camerún, donde la integración se estima entre el 30-50%, y en los bonobos de Lomako (37.1%) y Wamba (32.8%), RDC (Fruth & Hohmann, 1994). Nuestros datos informan que el 27.6% de los nidos nocturnos son integrados por entre 2 y 8 árboles, y sólo el 7.7% de nidos diurnos se hallan formados por 2 a 3 árboles distintos. Se

estima que la integración es un poco por debajo del 20% para los chimpancés de Sonso-Budongo, aunque no se disponen de datos escritos que lo soporten (Brownlow, comunicación personal). Humle (2002) también aporta datos sobre integración en tres diferentes sitios de campo en Guinea y Costa de Marfil:

	Nidos nocturnos	Nidos diurnos
Bossou	9.8% (2 a 4 árboles)	7.8% (2 árboles)
Seringbara	17.2% (2 a 7 árboles)	13.3% (2 árboles)
Yealé	12.6% (2 a 4 árboles)	5.6% (4 árboles)

En el trabajo de Humle y en el nuestro propio, la integración de nidos difiere según el sexo y la edad de los individuos constructores (machos y adultos hacen más nidos integrados).

El 82.2% de los nidos nocturnos en nuestro estudio están localizados en árboles de 10 especies distintas y las 5 especies más utilizadas computan un 63.5% del total de los nidos. El 72.7% de los nidos nocturnos de los chimpancés de Bossou, se hallan en 11 especies arbóreas distintas y las 5 más utilizadas agrupan al 51.7% del total de las camas. Los chimpancés del bosque de Kalinzu, Uganda (Furuichi & Hashimoto, 2001) localizan en 15 especies arbóreas el 90% de sus nidos, de estas 9 son significativamente preferidas para nidificar.

Y para finalizar, se adjunta una lista comparativa sobre la vida media de nidos nocturnos en varios estudios de chimpancés salvajes:

- * 113.6 días (35-151) (N=49) Lopé, Gabón (Tutin & Fernandez, 1984)
- * 110.8 días (15-202) (N=29) Ngogo-Kibale, Uganda (Ghiglieri, 1984)
- * 70.3 días (7-290) (N=26) Täi, Costa de Marfil (Fruth, 1990)
- * 54.6 días (14-112) (N=49) Ishasha, RDC (Sept, 1992)
- * 45.9 días (10-161) (N=96) Sonso-Budongo, Ug. (Plumptre & Reynolds, 96)
- * 135.5 días (8-368) (N=276) Kanyawara-Kibale, Uganda (Este estudio)

3.15. Aportación de nuestro estudio a los métodos de censo

Para la conservación de las especies de grandes simios es preciso y urgente la determinación del número de individuos de cada una de ellas. Y aunque últimamente (Balcomb et al., 2000) se están intentando buscar alternativas que permitan predecir densidades de chimpancés, a partir de la abundancia de grandes árboles productores de frutos, la forma de estimar la densidad de las poblaciones salvajes pasa por los métodos de censo, basados en el conteo de sus nidos.

La “línea de transecto” (Anderson et al., 1979), aplicada a los métodos de censo, es una robusta técnica de muestreo que puede aplicarse con igual éxito a individuos, grupos de animales o nidos en el caso de los grandes antropomorfos, ya que las bajas densidades de población y el temor a los humanos hace difícil su observación directa. Los nidos además permanecen inmóviles en el paisaje.

Las fórmulas de estimación de la densidad de grandes simios a partir del conteo de sus nidos elaboradas y mejoradas de Ghiglieri (1979, 1984) y Tutin & Fernandez (1983, 1984), han sido empleadas en numerosos trabajos de censos (Sabater Pi & Vea, 1990; Hall et al., 1998; Furuichi et al., 1997; Hashimoto, 1995; Thomas, 1991; Van Krunkelsven et al., 2000; Williamson & Usongo, 1995; Pruetz et al., 2002; Plumptre et al., 1999; Felton et al., 2003). La fórmula incluye, básicamente, las siguientes variables a tener en cuenta:

- Longitud y anchura del transecto
- Proporción de individuos constructores de nidos
- Número de nidos fabricados por día
- Vida media de las camas
- Tamaño medio del grupo de nidos

Ya algunos autores (Marchesi et al., 1995; Tutin et al., 1995; Plumptre & Reynolds, 1997) apuntan algunos problemas de las fórmulas utilizadas, como:

- La distribución no al azar de las agrupaciones de nidos en el territorio. Nidos de gorilas en Lopé, Gabón (Tutin et al., 1995), nidos de chimpancés en Ugalla, Tanzania, en Kalinzu, Uganda y en Haut-Niger,

Guinea (Nishida, 1989; Furuichi et al., 2001; y Fleury-Brugiere & Brugiere, 2002, respectivamente). También en nuestro estudio, el uso del hábitat para nidificar es diferencial, según la estación y la fuente de alimento explotada. Por lo tanto, esto tiene que ser tenido en cuenta y como propone Tutin, a la hora de diseñar los transectos que se emplearán en los censos, se ha de incluir una proporción representativa de los principales tipos de hábitats.

- También creemos que la anchura de los transectos se habría de adaptar al hábitat y a la especie estudiada, pues la distancia máxima entre nidos del mismo grupo varía, y así Baldwin et al. (1981) y Furuichi et al. (2000) proponen 15m y 30m, respectivamente, a partir de los cuales consideran un grupo diferente, en sus estudios de chimpancés, Tutin & Fernandez (1984) hablan de 20m para separar grupos de nidos en gorilas y Fruth & Hohmann (1994) de 50m para bonobos. En nuestro estudio, la distancia media máxima entre nidos del mismo grupo es 44m, aunque encontramos nidos del mismo episodio nidificador, separados hasta 158m.
- Referente al número de nidos construidos por día, pensamos que se debe hacer una corrección. Pues aparte del nido que cada individuo destetado construye cada noche, la construcción de nidos diurnos es frecuente. Normalmente estos últimos desaparecen rápidamente del entorno, pero hay una cierta proporción, de complejidad fuerte, que sigue siendo visible durante más de un mes y podría confundirse con nidos nocturnos. Según nuestros datos, cada individuo constructor hace un nido nocturno al día, y en promedio 1.15 nidos diurnos diarios, de estos últimos, sólo el 39.4% podrían confundirse con nidos nocturnos, es decir, 0.45 nidos diurnos. Así para determinar el número de individuos de la comunidad de Kanyawara, incorporaríamos el valor de 1.45 nidos por día en la fórmula de la densidad.
- La reutilización de las camas también ha de tenerse en cuenta, ya que no es un fenómeno nada marginal. De hecho Plumtre & Reynolds (1996, 1997) analizan las implicaciones del comportamiento nidificador

de chimpancés en los métodos de censo. Y dicen que los individuos de la comunidad de Sonso, Budongo construyen 1.09 nidos por día, en promedio, teniendo en cuenta la fabricación de nidos diurnos y la reutilización de camas nocturnas y diurnas.

- Finalmente y a la vista de la enorme variabilidad que presenta el deterioro de los nidos (véase la lista comparativa en el apartado anterior), según el hábitat, la estación e incluso la especie de árbol nidificador, estimamos muy necesaria la realización de estudios de deterioro paralelamente a los trabajos de censo. Esto aunque costoso, garantizaría una más exacta estimación del número de individuos de cada población.

Otros autores como Buij et al. (2003), ensayan métodos rápidos para la determinación de la densidad de orangutanes.

En conclusión, los estudios detallados del comportamiento nidificador en comunidades habituadas de grandes simios son de inestimable ayuda para realizar las correcciones necesarias que mejoren y faciliten el censo de poblaciones no habituadas.

3.16. Escenario evolutivo

Con los conocimientos ganados en el transcurso de esta tesis, se especula vagamente sobre el escenario evolutivo respecto del tema que nos ocupa.

Siguiendo a Fruth & Hohmann (1996), la conducta nidificadora debió de desarrollarse a finales del periodo Mioceno, cuando una creciente diversidad de especies de monos, muchos de ellos frugívoros, competía con una descendente diversidad de especies de simios, de gran tamaño, más terrestres y también comedoras de frutos. El aumento de la diversidad de los

cercopitecinos frugívoros al final del Mioceno, en detrimento de las especies de grandes simios podría indicar la importancia de la tolerancia a los compuestos secundarios de los frutos aún no maduros (taninos y alcaloides) de los primeros. ¿Cómo se las arreglarían, pues, los grandes antropoides para competir exitosamente con los mejor adaptados monos frugívoros?

Parte de la respuesta sería flexibilizando su organización social, adaptándose a nuevos nichos ecológicos y también arreglándoselas para monopolizar recursos alimenticios (no sólo con su tamaño corporal, grupal y fuerza física, sino con la construcción de nidos). El nido probablemente ocurrió como un subproducto de sus hábitos alimenticios (ej. sentarse a comer en un sitio seguro y cómodo frutos que han sido recogidos en otro lugar; o mientras comen en los árboles, atraer hacia el cuerpo las ramas más distales cargadas de frutos para un más seguro y cómodo consumo, sobre las que pueden acabar sentándose) y permitió el monopolio de ciertos alimentos. Debido al incremento del tamaño corporal, el nido permitiría a los simios comer primero, y dormir después en lugares inaccesibles a los predadores del suelo. Y además facilitaría la evolución de habilidades cognitivas, fruto de una mejor calidad de sueño (más seguridad, mejor termorregulación y más confortabilidad).

La nidificación se convirtió pues, en vital y se habría mantenido en su estado esencial (tal como la observamos en los actuales orangutanes, gorilas, bonobos y chimpancés) desde los ancestros comunes a grandes simios y humanos modernos (9 a 5 millones de años), hasta la pérdida de las capacidades prensiles (Sussman et al., 1984), la adquisición de una mejor tecnología lítica y el uso controlado del fuego hace 1.6 millones de años (Wrangham et al., 1999) por el *Homo erectus*. A partir de aquí la alteración del ambiente, gracias a estas capacidades manipulativas fue permitiendo un menor nomadismo y la modificación del patrón constructor básico, liberándonos de la dependencia de los árboles. Según este esquema evolutivo, el nido sería la base del urbanismo humano (Groves & Sabater Pi, 1985; Egenter, 1998). Aunque seguir los pasos a esta industria no lítica, a estas perecederas formas

de construcción vegetal, no es sencillo. Y aquí es donde, de nuevo, los grandes simios modernos nos ayudan a entender.

De la deliberada fabricación de ese proto-nido, para la monopolización del recurso alimenticio podríamos tener una “prueba” ya que Basabose & Yamagiwa (2002) observaron a grupos numerosos de chimpancés haciendo sus nidos nocturnos sobre árboles con frutos, con el fin de defender el alimento de los gorilas simpátricos en Kahuzi-Biega (RDC).

Es fácil imaginarse pues, que en el escenario Plio-Pleistoceno se diera una amplísima variabilidad en cuanto a los hábitos de descanso y sueño (comparable a la existente entre los grandes simios actuales) entre la diversidad de especies que nos fueron haciendo humanos, fruto del ambiente y de una socialización emergente.

Las especies de primeros homínidos simpátricas se evitarían o tolerarían según la riqueza del ecosistema que explotaran, como ocurre con los chimpancés y gorilas de Ndoki y Kahuzi (Suziki & Nishiara, 1992; Yamagiwa, 1999). Los que habitan Ndoki, un bosque de tierras bajas, de alta productividad, se toleran, mientras que como la producción del bosque montano de Kahuzi es muy baja, gorilas y chimpancés se evitan.

Si el comportamiento nidificador es adaptativo, extremadamente arcaico y persistente en los modernos simios y con toda probabilidad en los primeros homínidos. Creemos, al igual que Sabater Pi et al. (1997, 2003), que los pre-australopitecinos, australopitecinos y primeras formas del género *Homo* (*Sahelanthropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Kenyanthropus*, *Paranthropus* y hasta *Homo habilis*), construían nidos en los árboles, debido a factores ecológicos, al riesgo de predación, al tipo de sueño, a la ausencia de fuego y a sus morfológicas adaptaciones arbóreas.

Y nos parece muy interesante el marco de referencia, para reconstruir la conducta nidificadora de los primeros homínidos, que propone Sept (1992, 1998) basándose en estudios eto-arqueológicos de una pequeña población salvaje de chimpancés, al lado del río Ishasa, RDC. Los primeros sitios arqueológicos en el este de Africa (Koobi Fora, East Turkana [sitios FxJj (KBS)] y

Olduvai Gorge [sitios FLK-Zing], con acúmulos dispersos de herramientas de piedra y huesos rotos de animales, procedentes de la actividad homínida) han sido tradicionalmente interpretados como hogares-base, sugiriendo que hace 2 millones de años, los homínidos habían desarrollado un patrón de uso del hábitat más semejante al de subsistencia de los modernos cazadores-recolectores que a la búsqueda de alimentos más individualista de otros primates. Sept, tras estudiar, marcar y mapear los restos de la actividad (nidos, frutos, huesos, herramientas, etc.) de los chimpancés de Ishasa, los cuales viven en un hábitat ripario comparable al paleo-ambiente de muchos de los primeros sitios arqueológicos, sugiere que los mapas de distribución de los residuos de la nidificación y alimentación producidos por estos chimpancés formaban patrones espacialmente análogos a la concentración de artefactos encontrados en los sitios arqueológicos. Estos datos suscitan preguntas acerca de cómo la ecología y la distribución de recursos en este hábitat condicionó la acumulación redundante de residuos de la actividad de los chimpancés en el espacio y hasta que punto un proceso semejante pudo haber ayudado a modelar el registro arqueológico Plio-Pleistocénico. Es decir, que pudiera ser que la reutilización de áreas de nidificación y alimentación estación tras estación, produjera una acumulación de restos vegetales, líticos y óseos que tradicionalmente ha sido interpretado como fruto del uso continuado, en el tiempo, de ciertas zonas por nuestros primeros ancestros (hogares base o puntos fijos).

La aplicación del método arqueológico a la primatología está siendo desarrollado. Mercader et al. (2002) excavan en el Parque Nacional de Tãï (Costa de Marfil) sitios de herramientas de piedra, utilizados por los chimpancés para cascar nueces y exploran las implicaciones de los datos obtenidos en la interpretación de los primeros registros arqueológicos homínidos. Esta nueva forma de acercamiento al pasado, no sólo apunta a que pánidos y homínidos podrían aprovechar los recursos ambientales en modos semejantes, sino que además algunos de sus primerísimos restos líticos fósiles se podrían confundir...

3.17. Conservación y comportamiento nidificador

La conservación de los ecosistemas en los que viven los grandes simios es de extrema urgencia. En los últimos años la desmedida explotación industrial de los bosques tropicales ha incrementado la caza furtiva y el tráfico internacional de animales salvajes alarmantemente. Al ritmo actual de deforestación, los orangutanes (quedan aproximadamente 30.000 ejemplares) habrán desaparecido en 10 años y los bosques de la República Democrática del Congo, Guinea Ecuatorial y Camerún en 50-70 años. El aumento de la población mundial y los conflictos armados amenazan también la supervivencia de los espacios naturales protegidos.

Últimamente la alternativa para la conservación de estos grandes monos antropomorfos es el uso turístico de ciertos grupos, habituados para tal fin, como medio de conseguir ingresos para la conservación del entorno en el que viven. Pero poca atención se ha puesto en evaluar si es eficaz o no el ecoturismo (McNeilage et al., 2001). Y en muchas ocasiones los jugosos beneficios provenientes de esta actividad turística no se quedan en los lugares en los que se originan y ayudan a la población que comparte el hábitat con los primates, sino que desaparecen en los bolsillos de dirigentes corruptos. Además no siempre el turista y la población local están informados y formados para apreciar y respetar las áreas que visitan y habitan, siendo un hecho la transmisión de enfermedades intestinales leves (Goldsmith, 2001) o infecciosas graves (ebola) entre primates humanos y no humanos.

Parece que la presencia de áreas de investigación y ecoturismo, a corto plazo, es un eficaz sistema para reducir la caza furtiva (Gagneux, 1997), aunque deja a los grupos de antropomorfos habituados indefensos en caso de conflictos bélicos frente a militares y refugiados.

Los planes de conservación han de ser adecuados a las particularidades ambientales, sociales, económicas y políticas de cada zona.

Las investigaciones que llevamos a cabo han de tener una aplicación práctica a corto-medio plazo. Sabemos muchas cosas que pueden ayudar a

gestionar áreas naturales, protegidas o no, donde animales y hombres comparten el tiempo y el espacio. Por ejemplo y respecto del tema de esta tesis, se conoce que los sitios de anidaje, por su alta concentración de excrementos portadores de semillas de las plantas de la selva, son excelentes zonas de germinación y potenciales áreas de regeneración de los bosques tropicales (Wrangham et al., 1994; Rogers et al., 1998). También sabemos que la vegetación secundaria puede ayudar a la supervivencia de chimpancés y bonobos, debido a la alta densidad de alimentos de reserva, en épocas de escasez (árboles de higos, vegetación herbácea terrestre, etc.) (Furuichi et al. 2001). Y estamos siendo testigos de las modificaciones conductuales que los grandes simios tienen que llevar a cabo para hacer frente a las amenazas modernas. Los chimpancés de Kanyawara, por ejemplo, están usando el sistema de pistas (senderos, cortados y mantenidos en el bosque, para facilitar el seguimiento de los primates, a los investigadores) en su beneficio y expandiendo su territorio hacia el norte, gracias a él, del sureste se están alejando por la amenaza que supone la vecina comunidad de Ramma (observación personal y Wrangham, comunicación personal).

En nuestra opinión, para una real conservación de los lugares que habitan nuestros parientes filogenéticos se ha de:

- Mantener una continua investigación con aplicaciones prácticas casi inmediatas.
- Informar y formar a la población local y a los visitantes en los sacrificios personales y colectivos que requiere la protección.
- Prestar ayuda económica desinteresada a las comunidades locales, responsables en última instancia del mantenimiento de estos ecosistemas.

4. DISCUSIÓN y CONCLUSIONES

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Se ha intentado en este trabajo de Tesis, abordar desde una perspectiva eto-ecológica amplia, el estudio de la conducta nidificadora de los chimpancés de la comunidad de Kanyawara. Y creemos **el principal valor de nuestra investigación es, el extenso y rico conjunto de datos descriptivos** que se aportan.

Hemos descrito exhaustivamente como son los nidos diurnos y nocturnos de los sujetos de nuestro estudio. Los patrones y tipologías de los nidos de los chimpancés de Kanyawara, no difieren, básicamente, de los descritos por Goodall, Nissen y Sabater Pi. Si los gorilas presentan una mayor variedad tipológica (Sabater Pi, 1984; Tutin et al., 1995; Mehlman & Doran, 2002) se debe a su menor dependencia arbórea. Aunque Goodall (1962) ya habla de pequeñas ramas con abundantes hojas que los chimpancés de Gombe cortan y adicionan a la estructura del nido, sobre las que luego se echan. **Nadie hasta nuestro estudio ha informado de la colocación sistemática de estas almohadas, al final de la construcción de las camas, con la clara función de mejorar la comodidad dentro de la plataforma.** Dado que el número y la longitud de las mismas es significativamente diferente según el sexo y que un mayor confort dentro del nido permitiría un mejor descanso, creemos es necesario profundizar más en esto, en la comunidad estudiada y en otras de grandes simios salvajes habituados a la presencia de observadores.

Fruth & Hohmann (1993) estudiando los bonobos de Lomako y Brownlow et al. (2001) los chimpancés de Budongo, encontraron diferencias significativas entre nidos nocturnos y diurnos. Nuestros resultados coinciden con los de ellos, por lo que no deberían ser tratados ambos tipos de nidos como un grupo homogéneo. Ya que los diurnos son menos elaborados (prueba de ello es el menor tiempo empleado en su construcción, la complejidad más floja y la menor profundidad); se localizan a mayor altura; son de menor

diámetro; raramente integran más de un árbol; se reutilizan el doble que los nocturnos; y las hembras fabrican tres veces más nidos diurnos que los machos. Asimismo casi la mitad de los nidos diurnos estudiados se localizaron en el mismo árbol en el que el individuo se alimentaba.

Parece que **los criterios de selección de los puntos de descanso nocturnos y diurnos no son los mismos y las funciones a las que sirven son distintas**, pues mientras el nido diurno es lugar de descanso puntual, donde se dormita o descansa mayoritariamente, entre periodos dedicados a otras actividades (alimentarse principalmente), el nido nocturno ofrece soporte, comodidad, termorregulación y una cierta seguridad frente a los predadores nocturnos a un animal que se halla durmiendo, es decir, con sus sistemas metabólico y de alerta reducidos considerablemente.

Machos y hembras muestran claras diferencias en cuanto a los comportamientos nidificadores y a la estructura de sus nidos nocturnos. Y así cuando ambos sexos pasan la noche en el mismo sitio son los machos los primeros en iniciar la construcción (en el 61% de las ocasiones) y los primeros en abandonar las camas al amanecer (en el 93% de los casos), con aparatosos despliegues de fuerza. El contorno de los nidos masculinos es más irregular y el porcentaje de integración doble que el femenino. Las hembras fabrican sus camas a una mayor altura y con diámetro menor, suplementan la comodidad del nido con más almohadas y de menor longitud media que los machos. También estas, reutilizan los nidos más que los machos y usan zonas de anidaje con orientación cálida y plana en un porcentaje ligeramente mayor. La localización de los nidos nocturnos de las hembras, además, está más condicionada por la presencia de frutos en las cercanías. Obviamente, el que las hembras se hallen gran parte de su vida adulta al cuidado de sus descendientes, determina sus comportamientos, y por supuesto el nidificador. Y buscarán que sus nidos reúnan los mejores requisitos para la comodidad, regulación térmica, seguridad y accesibilidad a las fuentes de alimento para ellas y sus infantes dependientes. Los machos, en cambio, pueden permitirse un mayor descuido al elaborar sus plataformas de descanso.

Adicionalmente, nuestros resultados indican que estas diferencias van más allá del sexo y cada individuo muestra unas preferencias en cuanto a la altura del nido nocturno, al número de almohadas, al porcentaje de integración, etc., que reflejaría su estado personal y social.

El que los machos de bonobos (en Lomako) y chimpancés (en Budongo y Kibale) construyan sus nidos nocturnos a menor altura que las hembras, ha merecido el interés de los investigadores, que desean comprender el por qué de este hecho. No tendremos en cuenta los datos de Humle en Bossou (donde no hay diferencias sexuales en la altura de los nidos, ya que la comunidad de estudio sólo contaba con dos machos adultos) a la hora de intentar dar una explicación.

Fruth & Hohmann (1993) proponen que como las hembras hacen los nidos primero, son ellas las que eligen los sitios y a los machos no les queda otro remedio que anidar más abajo. Los datos de Brownlow et al. (2001) y los nuestros propios, no soportan esta hipótesis, puesto que los machos, en más de la mitad de las ocasiones son los primeros en construir los nidos, cuando están en grupos mixtos.

Otra alternativa podría ser que las hembras en estro afecten a la altura de los nidos de los machos. Estos se colocarían bajo ellas para monopolizar al máximo las cópulas, especialmente durante la ovulación. Hemos visto que en Kanyawara machos de alto rango compiten por lugares de nidificación cercanos a una hembra en estro. Aunque Brownlow et al. no encuentran que las hembras en celo afecten a la altura de los nidos de los machos en Budongo.

Estos últimos autores proponen que la diferencia se debe al riesgo de caídas. Los machos, pesan más y para reducir los daños posibles, hacen sus nidos más cerca del suelo. Los adultos, por su peso, harían más nidos integrados, más bajos. Los machos y hembras adultos de Kanyawara fabrican los nidos a menor altura y hacen más nidos integrados que los machos y hembras subadultos.

La cuarta alternativa (Wrangham, comunicación personal; Fruth & Hohmann, 1993; Reynolds, 1967) sería que los machos, anidando más bajo,

protegerían a las hembras de predadores terrestres. Esta hipótesis es consistente con los datos de Yamagiwa (2000), cuando el macho dominante de un grupo de gorilas de montaña de Kahuzi (RDC) faltó, las hembras y los inmaduros construyeron sus camas a mayor altura que cuando un nuevo macho de espalda plateada, protector, tomó de nuevo el mando del grupo.

Sugerimos una quinta posibilidad, que no excluye a las anteriores ni a las futuras y es que la diferencia de alturas es un asunto social. Hemos observado en Kanyawara que los machos de alto rango gustan de estar en proximidad (1-15m) a la hora del descanso nocturno. Normalmente, si el grupo de machos es numeroso, el ambiente no le ofrece soportes adecuados y cercanos y es por eso que solucionan el problema integrando varios árboles de pequeño porte en sus nidos. Así se colocan casi a la distancia que quieren de amigos y aliados.

La distribución de las áreas de descanso nocturno y diurno, de los chimpancés de Kanyawara está estrictamente relacionada con la distribución de los recursos alimenticios a lo largo de los ciclos estacionales. También la distribución de frutos tiene más influencia que la topografía, el tipo de vegetación y la especie de árbol nidificador a la hora de elegir los sitios de anidaje para los chimpancés de Kalinzu, Uganda (Furuichi & Hashimoto, 2001). Ya en los sitios de nidificación, factores ecológicos, climáticos y sociales modelarían las características peculiares de este comportamiento en cada grupo (Wallis & Matama, 1993). Los sujetos de nuestro estudio, construyeron sus nidos más temprano y a mayor altura en la época de lluvias; la reutilización fue mayor y el porcentaje de integración menor en las áreas de bosque más degradadas; y la composición de las partidas nidificadoras variaba según la estación y el hábitat utilizado (más numerosas en la estación seca y en compartimentos forestales altamente modificados).

Tras nuestras observaciones de cómo se distribuyeron espacialmente los chimpancés de Kanyawara en las áreas de anidaje extraemos que: el número de nidos por episodio nidificador es en promedio 5.5 (1-16); la

superficies total media, ocupada por las agrupaciones de camas es 1319.3m² (1.6-8268); y las distancias, mínima y máxima, promedio entre los nidos dentro del área son 8.4m (1-60) y 44.2m (2-158.5), respectivamente.

Se daría un patrón general de ordenación nocturna donde los machos de alto rango gustan de hacer los nidos en proximidad (1-15m), situándose o no en el centro del área ocupada. Los machos subadultos se sitúan entre 16-25m alejados del grupo de machos dominantes. Y los machos adultos de bajo rango se colocan en la periferia del área de nidificación, a 25-50m del grupo de machos de alto rango y a no menos de 23m de distancia entre ellos. Sobre este esquema de disposición de machos, una hembra en estro hace que los dos o tres machos de mayor rango en la jerarquía se colocan a su lado escoltándola para tener mejor acceso a copular con ella. Hay hembras adultas que se sitúan a distancias entre 6 y 18m del grupo de machos, pudiendo ser estas de mayor rango que las que se colocan más cerca de machos subadultos o adultos de bajo rango, y alejadas de los machos dominantes hasta 80m.

Acerca de esto, se debe seguir investigando, con el fin de testar la hipótesis que proponemos: las alturas de los nidos nocturnos dan una idea de la jerarquía y las distancias entre los nidos de los individuos del grupo nidificador reflejan las relaciones sociales entre ellos.

La reutilización de nidos y sitios de anidaje, es mucho mayor y más compleja de lo que hasta ahora se ha informado para poblaciones salvajes de chimpancés.

La periodicidad de reutilización de los sitios de descanso nocturno es muy variable y depende de las fuentes de alimento próximas. Los alrededores de los *Ficus* son reutilizados más veces, hasta un máximo de 13, y más consecutivamente que las proximidades de otros árboles con frutos, *M.b.* y *U.c.*, con máximos de 4 y 2 veces respectivamente. Áreas de THV (en zonas de transición del bosque) se reutilizan sin aparente regularidad.

La reutilización de sitios de anidaje diurnos, llega a un máximo de 6 veces, durante la misma estación, con una periodicidad de 2 a 6 días hasta un máximo de 18 días.

El mismo nido nocturno, puede utilizarse hasta 4 veces en un periodo máximo de 6 días después de su construcción. El 59.3% de los nidos reutilizados, lo fueron por el mismo sujeto constructor. Un mismo nido se ha visto utilizar por 3 individuos distintos. Y el mismo individuo constructor ha utilizado su propio nido en hasta 3 episodios distintos.

El mismo nido diurno, el mismo día, se puede utilizar entre 2 y 5 veces en un periodo de 1 hora 55 minutos, y en días alternos, 2 veces más, hasta un máximo de 11 días desde su construcción. El 20% de los nidos reutilizados, lo fueron por el mismo individuo constructor. El mismo nido se utilizó por un máximo de 4 sujetos distintos. Y el mismo chimpancé ha utilizado su propio nido hasta 3 veces, el mismo día, en un periodo de 1 hora 10 minutos.

A lo largo de nuestro periodo de campo, además de las áreas de descanso, ciertos árboles nidificadores nocturnos y diurnos habían vuelto a ser utilizados, y más aún, algunos de estos albergaban nidos nuevos en la misma posición en la que hubo otro nido la anterior estación de frutos. Fruth & Hohmann (1996) apuntan que la reutilización es una cuestión de disponibilidad de materiales en el hábitat. Humle (2002) sugiere que esta práctica limitaría el daño a los árboles con frutos. Y nosotros pensamos, además, que puede ser debida a la reducción de los hábitats y a la adaptación a ecosistemas cambiantes (más secos), con la consiguiente importancia evolutiva.

La adquisición de la habilidad para la confección del nido, no es independiente de la experiencia temprana y de un cierto aprendizaje individual y/o social. Nuestros resultados sobre la ontogenia de esta conducta concuerdan con los de Hiraiwa-Hasegawa (1989). Se desarrolla a partir de las prácticas dentro del nido de la madre o de un hermano/a mayor (desde los 8 meses de edad), a las que acompañan innumerables intentos de construcción individual (desde el año de edad), en los que se prueban materiales, posiciones y destrezas en un ambiente, intuido como, lúdico y estimulante.

Algunas de las variables estructurales de los nidos muestran diferencias significativas según la edad del individuo constructor. De este modo la altura de los nidos nocturnos disminuye con la edad, y el diámetro, la profundidad, la complejidad y el porcentaje de integración aumentan con la madurez.

En su estudio del comportamiento nidificador de bonobos, Fruth & Hohmann (1993) ofrecen la primera evidencia de que los chimpancés pigmeos construyen nidos para evitar potenciales o inminentes conflictos con otros miembros del grupo. Y hablan de los nidos como espacios personales. También creemos que **para los chimpancés de Kibale el nido simboliza un espacio personal, utilizado en la evitación de conflictos y que define y comunica una especie de propiedad privada, respetada por los otros individuos del grupo** (las observaciones que soportan esto, se hallan en el capítulo de resultados). Yendo un poco más allá en el razonamiento, y debido a que la durabilidad de los nidos de los grandes simios es mayor de lo que dura su uso, estos podrían tener un significado en la orientación espacial y uso del territorio. La presencia, la forma y el grado de deterioro de los nidos podrían avisarles de que el área se está usando, se utilizó o se utilizará pronto por grupos de individuos de su comunidad u otras vecinas. Y tal vez, al igual que para nosotros los nidos son la prueba de la existencia de orangutanes, gorilas, bonobos y chimpancés en el bosque, a ellos también les indicaría la presencia de amigos o enemigos, ayudándoles a planear el uso o la expansión de su territorio.

La aceptación del significado simbólico, tanto social como espacial, de los nidos de los grandes simios sería clave para comprender el origen de la socialización y el urbanismo humanos.

Decíamos en la introducción que posiblemente la construcción de nidos se originó como producto de los hábitos alimenticios de los simios del final del Mioceno, que competían con otros frugívoros. Sencillamente accederían a los frutos de las ramas más distales, rompiéndolas y acercándoselas para un más cómodo consumo, de ahí pasarían a sentarse sobre ellas (hasta darse cuenta

de lo efectivo en la monopolización del recurso alimenticio) y a la deliberada fabricación de este proto-nido. Parece que tenemos una “prueba” de que esto pudo ser así, ya que Basabose & Yamagiwa (2002) observaron a grupos numerosos de chimpancés haciendo sus nidos nocturnos sobre árboles con frutos, con el fin de defender el alimento de los gorilas simpátricos en Kahuzi-Biega (RDC).

Es fácil imaginarse pues, que en el escenario plio-pleistoceno se diera una amplísima variabilidad en cuanto a los hábitos de descanso y sueño (comparable a la existente entre los grandes simios actuales) entre la diversidad de especies que nos fueron haciendo humanos, fruto del ambiente y de una socialización emergente.

Las especies de primeros homínidos simpátricas se evitarían o tolerarían según la riqueza del ecosistema que explotaran, como ocurre con los chimpancés y gorilas de Ndoki y Kahuzi (Suziki & Nishiara, 1992; Yamagiwa, 1999). Los que habitan Ndoki, un bosque de tierras bajas, de alta productividad, se toleran, mientras que como la producción del bosque montano de Kahuzi es muy baja, gorilas y chimpancés se evitan.

Y para finalizar, apuntar que, según Tutin et al. (1995) no hay evidencias de variaciones culturales inter e intrapoblacionales en gorilas. En realidad las similitudes en la construcción de nidos entre los grandes simios sugieren que hay limitadas maneras de construir una plataforma para dormir segura y confortable. Sin embargo, Maughan & Standford (2001) hablan de los nidos en el suelo de los chimpancés de Bwindi, Uganda como cultura. Habría que descartar que el alto porcentaje de nidos en el suelo se deba a factores ecológicos (no sitios adecuados o ausencia de predadores), climáticos (fuertes vientos) o que pertenezcan a individuos enfermos, como hemos podido observar personalmente en Kanyawara. Para abordar el tema cultural tendríamos que estudiar poblaciones cercanas, separadas físicamente en el presente pero unidas en el pasado, y ver si hay algunas características o formas de elaboración de los nidos que pudieran haber sido socialmente transmitidas.

5. BIBLIOGRAFÍA

5. Bibliografía

- Albercht, H.** 1976. Chimpanzees in Uganda. *Oryx* 13, 357-361.
- Alp, R.** 1997. "Stepping-sticks" and "seat-sticks": new types of tools used by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Sierra Leone. *American Journal of Primatology* 41, 45-52.
- Altmann, J.** 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49, 227-267.
- Anderson, D.R., Laake, J.L., Crain, B.R. & Burnham, K.P.** 1979. Guidelines for line transect sampling of biological populations. *Journal of Wildlife Management* 43, 70-78.
- Anderson, J.R.** 1984. Ethology and ecology of sleep in monkeys and apes. *Advances in the study of behavior* 14, 165-229.
- Anderson, J.R.** 1998. Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: awakening to their significance. *American Journal of Primatology* 46, 63-75.
- Anderson, J.R.** 2000. Sleep-related behavioral adaptations in free-ranging anthropoid primates. *Sleep Medicine Reviews* 4, 355-373.
- Andrews, P.** 1992. Evolution and environment in the Hominoidea. *Nature* 360, 641-646.
- Arcadi, A.C.** 1996. Phase structure of wild chimpanzee pant hoots: patterns of production and interpopulation variability. *American Journal of Primatology* 39, 159-178.
- Arcadi, A.C., Robert, D. & Boesch, C.** 1998. Buttress drumming by wild chimpanzees: temporal patterning, phase integration into loud calls, and preliminary evidence for individual distinctiveness. *Primates* 39, 505-518.
- Arcadi, A.C. & Wrangham, R.W.** 1999. Infanticide in chimpanzees: review of cases and a new within-group observation from the Kanyawara study group in Kibale National Park. *Primates* 40, 337-351.
- Arsuaga, J.L. & Martínez, I.** 2000. *La especie elegida: la larga marcha de la evolución humana*. Barcelona: Ediciones Temas de Hoy.
- Atsalis, S.** 1999. Diet of the brown mouse lemur (*Microcebus rufus*) in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* 20, 193-229.
- Badrian, A. & Badrian, N.** 1977. Pygmy chimpanzees. *Oryx* 13, 463-468.
- Bakuneta, C., Inagaki, H. & Reynolds, V.** 1993. Identification of wild chimpanzee hair samples from feces by electron microscopy. *Primates* 34, 233-235.
- Balcomb, S.R., Chapman, C.A. & Wrangham, R.W.** 2000. Relationship between chimpanzee (*Pan troglodytes*) density and large fleshy-fruit tree density: conservation implications. *American Journal of Primatology* 51, 97-203.
- Baldwin, P.J., Sabater Pi, J., McGrew, W.C. & Tutin, C.E.G.** 1981. Comparison of nests made by different populations of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Primates* 22, 474-486.

- Basabose,K. & Yamagiwa,J.** 2002. Factors affecting nesting site choice in chimpanzees at Tshibati, Kahuzi-Biega National Park: influence of sympatric gorillas. *International Journal of Primatology* 23, 263-282.
- Bearder,S.K.** 1987. Lorises, bushbabies, and tarsiers: diverse societies in solitary foragers. In: *Primate Societies* (Ed. by B.B.Smuts, D.L.Cheney, R.M.Seyfard, R.W.Wrangham & T.T.Struhsaker), pp. 11-24. Chicago, The University of Chicago Press.
- Bearder,S.K.** 1999. Physical and social diversity among nocturnal primates: a new view based on long term research. *Primates* 40, 267-282.
- Bermejo,M.** 1991. Estudio eto-ecológico del chimpancé (*Pan troglodytes verus*) en un hábitat marginal y arido. Universidad de Barcelona. Tesis Doctoral.
- Bermejo,M., Illera,G. & Sabater Pi,J.** 1994. Animals and mushrooms consumed by bonobos (*Pan paniscus*): new records from Lilungu (Ikela), Zaire. *International Journal of Primatology* 15, 879-898.
- Bernstein,I.S.** 1962. Response to nesting materials of wild born and captive born chimpanzee. *Animal Behaviour* 10, 1-6.
- Bernstein,I.S.** 1967. Age and experience in chimpanzee nest building. *Psychological Reports* 20, 1106.
- Bernstein,I.S.** 1969. A comparison of nesting patterns among the three great apes. In: *The Chimpanzee, Vol.1: Anatomy, Behavior, and Diseases of Chimpanzees* (Ed. by G.H.Bourne), pp. 393-402. Baltimore, University Park Press.
- Boesch,C. & Boesch,H.** 1989. Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tái National Park. *American Journal of Physical Anthropology* 78, 547-573.
- Boesch,C., Marchesi,P., Marchesi,N., Fruth,B. & Joulian,F.** 1994. Is nut cracking in wild chimpanzees a cultural behaviour? *Journal of Human Evolution* 26, 325-338.
- Boesch,C.** 1995. Innovation in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*). *International Journal of Primatology* 16, 1-16.
- Boesch,C. & Tomasello,M.** 1998. Chimpanzee and human cultures. *Current Anthropology* 39, 591-614.
- Boesch,C.** 2003. Is culture a golden barrier between human and chimpanzee? *Evolutionary Anthropology* 12, 82-91.
- Bolwig,N.** 1959. A study of the nests built by mountain gorilla and chimpanzees. *African Journal of Science* 55, 286-291.
- Bowen-Jones,E. & Pendry,S.** 1999. The threat to primates and other mammals from the bushmeat trade in Africa, and how this threat could be diminished. *Oryx* 33, 233-246.
- Brownlow,A.R., Plumtre,A.J., Reynolds,V. & Ward,R.** 2001. Sources of variations in the nesting behavior of chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Budongo Forest, Uganda. *American Journal of Primatology* 55, 49-55.
- Brugiere,D. & Sakom,D.** 2001. Population density and nesting behaviour of lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the Ngotto forest, Central African Republic. *Journal of Zool.* 255, 251-259.

- Buij,R., Singleton,I., Krakauer,E. & Van Schaick,C.P.** 2003. Rapid assessment of orangutan density. *Biological Conservation* 114, 103-113.
- Byrne,R.W. & Stokes,E.J.** 2002. Effects of manual disability on feeding skills in gorillas and chimpanzees. *International Journal of Primatology* 23, 539-554.
- Carlson,N.R.** 1999. *Fisiologia de la conducta*. Barcelona: Ed. Ariel S.A.
- Casimir,M.J.** 1979. An analysis of Gorilla nesting sites of the Mt. Kahuzi Region (Zaire). *Folia Primatologica* 32, 290-308.
- Cerling,T.E., Quade,J., Ambrose,S.H. & Sikes,N.E.** 1991. Fossil soils, grasses, and carbon isotopes from Fort Ternan, Kenya: grassland or woodland? *Journal of Human Evol.* 21, 295-306.
- Chapman,C.A., Chapman,L.J., Wrangham,R.W., Hunt,K., Gebo,D. & Gardner,L.** 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24, 527-531.
- Chapman,C.A. & Wrangham,R.W.** 1993. Range use of the forest chimpanzees of Kibale: implications for the understanding of chimpanzee social organization. *American Journal of Primatology* 31, 263-273.
- Chapman,C.A.** 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology* 4, 74-82.
- Chapman,C.A. & Chapman,L.J.** 1996. Mixed-species primate groups in the Kibale Forest: ecological constraints on association. *International Journal of Primatology* 17, 31-50.
- Chapman,C.A. & Chapman,L.J.** 1996. Mid-elevation forests: a history of disturbance and regeneration. In: *East African Ecosystems and Their Conservation* (Ed. by T.R.McClanahan & T.P.Young), pp. 385-400. New York, Oxford University Press.
- Chapman,C.A. & Onderdonk,D.A.** 1998. Forest without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45, 127-141.
- Chapman,C.A., Balcomb,S.R., Gillespie,T., Skorupa,J.P. & Struhsaker,T.T.** 1998. Long-term effects of logging on African primate communities: a 28 year comparison from Kibale National Park, Uganda. *Conservation Biology*.
- Chapman,C.A. & Chapman,L.J.** 1999. Implications of small scale variation in ecological conditions for the diet and density of red colobus monkeys. *Primates* 40, 215-231.
- Chapman,C.A., Gautier-Hion,A., Oates,J.F. & Onderdonk,D.A.** 1999. African primate communities: determinants of structure and threats to survival. In: *Primate Communities* (Ed. by J.G.Fleagle, C.Janson & K.E.Reed), pp. 1-37. Cambridge, Cambridge University Press.
- Chapman,C.A. & Lambert,J.E.** 2000. Habitat alteration and the conservation of African primates: case study of Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology* 50, 169-185.
- Charles-Dominique,P.** 1979. Ecology and feeding behavior of five sympatric lorises in Gabon. In: *Primate Ecology: Problem-Oriented Field Studies* (Ed. by R.W.Sussman), pp. 5-22. New York, John Wiley and Sons.
- Cheney,D.L., Seyfard,R.M. & Smuts,B.B.** 1986. Social relationships and social recognition in nonhuman primates. *Science* 234, 1361-1366.

- Clark,A.P. & Wrangham,R.W.** 1993. Acoustic analysis of wild chimpanzees pant hoots: do Kibale forest chimpanzees have an acoustically distinct arrival pant hoot? *American Journal of Primatology* 31, 99-109.
- Clark,A.P.** 1993. Rank differences in the production of vocalizations by wild chimpanzees as a function of social context. *American Journal of Primatology* 31, 159-179.
- Collins,D.A. & McGrew,W.C.** 1988. Habitats of three groups of chimpanzees (*Pan troglodytes*) in western Tanzania compared. *Journal of Human Evolution* 17, 553-574.
- Conklin-Brittain,N.L., Wrangham,R.W. & Hunt,K.** 1998. Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. II. Macronutrients. *International Journal of Primatology* 19, 971-998.
- Conklin-Brittain,N.L., Dierenfeld,E.S., Wrangham,R.W., Norconk,M. & Silver,S.C.** 1999. Chemical protein analysis: a comparison of kjeldahl crude protein from wild, tropical vegetation. *Journal of Chemical Ecology* 25, 2601-2622.
- Cords,M.** 1990. Mixed-species association of east African guenons: general patterns or specific examples? *American Journal of Primatology* 21, 101-114.
- Davenport,R.K.Jr.** 1967. The orang-utan in Sabah. *Folia Primatológica* 5, 247-263.
- Deloison,Y.** 1996. El pie de los primeros homínidos: sobre un tiempo en el dudábamos entre el cuadrupedismo y el bipedismo. *Mundo Científico* 164, 20-23.
- Di Bitetti,M.S., Luengos Vidal,E.M., Baldovino,M.C. & Benesovsky,V.** 2000. Sleeping site preferences in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrilus*). *American Journal of Primatology* 50, 257-274.
- Diamond,J.** 1991. The worst mistake in the history of human race. In: *The Order Primates: an Introduction* (Ed. by M.E.Stephens & J.D.Paterson), pp. 558-563. Dubuque, Iowa, Kendall/Hunt Publishing Company.
- Diaz Behrens,G. & Llorente Caño,M.** 2000. Informe de la prospección del área de Conkouati (Congo-Brazzaville) 2000. Barcelona (Generalitat de Catalunya), España.
- Donisthorpe,J.** 1958. A pilot study of the mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*) in South West Uganda. *South African Journal of Science* 54, 195-217.
- Doran,D.** 1997. Influence of seasonality on activity patterns, feeding behavior, ranging, and grouping patterns in Tái chimpanzees. *International Journal of Primatology* 18, 183-206.
- Duchailu,P.** 1861. *Exploration and adventures in Equatorial Africa*. London: John Murray.
- Dukelow,W.R.** 1999. Reflections on a century of primatology. *American Journal of Primatology* 49, 129-132.
- Dutrillaux,B. & Richard,F.** 1997. Nuestro nuevo árbol de familia. *Mundo Científico* 181, 646-655.
- Egenter,N.** 1998. Architectural anthropology (architecture and nest building in apes). Internet communication.

- Ely, J.J., Gonzalez, D.L., Reeves-Daniel, A. & Stone, W.H.** 1998. Individual identification and paternity determination in chimpanzees (*Pan troglodytes*) using human short tandem repeat (STR) markers. *International Journal of Primatology* 19, 255-271.
- Engel, C.** 2002. *Wild health: how animals keep themselves well and what we can learn from them.* Weidenfeld & Nicolson published.
- Fa, J.E.** 1992. Conservation in Equatorial Guinea. *Oryx* 26, 87-94.
- Falk, D.** 2000. Galagos, lorises and tarsiers. In: *Primate Diversity* (Ed. by D.Falk), pp. 62-82. New York - London, W.W. Norton and Company.
- Fay, J.M., Carroll, R., Kerbis, J.C. & Harris, D.** 1995. Leopard attack on and consumption of gorillas in the Central African Republic. *Journal of Human Evolution* 29, 93-99.
- Fedigan, L.M.** 1992. *Primate Paradigms.* The University of Chicago Press.
- Felton, A.M., Engström, L.M., Felton, A. & Knott, C.D.** 2003. Orangutan population density, forest structure and fruit availability in hand-logged and unlogged peat swamp forests in West Kalimantan, Indonesia. *Biological Conservation* 114, 91-101.
- Fimbel, R.A. & Fimbel, C.C.** 1996. The role of exotic conifer plantations in rehabilitating degraded tropical forest lands: a case study from Kibale Forest in Uganda. *Forest Ecology and Management* 81, 215-226.
- First national report on the conservation biodiversity in Uganda.* 1998.
- Fleagle, J.G. & Reed, K.E.** 1999. Phylogenetic and temporal perspectives on primate ecology. In: *Primate Communities* (Ed. by J.G.Fleagle, C.Janson & K.E.Reed), pp. 92-115. Cambridge, Cambridge University Press.
- Fleury-Brugiere, M.-C. & Brugiere, D.** 2002. A population density estimate of the chimpanzee in the Haut-Niger National Park, Republic of Guinea. *Pan African news* 9.
- Fosey, D.** 1974. Observations on home-range of one group of mountain gorillas. *Animal Behaviour* 22, 568-581.
- Fruth, B.** 1990. Nussknackplätze, nester und populationsdichte von schimpansen: untersuchungen zu regionalen differenzen im süd-westen der elfenbeinküste. University of Munich. T.D.
- Fruth, B. & Hohmann, G.** 1993. Ecological and behavioral aspects of nest building in wild bonobos (*Pan paniscus*). *Ethology* 94, 113-126.
- Fruth, B. & Hohmann, G.** 1994. Comparative analysis of nest building behavior in bonobos and chimpanzees. In: *Chimpanzees Cultures* (Ed. by R.W.Wrangham, W.C.McGrew, F.B.M.De Waal & P.G.Heltne), pp. 109-128. Cambridge, Harvard University Press.
- Fruth, B. & Hohmann, G.** 1994. Nest: living artefacts of recent apes? *Current Anthropology* 35, 310-311.
- Fruth, B. & Hohmann, G.** 1996. Nest building behavior in the great apes: the great leap forward? In: *Great Apes Societies* (Ed. by W.C.McGrew, L.F.Marchant & T.Nishida), pp. 225-239. Cambridge, Cambridge University Press.

- Fruth,B. & McGrew,W.C.** 1998. Resting and nesting in primates: behavioral ecology of inactivity. *American Journal of Primatology* 46, 3-5.
- Furuichi,T., Inagaki,H. & Angoue-Ovono,S.** 1997. Population density of chimpanzees and gorillas in the Petit Loango Reserve, Gabon: employing a new method to distinguish between nests of the two species. *International Journal of Primatology* 18, 1029-1046.
- Furuichi,T., Idani,G., Ihobe,H., Kuroda,S., Kitamura,K., Mori,A., Enomoto,T., Okayasu,N., Hashimoto,C. & Kano,T.** 1998. Population dynamics of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology* 19, 1029-1043.
- Furuichi,T. & Hashimoto,C.** 2000. Ground beds of chimpanzees in the Kalinzu forest, Uganda. *Pan African news* 7, 26-28.
- Furuichi,T.** 2000. Possible case of predation on a chimpanzee by a leopard in the Petit Loango Reserve, Gabon. *Pan African news* 7.
- Furuichi,T., Hashimoto,C. & Tashiro,Y.** 2001. Extended application of a marked-nest census method to examine seasonal changes in habitat use by chimpanzees. *International Journal of Primatology* 22, 913-928.
- Furuichi,T., Hashimoto,C. & Tashiro,Y.** 2001. Fruit availability and habitat use by chimpanzees in the Kalinzu forest, Uganda: examination of fallback foods. *International Journal of Primatology* 22, 929-945.
- Furuichi,T. & Hashimoto,C.** 2001. Evaluation of factors affecting chimpanzees-choice of sleeping sites. *Abstracts of Poster Presentation, The PSGB Winter Meeting*. London (UK).
- Gagneux,P.** 1997. Sampling rapidly dwindling chimpanzee populations. *Pan African news* 4[2].
- Gagneux,P., Boesch,C. & Woodruff,D.S.** 1999. Female reproductive strategies, paternity and community structure in wild west African chimpanzees. *Animal Behaviour* 57, 19-32.
- Galdikas-Brindamour,B. & Brindamour,R.** 1975. Orang-utans. *National Geographic* 148, 444-473.
- Garber,P.A. & Lambert,J.E.** 1998. Primates as seed dispersers: ecological processes and direction for future research. *American Journal of Primatology* 45, 3-8.
- Garcia,J.E. & Mba,J.** 1997. Distribution, status and conservation of primates in Monte Alen National Park, Ecuatorial Guinea. *Oryx* 31, 67-76.
- Ghiglieri,M.P.** 1979. The Socio-Ecology of Chimpanzees in Kibale Forest, Uganda. University of California, Davis, Calif. Ph.D. Dissertation.
- Ghiglieri,M.P.** 1984. *The chimpanzees of Kibale Forest: a field study of ecology and social structure*. New York: Columbia University Press.
- Gibbons,A.** 2002. In search of the first hominids. *Science* 295, 1214-1219.
- Goldberg,T.L. & Wrangham,R.W.** 1997. Genetic correlates of social behaviour in wild chimpanzees: evidence from mitochondrial DNA. *Animal Behaviour* 54, 559-570.

- Goldberg,T.L.** 1998. Biogeographic predictors of genetic diversity in populations of eastern African primates (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *International Journal of Primatology* 19, 237-254.
- Goldsmith,M.L.** 2001. Ecotourism and the mountain gorillas in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Abstracts for poster presentation. The PSGB Winter Meeting.* London (UK).
- Goodall,J.** 1962. Nest building behavior in the free ranging chimpanzee. *Annals New York Academy of Sciences* 102, 455-568.
- Goodall,J.** 1964. Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. *Nature* 201, 1264-1266.
- Goodall,J.** 1968. Behaviour of free-ranging chimps in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour* 1, 161-311.
- Goodall,J.** 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior.* Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Greengrass,E.** 2000. The sudden decline of a community of chimpanzees at Gombe National Park: a supplement. *Pan African news* 7.
- Groves,C.P. & Sabater Pi,J.** 1985. From ape's nest to human fix-point. *Man* 20, 22-47.
- Groves,C.P. & Sabater Pi,J.** 1991. From ape's nest to human fix-point. In: *The Order Primates: an Introduction* (Ed. by M.E.Stephens & J.D.Paterson), pp. 349-377. Kendall/Hunt Publishing Company.
- Groves,C.P.** 2001. *Primate Taxonomy.* Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Guerrera,W., Sleeman,J.M., Jasper,S.B., Pace,L.B., Ichinose,T.Y. & Reif,J.S.** 2003. Medical survey of the local human population to determinate possible health risk to the mountain gorillas of Bwindi Impenetrable Forest National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 24, 197-207.
- Hall,J.S., Saltonstall,K., Bila-Isia,I. & Omari,I.** 1998. Distribution, abundance and conservation status of grauer's gorilla. *Oryx* 32, 122-130.
- Hall,J.S., White,L.J.T., Inogwabini,B.-I., Omari,I., Morland,H.S., Williamson,E.A., Saltonstall,K., Walsh,P., Sikubwabo,C., Bonny,D., Kiswele,K.P., Vedder,A. & Freeman,K.** 1998. Survey of grauer's gorillas (*Gorilla gorilla graueri*) and Eastern chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in the Kahuzi-Biega National Park lowland sector and adjacent forest in Eastern Democratic Republic of Congo. *International Journal of Primatology* 19, 207-235.
- Hamilton,A.** 1991. *A field guide to Ugandan forest trees.*
- Harcourt,S.** 1991. Endangered species. *Nature* 254, 10.
- Hashimoto,C.** 1995. Population census of the chimpanzees in the Kalinzu Forest, Uganda: comparison between methods with nests counts. *Primates* 36, 477-488.
- Hashimoto,C., Tashiro,Y., Kimura,D., Enomoto,T., Ingmanson,E.J., Idani,G. & Furuichi,T.** 1998. Habitat use and ranging of wild bonobos (*Pan paniscus*) at Wamba. *International Journal of Primatology* 19, 1045-1060.

- Hashimoto,C., Furuichi,T. & Tashiro,Y.** 2001. What factors affect the size of chimpanzee parties in the Kalinzu forest, Uganda? examination of fruit abundance and number of estrous females. *International Journal of Primatology* 22, 947-959.
- Hayes,L.D.** 2000. To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Animal Behaviour* 59, 677-688.
- Hediger,H.** 1977. Nest and home. *Folia Primatologica* 28, 170-187.
- Hernández,A.R.** 2001. Ugalla o reserva de bosque de Tongwe Este. Reporte de cambios en los últimos años. *Boletín de la Asociación Primatologica Española* 8, 4-6.
- Hill,K., Boesch,C., Goodall,J., Pusey,A., Williams,J. & Wrangham,R.W.** 2001. Mortality rates among wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 40, 437-450.
- Hinde,R.A.** 1979. The nature of social structure. In: *The Great Apes* (Ed. by D.A.A.Hamburg & E.R.McCown), pp. 295-315. Benjamin Cummings, Menlo Park.
- Hiraiwa-Hasegawa,M.** 1986. Sex differences in the behavioral development of chimpanzees at Mahale. In: *Understanding Chimpanzees* (Ed. by P.G.Heltne & L.A.Marquardt), pp. 104-115. Cambridge, Harvard University Press.
- Hirata,S., Yamakoshi,G., Fujita,S., Ohashi,G. & Matsuzawa,T.** 2001. Capturing and toying hyraxes (*Dendrohyrax dorsalis*) by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) at Bossou, Guinea. *American Journal of Primatology* 53, 93-97.
- Hohmann,G. & Fruth,B.** 2000. Use and function of genital contacts among female bonobos. *Animal Behaviour* 60, 107-120.
- Howard,P., Davenport,T. & Kigenyi,F.** 1997. Planning conservation areas in Uganda's natural forests. *Oryx* 31, 253-264.
- Huffman,M.A. & Wrangham,R.W.** 1994. The diversity of medicinal plant use by chimpanzees in the wild. In: *Chimpanzee Cultures*, pp. 129-148. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press.
- Huffman,M.A.** 1996. The medicinal use of plants by chimpanzees in the wild. Lewis,R.S. Internet communication.
- Humle T.** 2002. Cultural and ecological factors leading to differences in behaviour among two recently isolated neighbouring populations of west African chimpanzees (*Pan troglodytes verus*). Chapter 4: Nesting behaviour among Bossou and Nimba chimpanzees. University of Stirling, UK. Ph.D. Dissertation.
- Hunt,K.** 2000. Initiation of a new chimpanzee study site at Semliki-Toro wildlife Reserve, Uganda. *Pan African news* 7.
- Irenaeus,J.A., Boekhorst,T. & Hogeweg,P.** 1994. Self-structuring in artificial "chimps" offers new hypotheses for male grouping in chimpanzees. *Behaviour* 130, 229-252.
- Isabirye-Basuta,G.** 1989. Feeding ecology of chimpanzees in the Kibale forest, Uganda. In: *Understanding Chimpanzees* (Ed. by P.G.Heltne & L.A.Marquardt), pp. 116-127. Cambridge, Harvard University Press.

- Izawa,K. & Itani,J.** 1966. Chimpanzees in Kasakati Basin, Tanganyka. *Kyoto University African Studies* 1, 73-156.
- James,S.R.** 1996. Early hominid use of fire: recent approaches and methods for evaluation of the evidence. *XIII International Congress of Prehistoric Sciences*. Italy.
- Jones,C. & Sabater Pi,J.** 1971. Comparative ecology of *Gorilla gorilla* (Savage and Wyman) and *Pan troglodytes* (Blumenbach) in Rio Muni, West Africa. *Biblioteca Primatologica* 13, 1-95.
- Jones,C.B.** 1997. Rarity in primates: implications for conservation. *Mastozoologia Neotropical* 4, 35-47.
- Kappeler,P.M.** 1998. Nests, tree holes, and the evolution of primate life histories. *American Journal of Primatology* 46, 7-33.
- Kibale National Park Management Plan 1997-2001*. 1996. Uganda Wildlife Authority.
- Kingdon,J.** 1997. *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Natural World Academic Press.
- Kingston,B.** 1967. *Working Plan for Kibale and Itwara Central Forest Reserves*. Entebbe: Uganda Forestry Department.
- Kingston,J.D., Marino,B.D. & Hill,A.** 1994. Isotopic evidence for neogene hominid paleoenvironments in the Kenya Rift Valley. *Science* 264, 955-956.
- Kiwede,Z.K.** 2000. A live birth by a primiparous female chimpanzee at the Budongo Forest. *Pan African news* 7.
- Kortlandt,A.** 1992. On chimpanzee dormitories and early hominid home sites. *Current Anthropology* 33, 399-401.
- Kortlandt,A.** 1996. Chimpanzee (*Pan troglodytes*) nest-making behavior in Guinea, Uganda and Tanzania. *African primates* 2, 80.
- Kortlandt,A.** 2002. A survey of the geographical range, habitats and conservation of the pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*): an ecological perspective. *Primate Conservation*.
- Krief,S.** 2002. Biological activities and phytochemistry of plants eaten by chimpanzees in Kibale forest, Uganda. *Abstracts, XIXth Congress of The International Primatological Society*, Beijing (China), 230.
- Kumar,S. & Blair Hedges,S.** 1998. A molecular timescale for vertebrate evolution. *Nature* 392, 917-920.
- Kuroda,S., Suzuki,S. & Nishiara,T.** 1996. Preliminary report on predatory behavior and meat sharing in tschego chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) in the Ndoki forest, Northern Congo. *Primates* 37, 253-259.
- Lambert,J.E. & Garber,P.A.** 1998. Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *American Journal of Primatology* 45, 9-28.
- Leakey,M.D.** 1971. *Olduvai Gorge, Vol. 3*. Cambridge University Press.
- Leland,L. & Struhsaker,T.T.** 1987. Monkey business. *Animal Kingdom* 90, 24-37.

- Lilly,A.A., Mehlman,P.T. & Doran,D.** 2002. Intestinal parasites in gorillas, chimpanzees, and humans at Mondika Research Site, Dzanga-Ndoki National Park, Central African Republic. *International Journal of Primatology* 23, 555-573.
- Llorente,M.** 2002. Nesting behaviour of the Kanyawara community of chimpanzees, Kibale National Park, Uganda. *Abstracts, XIXth Congress of The International Primatological Society*, Beijing (China), 103-104.
- Llorente,M., Sabater Pi,J. & Houle,A.** 2003. Association between *Galago thomasi* and *Pan troglodytes schweinfurthii* in the Kibale National Park, Uganda. *Folia Primatologica* 74, 80-84.
- Lucas,P.W. & Corlett,R.T.** 1998. Seed dispersal by long-tail macaques. *American Journal of Primatology* 45, 29-44.
- Lukas,K.E., Stoinski,T.S., Snyder,R., Bexell,S., Burks,K. & Maple,T.L.** 1999. The impact of hay provision on gorilla nest-building at Zoo Atlanta. *American Journal of Primatology* 49, 75-76.
- Lukas,K.E., Stoinski,T.S., Burks,K., Snyder,R., Bexell,S. & Maple,T.L.** 2003. Nest building in captive *Gorilla gorilla gorilla*. *International Journal of Primatology* 24, 103-124.
- MacKinnon,J.** 1974. The behaviour and ecology of wild orang-outans (*Pongo pygmaeus*). *Animal Behaviour* 22, 3-74.
- Maestriperi,D. & Kappeler,P.** 2002. Evolutionary theory and primate behavior. *International Journal of Primatology* 23, 703-705.
- Malenky,R.K., Wrangham,R.W., Chapman,C.A. & Vineberg,E.O.** 1993. Measuring chimpanzee food abundance. *Tropics* 2, 231-244.
- Malenky,R.K. & Wrangham,R.W.** 1994. A quantitative comparison of terrestrial herbaceous food consumption by *Pan paniscus* in the Lomako forest, Zaire, and *Pan troglodytes* in the Kibale forest, Uganda. *American Journal of Primatology* 32, 1-12.
- Maquet,P.** 2001. The role of sleep in learning and memory. *Science* 294, 1048-1052.
- Marchant,L.F., Ensminger,A., Pruett,J.D. & McGrew,W.C.** 2000. Highly successful non-invasive collection of DNA from wild chimpanzees. *Pan African news* 7.
- Marchesi,P., Marchesi,N., Fruth,B. & Boesch,C.** 1995. Census and distribution of chimpanzees in Côte D'Ivoire. *Primates* 36, 591-607.
- Marler,P.** 1976. Social organization, communication and graded signals: the chimpanzee and the gorilla. In: *Growing Points in Ethology* (Ed. by P.P.G.Bateson & R.A.Hinde), pp. 239-280.
- Marshall,A.J., Wrangham,R.W. & Arcadi,A.C.** 1999. Does learning affect the structure of vocalization in chimpanzees? *Animal Behaviour* 58, 825-830.
- Masters,J.C. & Bragg,N.P.** 2000. Morphological correlates of speciation in bushbabies. *International Journal of Primatology* 21, 793-813.
- Masters,J.C. & Brothers,D.J.** 2002. Lack of congruence between morphological and molecular data in reconstructing the phylogeny of the Galagonidae. *American Journal of Physical Anthropology* 117, 79-93.

- Matsumoto-Oda,A., Hosaka,K., Huffman,M.A. & Kawaka,K.** 1998. Factors affecting party size in chimpanzees of the Mahale Mountains. *International Journal of Primatology* 19, 999-1011.
- Matsumoto-Oda,A.** 2000. Chimpanzees in the Rubondo island National Park, Tanzania. *Pan African news* 7.
- Maughan,J. & Stanford,C.B.** 2001. Terrestrial nest building in chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda, East Africa. *Abstracts for Poster Presentation. The PSGB Winter Meeting.* London (UK).
- McGrew,W.C. & Marchant,L.F.** 1992. Chimpanzees, tools and termites: hand preference or handedness? *Current Anthropology* 33, 114-119.
- McNeilage,A., Plumptre,A.J., Brock-Doyle,A. & Vedder,A.** 2001. Bwindi Impenetrable National Park, Uganda: gorilla census 1997. *Oryx* 35, 39-47.
- Mehlman,P.T. & Doran,D.** 1999. Group nest counts in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*), Mondika Research Center, Central African Republic. *American Journal of Primatology* 49, 80.
- Mehlman,P.T. & Doran,D.M.** 2002. Influencing western gorilla nest construction at Mondika Research Center. *International Journal of Primatology* 23 (6): 1257-1285.
- Menzel,C.R.** 1997. Primates' knowledge of their natural habitat: as indicated in foraging. In: *Machiavellian Intelligence II: Extensions and Evaluations* (Ed. by A.Whiten & R.W.Byrne), pp. 207-239.
- Menzel,E.W.** 1973. Chimpanzee spatial memory organization. *Science* 347, 943-945.
- Mercader,J., Panger,M & Boesch,C.** 2002. Excavation of a chimpanzee stone tool site in the African rainforest. *Science* 296: 1452-1455.
- Mitani,J.C., Hunley,K.L. & Murdoch,M.E.** 1999. Geographic variation in the calls of wild chimpanzees: a reassessment. *American Journal of Primatology* 47, 133-151.
- Mitani,J.C. & Watts,D.P.** 1999. Demographic influences on the hunting behavior of chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology* 109, 439-454.
- Mitani,J.C., Sanders,W.J., Lwanga,J.S. & Windfelder,T.L.** 2001. Predatory behavior of crowned hawk-eagles (*Stephanoaetes coronatus*) in Kibale National Park, Uganda. *Behav Ecol Sociobiol* 49, 187-195.
- Moore,J.** 1992. "Savanna" chimpanzees. In: *Topics in Primatology: Human Origins* (Ed. by T.Nishida, W.C.McGrew, P.Marler, M.Pickford & F.B.M.De Waal), pp. 99-118. Tokyo, University of Tokyo Press.
- Morbeck,M.E., Galloway,A., Mowbray,K.M. & Zihlman,A.L.** 1994. Skeletal asymmetry and hand preference during termite fishing by Gombe chimpanzees. *Primates* 35, 99-103.
- Naughton-Treves,L., Treves,A., Chapman,C.A. & Wrangham,R.W.** 1998. Temporal patterns of crop-raiding by primates: linking food availability in croplands and adjacent forest. *Journal of Applied Ecology* 35, 596-606.
- Newton-Fisher,N.E.** 1999. Infant killers of Budongo. *Folia Primatologica* 70, 167-169.

- Nishida,T.** 1972. Preliminary information of the pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*) of the Congo basin. *Primates* 13, 415-425.
- Nishida,T.** 1979. The social structure of chimpanzees of the Mahale Mountains. In: *The Great Apes* (Ed. by D.A.A.Hamburg & E.R.McCown), pp. 73-122. Benjamin Cummings, Menlo Park .
- Nishida,T.** 1989. A note on the chimpanzee ecology of the Ugalla area, Tanzania. *Primates* 30, 129-138.
- Nishida,T., Kano,T., Goodall,J., McGrew,W.C. & Nakamura,M.** 1999. Ethogram and ethnography of Mahale chimpanzees. *Anthropological Science* 107, 141-188.
- Nissen,H.W.** 1931. A field study of the chimpanzee behavior and environment in West French Guinea. *Comparative Psychology Monographs* 8, 1-122.
- Norconk,M., Grafton,B.W. & Conklin-Brittain,N.L.** 1998. Seed dispersal by neotropical seed predators. *American Journal of Primatology* 45, 103-126.
- Ogawa,H., Kanamori,M. & Hassan Mukeni,S.** 1997. The discovery of chimpanzees in the Lwazi River area, Tanzania: a new southern distribution limit. *Pan African news* 4[1].
- Olupot,W., Chapman,C.A., Brown,C.H. & Waser,P.M.** 1994. Mangabey (*Cercocebus albigena*) population density, group size, and ranging: a twenty-year comparison. *American Journal of Primatology* 32, 197-205.
- Olupot,W., Waser,P.M. & Chapman,C.A.** 1998. Fruit finding by mangabeys (*Lophocebus albigena*): are monitoring of fig trees and use of sympatric frugivore calls possible strategies? *International Journal of Primatology* 19, 339-353.
- Overdorff,D.J. & Strait,S.** 1998. Seed handling by prosimian primates in southeastern Madagascar: implications for seed dispersal. *American Journal of Primatology* 45, 69-82.
- Parnell,R.J.** 2002. Group size and structure in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Mbeli Bai, Republic of Congo. *American Journal of Primatology* 56, 193-206.
- Peigneux,P., Laureys,S., Fuchs,S., Delbeuck,X., Degueldre,C., Aerts,J., Delfiore,G., Luxen,A. & Maquet,P.** 2001. Generation of rapid eye movements during paradoxical sleep in humans. *NeuroImage* 14, 701-708.
- Pepper,J.W., Mitani,J.C. & Watts,D.P.** 1999. General gregariousness and specific social preferences among wild chimpanzees. *International Journal of Primatology* 20, 613-632.
- Peters,C.R. & O'Brien,E.M.** 1984. On hominid diet before fire. *Current Anthropology* 25, 358-360.
- Peters,C.R. & Blumenschine,R.J.** 1995. Landscape perspectives on possible land use patterns for early pleistocene hominids in the Olduvai Basin, Tanzania. *Journal of Human Evol.* 29, 321-362.
- Pickford,M.** 1992. Biogeography of hominoids and hominids. In: *Topics in Primatology: Human Origins* (Ed. by T.Nishida, W.C.McGrew, P.Marler, M.Pickford & F.B.M.De Waal), pp. 371-391. Tokyo, University of Tokyo Press.
- Pimm,S.L. & Gittleman,J.L.** 2002. Biological diversity: where is it? *Science* 255, 940.

- Plumptre,A.J. & Reynolds,V.** 1996. Censuring chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. *International Journal of Primatology* 17, 85-99.
- Plumptre,A.J. & Reynolds,V.** 1997. Nesting behavior of chimpanzees: implications for censuses. *International Journal of Primatology* 18, 475-485.
- Plumptre,A.J., Mugume,S., Cox,D., Bergl,R. & Rothen,L.** 1999. *Chimpanzee and other large mammals survey of Budongo Forest Reserve and the Kagome-Matiri Forest Reserve complex.*
- Power,M.** 1988. The cohesive foragers, human and chimpanzee. In: *Social Fabrics of the Mind* (Ed. by M.R.A.Chance), pp. 75-103. Lawrence Erlbaum Associates Publishers.
- Pruetz,J.D., Marchant,L.F., Arno,J. & McGrew,W.C.** 2002. Survey of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in Southeastern Senegal. *American Journal of Primatology* 58, 35-43.
- Pullen,S.L., Bearder,S.K. & Dixon,A.F.** 2000. Preliminary observations on sexual behavior and the mating system in free-ranging lesser galagos (*Galago moholi*). *American Journal of Primatology* 51, 79-88.
- Quera,V.** 1991. Muestreo y registro observacional. In: *Metodología Observacional En La Investigación Psicológica.* (Ed. by Anguera Arguilaga M.T.), pp. 241-329. PPU.
- Radespiel,U., Cepok,S., Zietemann,V. & Zimmermann,E.** 1998. Sex-specific usage patterns of sleeping sites in grey mouse lemurs (*Microcebus murinus*) in northwestern Madagascar. *American Journal of Primatology* 46, 77-84.
- Raleigh,M.P.** 1998. Special issue: resting and nesting in primates: behavioral ecology of inactivity. *American Journal of Primatology* 46, 1.
- Rayner,R.J., Moon,B.P. & Masters,J.C.** 1993. The Markapansgat australopithecine environment. *Journal of Human Evolution* 24, 219-231.
- Reichard,U.** 1998. Sleeping sites, sleeping places, and presleep behavior of gibbons (*Hylobates lar*). *American Journal of Primatology* 46, 35-62.
- Reynolds,V. & Reynolds,F.** 1965. Chimpanzees of the Bodongo Forest, Uganda. In: *Primate Behaviour* (Ed. by I.De Vore) New York.
- Reynolds,V.** 1990. Conservation of chimpanzees in the Budongo forest Reserve. *Primate Conservation* 11, 41-43.
- Riba,C.** 1988. The ethogram as a behavioral code: review and proposals. *Anuario de Psicología* 39, 137-160.
- Robinson,G.R., Holt,R.D., Gaines,M.S., Hamburg,S.P., Johnson,M., Fitch,H.S. & Martiko,E.A.** 1992. Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science* 256, 524-526.
- Rogers,M.E., Voysey,B.C., McDonald,K.E., Parnell,R.J. & Tutin,C.E.G.** 1998. Lowland gorillas and seed dispersal: the importance of nest sites. *American Journal of Primatology* 45, 45-68.
- Rose,L.M.** 2000. Behavioral sampling in the field: continuous focal versus focal interval sampling. *Behaviour* 137, 153-180.

- Ross,C.** 2001. Park or ride? Evolution of infant carrying in primates. *International Journal of Primatology* 22, 749-771.
- Rylands,A.B., Mittermeier,R.A. & Rodriguez-Luna,E.** 1997. Conservation of neotropical primates: threatened species and an analysis of primate diversity by country and region. *Folia Primatologica* 68, 134-160.
- Sabater Pi,J.** 1972. Notes on the ecology of five lorisiformes of Rio Muni. *Folia Primatologica* 18, 140-151.
- Sabater Pi,J.** 1975. Aportación al estudio de la conducta de los chimpancés en la naturaleza y su transcendencia en la problemática evolutiva de los primates. *Anuario de Psicología* 46.
- Sabater Pi,J.** 1984. *Gorilas y chimpancés del Africa Occidental: estudio comparativo de su conducta y ecología en libertad*. Mejico: Fondo de Cultura Económico.
- Sabater Pi,J.** 1985. *Etología de la vivienda humana: de los nidos de los gorilas y chimpancés a la vivienda humana*. Labor Universitaria.
- Sabater Pi,J.** 1988. Recuerdo de África. *Anuario de Psicología* 39, 11-28.
- Sabater Pi,J. & Veá,J.J.** 1990. Nest-building and population estimates of the bonobos from the Lofoke-Lilungu-Ikomaloki Region of Zaire. *Primate Conservation* 11, 43-48.
- Sabater Pi,J.** 1992. *El chimpancé y los orígenes de la cultura*. 3ª edn. Barcelona: Anthropos.
- Sabater Pi,J. & Veá,J.J.** 1994. Comparative inventory of foods consumed by wild pygmy chimpanzee (*Pan paniscus*, *Mamalia*) in the Lilungu-Lofoke region of the Republic of Zaire. *Journal of African Zoology* 108, 381-396.
- Sabater Pi,J., Veá,J.J. & Serrallonga,J.** 1997. Did the first hominids build nests? *Current Anthropology* 38, 914-916.
- Sabater Pi,J., Veá,J.J. & Serrallonga,J.** 2003. Nesting behaviour in african hominids of plio-pleistocene: a multidisciplinary approach. In: *Primates, Origin, Evolution and Behaviour: Homage to Jordi Sabater Pi* (Ed. by J.J.Veá, J.Serrallonga, D.Turbón, J.M.Fulloa & D.Serrat), pp. 82-90. Barcelona, Parc Científic de Barcelona.
- Schaller,G.B.** 1963. *The Mountain Gorilla*. Chicago: Chicago University Press.
- Schoeninger,M., Moore,J. & Sept,J.M.** 1999. Subsistence strategies of two "savanna" chimpanzee populations: the stable isotope evidence. *American Journal of Primatol.* 49, 297-314.
- Schülke,O.** 2001. Social anti-predator behaviour in a nocturnal lemur. *Folia Primatol.* 72, 332-334.
- Sept,J.M.** 1992. Was there no place like home?: a new perspective on early hominid archaeological sites from the mapping of chimpanzees nests. *Current Anthropology* 33, 187-207.
- Sept,J.M.** 1992. Archaeological evidence and ecological perspectives for reconstructing early hominid subsistence behavior. In: *Archaeological Methods and Theory, Vol.4* (Ed. by M.B.Schiffer), pp. 1-56.
- Sept,J.M. & Brooks,G.E.** 1994. Reports of chimpanzee natural history, including tool use, in 16th- and 17th-Century Sierra Leone. *International Journal of Primatology* 15, 867-878.

- Sept, J.M.** 1994. Bone distribution in a semi-arid riverine habitat in eastern Zaire: implications for the interpretation of faunal assemblages at early archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 21, 217-235.
- Sept, J.M.** 1994. Beyond bones: archaeological sites, early hominid subsistence, and the costs and benefits of exploiting wild plant foods in east African riverine landscapes. *Journal of Human Evolution* 27, 295-320.
- Sept, J.M.** 1998. Shadows on a changing landscape: comparing nesting patterns of hominids and chimpanzees since their last common ancestor. *American Journal of Primatology* 46, 85-101.
- Siegel, J.M.** 2001. The REM sleep memory consolidation hypothesis. *Science* 294, 1058-1063.
- Sinyor, J.B., Abdullah, Z.B., Ancrenaz, M. & Goossens, B.** 2002. Which nest to choose: collecting shed hairs from wild orangutans. *Abstracts, XIXth Congress of The International Primatological Society*, Beijing (China), 103.
- Skole, D. & Tucker, C.** 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988. *Science* 260, 1905-1910.
- Smith, R.J. & Jungers, W.L.** 1997. Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution* 32, 523-559.
- Soulé, M.E.** 1991. Conservation: tactics for a constant crisis. *Science* 253, 744-750.
- Stahl, A.B.** 1984. Hominid dietary selection before fire. *Current Anthropology* 25, 151-168.
- Stanford, C.B., Wallis, J., Mpongo, E. & Goodall, J.** 1994. Hunting decisions in wild chimpanzees. *Behaviour* 131, 1-18.
- Stanford, C.B.** 1998. Predation and male bonds in primate societies. *Behaviour* 135, 513-533.
- Stanford, C.B.** 1998. The social behavior of chimpanzees and bonobos. *Current Anthropology* 39, 399-420.
- Stephens, M.E. & Paterson, J.D.** 1991. *The Order Primates: an Introduction*. Kendall/Hunt Publishing Company.
- Sterck, E.H.M., Watts, D.P. & Van Schaick, C.P.** 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behav Ecol Sociobiol* 47, 291-309.
- Sterling, E.J., Nguyen, N. & Fashing, P.J.** 2000. Spatial patterning in nocturnal prosimians: a review of methods and relevance to studies of sociality. *American Journal of Primatology* 51, 3-19.
- Sterling, E.J. & Radespiel, U.** 2000. Advances in studies of sociality in nocturnal prosimians. *American Journal of Primatology* 51, 1-2.
- Stern, P.** 2001. Sweet dreams are made of this. *Science* 294, 1047.
- Stringer, C.** 2001. Modern human origins-distinguishing the models. *African Archaeological Review* 18, 67-75.
- Struhsaker, T.T.** 1975. *The Red Colobus Monkey*. Chicago: University of Chicago Press.

- Struhsaker, T.T.** 1981. Forest and primate conservation in East Africa. *African Journal of Ecology* 19, 99-114.
- Struhsaker, T.T.** 1997. *Ecology of an African Rain Forest*. Florida: University Press of Florida.
- Sugiyama, Y.** 1995. Drinking tools of wild chimpanzees at Bossou. *American Journal of Primatology* 37, 263-269.
- Susman, R.L., Stern, J.T. & Jungers, W.L.** 1984. Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatologica* 43, 113-156.
- Suzuki, S. & Nishiara, T.** 1992. Feeding strategies of sympatric gorillas and chimpanzees in the Ndoki-Nouabalé forest, with special reference to co-feeding behavior by both species. *Abstracts of the XIVth Congress of the International Primatological Society*, Strasbourg, France.
- Tabor, G.M., John, A.D. & Kasenene, J.M.** 1990. Deciding the future of Uganda's tropical forests. *Oryx* 24, 208-214.
- Thomas, S.C.** 1991. Population densities and patterns of habitat use among anthropoid primates of the Ituri forest, Zaire. *Biotropica* 23, 68-83.
- Tutin, C.E.G. & Fernández, M.** 1983. *Recensement des gorilles et des chimpanzés du Gabon*. Franceville: Centre International de Recherches Médicales de Franceville.
- Tutin, C.E.G. & Fernández, M.** 1984. Nationwide census of gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) and chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) populations in Gabon. *American Journal of Primatology* 6, 313-336.
- Tutin, C.E.G., Parnell, R.J., White, L.J.T. & Fernández, M.** 1995. Nest building by lowland gorillas in the Lopé Reserve, Gabon: environmental influences and implications for censusing. *International Journal of Primatology* 16, 53-76.
- Uganda chimpanzee population and habitat viability assessment report.* 1997.
- Van Hoof, J.A.R.A.M.** 1973. A structural analysis of the social behavior of a semi-captive group of chimpanzees. In: *Social Communication and Movement* (Ed. by M.Von Cranach & I.Vine), pp. 75-172. Academic Press.
- Van Krukelsven, E., Bila-Isia, I. & Draulans, D.** 2000. A survey of bonobos and other large mammals in the Salonga National Park, Democratic Republic of Congo. *Oryx* 34, 180-187.
- Van Schaick, C.P.** 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: *Comparative Socioecology: the Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals* (Ed. by V.Standen & R.A.Foley), pp. 195-218. Blackwell Scientific Publications.
- Van Schaick, C.P.** 1996. Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behavior. *Proceedings of the British Academy* 88, 9-31.
- Wallis, J. & Matama, H.** 1993. Social and environmental factors influencing sleep/wake patterns of wild chimpanzees. *American Journal of Primatology* 30, 354.
- Watts, D.P.** 1998. Long-term habitat use by mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). 2. Reuse of foraging areas in relation to resource abundance, quality, and depletion. *International Journal of Primatology* 19, 681-702.

- Watts,D.P.** 1998. Long-term habitat use by mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*).1. Consistency, variation, and home range size and stability. *International Journal of Primatology* 19, 651-680.
- Watts,D.P.** 1998. Seasonality in the ecology and life histories of mountain gorillas (*Gorilla gorilla beringei*). *International Journal of Primatology* 19, 929-948.
- Watts,D.P.** 1998. Chimpanzee male aggression and sexual coercion at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. 227. *AAPA Abstracts*.
- Watts,D.P.** 1998. Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. 236-237. *AAPA Abstracts*.
- Watts,D.P. & Mitani,J.C.** 2000. Infanticide and cannibalism by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates* 41, 357-364.
- Watts,D.P. & Mitani,J.C.** 2001. Boundary patrols and intergroup encounters in wild chimpanzees. *Behaviour* 138, 229-327.
- Watts,D.P. & Mitani,J.C.** 2002. Hunting behavior of chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 23, 1-28.
- Weisenseel,K., Chapman,C.A. & Chapman,L.J.** 1993. Nocturnal primates of Kibale forest: effects of selective logging on prosimians densities. *Primates* 34, 445-450.
- White,F.** 1983. *The vegetation map of Africa*. Paris: UNESCO.
- White,F.J.** 1998. Seasonality and socioecology: the importance of variation in fruit abundance to bonobo sociality. *International Journal of Primatology* 19, 1013-1027.
- Whiten,A., Goodall,J., McGrew,W.C., Nishida,T., Reynolds,V., Sugiyama,Y., Tutin,C.E.G., Wrangham,R.W. & Boesch,C.** 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature* 399, 682-685.
- Whiten,A., Goodall,J., McGrew,W.C., Nishida,T., Reynolds,V., Sugiyama,Y., Tutin,C.E.G., Wrangham,R.W. & Boesch,C.** 2001. Charting cultural variation in chimpanzees. *Behaviour* 138, 1481-1516.
- Whitesides,G.H., Oates,J.F., Green,S.M. & Kluberanz,R.P.** 1988. Estimating primate densities from transects in a west African rain forest: a comparison of techniques. *Journal of Animal Ecology* 57, 345-367.
- Wickings,E.J., Ambrose,L. & Bearder,S.K.** 1998. Sympatric population of *Galagoides demidoff* and *Galagoides thomasi* in the Haut-Ogooué region of Gabon. *Folia Primatologica* 69, 389-393.
- Williamson,E.A. & Usongo,L.** 1995. I. *Survey of primate populations & large mammals inventory*. II. *Survey of elephants, gorillas & chimpanzees*. *Reserve de Faune du Dja, Cameroun*. Project ECOFAC - Composante Cameroun. Cameroun, Ministère de l'Environnement, Groupement Agreco-CTFT.
- Wing,L. & Buss,I.O.** 1970. Elephant and forest. *Wildlife monographs* 19, 6-13.
- Wood,B.** 1992. Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature* 355, 783-790.

- Wrangham,R.W.** 1977. Feeding behavior of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. In: *Primate Ecology* (Ed. by T.H.Clutton-Brock), pp. 503-538. London, Academic Press.
- Wrangham,R.W.** 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* 75, 262-300.
- Wrangham,R.W. & Nishida,T.** 1983. *Aspilota* ssp. leaves: a puzzle in the feeding behavior of wild chimpanzees. *Primates* 24, 276-282.
- Wrangham,R.W.** 1992. Living naturally: aspects of wild environments relevant to captive chimpanzee management. In: *Chimpanzee Conservation and Public Health: Environments for the Future* (Ed. by J.Erwin), pp. 71-81. Rockville, Diagon/Bioqual, Inc.
- Wrangham,R.W., Clark,A.P. & Isabirye-Basuta,G.** 1992. Female social relationships and social organization of Kibale forest chimpanzees. In: *Topics in Primatology: Human Origins* (Ed. by T.Nishida, W.C.McGrew, P.Marler, M.Pickford & F.B.M.De Waal), pp. 81-98. Tokyo, The University of Tokyo Press.
- Wrangham,R.W., Chapman,C.A. & Chapman,L.J.** 1994. Seed dispersal by forest chimpanzees in Uganda. *Journal of Tropical Ecology* 10, 355-368.
- Wrangham,R.W., Chapman,C.A., Clark-Arcadi,A.P. & Isabirye-Basuta,G.** 1996. Social ecology of Kanyawara chimpanzees: implications for understanding the costs of great ape groups. In: *Great Apes Societies* (Ed. by W.C.McGrew, L.F.Marchant & T.Nishida), pp. 45-57. Cambridge, Cambridge University Press.
- Wrangham,R.W. & Peterson,D.** 1996. *Demonic males: apes and the origin of human violence*. Boston: Houghton Mifflin.
- Wrangham,R.W., Conklin-Brittain,N.L. & Hunt,K.** 1998. Dietary responses of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance.I. Antifeedants. *International Journal of Primatology* 19, 949-969.
- Wrangham,R.W., Holland Jones,J., Laden,G., Pilbeam,D. & Conklin-Brittain,N.L.** 1999. The raw and the stolen: cooking and the ecology of human origins. *Current Anthropology* 40, 567-594.
- Wrangham,R.W. & Mugume,S.** 2000. Snare removal program in Kibale National Park: a preliminary report. *Pan African news* 7.
- Yamagiwa,J.** 1999. Socioecological factors influencing population structure of gorillas and chimpanzees. *Primates* 40, 87-104.
- Yamagiwa,J.** 2001. Factors influencing the formation of ground nests by eastern gorillas in Kahuzi-Biega National Park: some evolutionary implications of nesting behavior. *Journal of Human Evolution* 40, 99-109.
- Yerkes,R.M. & Yerkes,A.W.** 1929. *The Great Apes*. New Haven, Conn: Yale University Press.

ANEXOS

Fauna del Parque Nacional de KIBALE

MAMÍFEROS (nombres en español E., inglés I. y rutoro R.)

Orden Primates

Fam. Lorisidae

- *Galago thomasi* (E. galago enano I. dwarf bushbaby R. orunaku)
- *Galago demidoff* (E. galago enano I. dwarf bushbaby)
- *Galago matchiei* (E. galago de anteojos I. spectacled galago)
- *Perodicticus potto ibeanus* (E. poto I. potto)

Fam. Cercopithecoidea

- *Colobus badius tephroceles* (E. colobo rojo I. red colobus R. ebigassi)
- *Colobus guereza occidentalis* (E. colobo blanco y negro I. black and white colobus R. enyenyo)
- *Cercopithecus mitis stuhlmanni* (E. cercopiteco azul I. blue monkey)
- *Cercopithecus ascanius shmidti* (E. mono de cola roja I. red-tail monkey R. enkunga)
- *Cercopithecus lhoesti lhoesti* (E. mono de L'hoest I. L'hoesti's monkey)
- *Cercopithecus aethiops* (E. tota I. vervet)
- *Cercocebus albigena johnsonii* (E. mangabey de mejillas grises I. grey-cheeked mangabey R. enkende)
- *Papio anubis* (E. babuino I. anubis R. enkerebe)

Fam. Hominidae

- *Pan troglodytes schweinfurthii* (E. chimpancé común oriental I. eastern chimpanzee R. ekikuya)

Orden Proboscidea

Fam. Elephantidae

- *Loxodonta africana cyclotis* (E. elefante de bosque I. forest elephant R. enjojo)

Orden Artiodactyla

Fam. bovidae

- *Syncerus caffer nanus* (E. búfalo de bosque I. forest or red buffalo)
- *Tragelaphus scriptus* (E. antilope de bosque I. bushbuck R. engabi)
- *Tragelaphus spekei* (E. I. sitatunga)
- *Kobus ellipsiprymnus* (E. antilope de agua I. waterbuck)
- *Cephalophus harveyi* (E. duiker rojo I. red duiker R. ensuku)
- *Cephalophus monticola* (E. duiker azul I. blue duiker R. enende)

Fam. Hippopotamidae

- Hippopotamus amphibius (E. hipopótamo I. hippopotamus)
(Ocurrió históricamente, pero aparentemente ha sido extinguido, Ghiglieri, 1984)

Fam. Suidae

- Potamochoerus porcus (E. cerdo salvaje de bosque I. forest bush pig
R. empunu)
- Hylochoerus meinertzhageni (E. hilocero I. giant forest hog)
- Phacochoerus aethiopicus (E. facocero I. warthog)

Orden Carnivora

Fam. Felidae

- Panthera pardus (E. leopardo I. leopard)
(Pocas señales de su presencia, Ghiglieri, 1984)
- Panthera leo (E. león I. lion)
(Ocurrió históricamente, pero aparentemente ha sido extinguido, Ghiglieri, 1984)
- Felis serval (E. I. serval)
- Felis aurata (E. gato dorado I. golden cat)

Fam. Canidae

- Canis adustus (E. chacal I. side-striped jackal)

Fam. Hyaenidae

- Crouta crocuta (E. hiena I. spotted hyena)

Fam Viverridae

- Viverra civeta (E. civeta africana I. african civet R. ekitabujuguta)
- Nandinia binotata (E. civeta de las palmeras I. africa palm civet)
- Genetta sp. (E. gineta I. genet)
- Herpestes ichneumon (E. mangosta egipcia I. egyptian mongoose
R. jugujugu)
- Herpestes naso (E. mangosta de nariz larga I. long-snouted mongoose)
- Herpestes (Atilax) paludinosus (E. mangosta de Marsh I. Marsh
mongoose)
- Crossarchus obscurus (E. mangosta oscura I. dark mongoose)
- Mungo mungo (E. mangosta rayada I. banded mongoose)
- Bdeogale nigripes (E. mangosta patinegra I. black-legged mongoose)

Fam Mustelidae

- Ictonyx striatus (E. zorrilla I. zorilla)
- Aonyx congica (E. nutria sin uñas I. congo clawless otter)
- Mellivora capensis (E. tejón melero I. honey badger)

Orden Rodentia

Fam. Sciuridae

- Protoxerus stangeri (E. ardilla gigante de bosque I. giant forest squirrel)
- Heliosciurus rufobrachium (E. ardilla patiroja I. red-legged sun squirrel)

- *Funiusciurus anerythrus* (E. ardilla arborea de Thomas I. thomas's tree squirrel)
- *Funiusciurus pyrrhopus* (E. ardilla arborea de Cuvier I. Cuvier's tree squirrel)
- *Funiusciurus carruthesi* (E. ardilla arborea de Carruther I. Carruther's tree squirrel)
- *Paraxerus boehmi* (E. ardilla de Boehm I. Boehm's bush squirrel)
- *Paraxerus alexandri* (E. ardilla de Alexander I. Alexander's bush squirrel)
- *Anomalurus derbaius* (E. ardilla voladora de Fraser I. Fraser's flying squirrel)

Fam. Cricetidae

- *Cricetomys emini* (E. rata gigante I. giant rat)

Fam. Thryomyidae

- *Thryonomys sp.* (E. rata de la caña I. cane rat)

Fam. Hystricidae

- *Hystrix sp.* (E. puercoespín I. porcupine R. enyamunungu)
- *Atherurus africanus* (E. puercoespín de cola de cepillo I. african brush-tailed porcupine)

Orden Chiroptera

Fam. Pteropodidae

- *Epomops franqueti* (E. murciélago cantor I. singing fruit bat)
- *Hypsignathus monstrosus* (E. murciélago de cabeza de martillo I. hammer-head fruit bat)

AVES identificadas durante nuestro periodo de estudio (nombres en español E. e inglés I.)

Fam. Accipitidae

- *Polemaetus bellicosus* (E. águila marcial I. martial eagle)
- *Stephanoaetus coronatus* (E. águila coronada I. crowned eagle)
- *Lophaetus occipitalis* (E. águila crestada I. long-crested eagle)
- *Haliaeetus vocifer* (E. águila pescadora I. fish eagle)
- *Milvus migrans* (E. milano negro I. black kite)

Fam. Phasianidae

- *Francolinus squamatus* (E. francolín I. scaly francolin)

Fam. Numididae

- *Guttera edouard* (E. gallina de guinea crestada I. crested guineafowl)
- *Numida meleagris* (E. gallina guinea de casco I. helmeted guineafowl)

Fam. Rallidae

- *Sarothura pulchra* (I. white-spotted pygmy crane)

Fam. Columbidae

- *Treron australis* (E. paloma verde I. green pigeon)

Fam. Psittacidae

- *Psittacus erithacus* (E. loro gris I. grey parrot)

Fam. Musophagidae

- *Corythaeola cristata* (E. gran turaco azul I. great blue turaco)
- *Musophaga rossae* (E. turaco de Ross I. ross's turaco)
- *Tauraco schultzi* (E. turaco de pico negro I. black-billed turaco)

Fam. Strigidae

- *Ciccaba woodfordii* (E. buho I. african wood owl)

Fam. Coliidae

- *Colius striatus* (I. speckled moosebird)

Fam. Alcedinidae

- *Ceryle maxima* (E. martín pescador gigante I. giant kingfisher)
- *Halycon malimbica* (E. martín pescador pechiazul I. blue-breasted kingfisher)
- *Ispidina picta* (E. martín pescador enano I. pygmy kingfisher)

Fam. Bucerotidae

- *Bycanistes subcylindricus* (E. calao blanco y negro de casco I. black and white casqued hornbill)
- *Tockus alboterminatus* (E. calao coronado I. crowned hornbill)
- *Tockus camurus* (E. calao enano de piquirojo I. redbilled dwarf hornbill)

Fam. Picidae

- *Campethera tullbergi* (E. pájaro carpintero de bandas I. fine banded woodpecker)
- *Mesopicos xantholophus* (E. pájaro carpintero de cresta amarillas I. yellow-crested woodpecker)

Fam. Dicruridae

- *Dicrurus adsimilis* (I. drongo)

Fam. Nectariniidae

- *Anthreptes rectirostris* (E. colobrí verde I. green sunbird)

Fam. Muscicapidae

- *Terpsiphone viridis* (E. abejaruco I. paradise flycatcher)

Fam. Capitonidae

- *Buccanodon duchaillu* (I. yellow-spotted barbet)

Fam. Turdidae

- *Turdus pelios* (I. african thrush)

Fam. Sturnidae

- *Lamprotornis splendidus* (E. estornino I. splendid glossy starling)

Fam. Ploceidae

- *Ploceus cucullatus* (E. tejedor I. village weaver)

Fam. Motacillidae

- *Motacilla aguimp* (E. lavandera I. african pied wagtail)

Fam. Oriolidae

- *Oriolus larvatus* (E. oropendola cabeciblanca I. black-headed oriole)

ANEXO 2.

LISTA DE LA VEGETACIÓN DEL ÁREA DE KANYAWARA

(Bosque en lengua Rutoro = ekibira; nombres de las plantas entre paréntesis escritos en la lengua local Rutoro)

<u>Acacia sp.</u> (omunyinya)	Fam. Leguminosae
<u>Acalynpha neptunica</u>	Fam. Euphorbiaceae
<u>Acalynpha ornata</u>	Fam. Euphorbiaceae
<u>Acanthus pubescens</u> (amatojo)	Fam. Acanthaceae
<u>Achyrianthus aspera</u>	Fam. Compositae
<u>Aeglopsis eggingii</u>	Fam. Rutaceae
<u>Aframomum angustifolia</u>	Fam. Zingiberaceae
<u>Aframomum mala</u>	Fam. Zingiberaceae
<u>Aframomum mildbraedii</u>	Fam. Zingiberaceae
<u>Aframomum usambarense</u>	Fam. Zingiberaceae
<u>Aframomum verrucosum</u>	Fam. Zingiberaceae
<u>Aframomum zambesiicum</u>	Fam. Zingiberaceae
<u>Aframomum sp.</u> (omatehe)	Fam. Zingiberaceae
<u>Albizia grandibracteata</u> (omurongo)	Fam. Leguminosae
<u>Albizia gumifera</u>	Fam. Leguminosae
<u>Albizia sp.</u>	Fam. Leguminosae
<u>Allophylus macrobotrys</u>	Fam. Sapindaceae
<u>Aningeria altissima</u> (omutooke)	Fam. Rosaceae
<u>Anthocleista schweinfurthii</u>	Fam. Loganiaceae
<u>Antiaris toxicaria</u> (omuhehere)	Fam. Moraceae
<u>Aphania senegalensis</u> (ekobwa)	Fam. Sapindaceae
<u>Aspilia africana</u>	Fam. Compositae
<u>Balanites wilsoniana</u> (orukoyo)	Fam. Balanitaceae
<u>Bersama abyssinica</u> (njajungu)	Fam. Melinanthaceae
<u>Blighia unijugata</u> (omwataibaale)	Fam. Sapindaceae
<u>Bosqueia phoberos</u> (nasabi)	Fam. Moraceae
<u>Bridelia micrantha</u> (omubaragaza)	Fam. Euphorbiaceae
<u>Brillantasia madagascariensis</u>	Fam. Acanthaceae
<u>Carapa grandiflora</u>	Fam. Meliaceae
<u>Cardiospermum grandiflorum</u>	Fam. Sapindaceae
<u>Casearia battiscombei</u>	Fam. Samydaceae
<u>Cassipourea rwensorensis</u> (kobwo)	Fam. Rhizophoraceae
<u>Celtis africana</u> (omujunju)	Fam. Ulmaceae
<u>Celtis durandii</u> (kitimazi)	Fam. Ulmaceae
<u>Chaetacme aristata</u>	Fam. Ulmaceae
<u>Chlorophora excelsa</u> (muvule)	Fam. Moraceae
<u>Chrysophilum albidum</u> (omuhumbulya)	Fam. Sapotaceae
<u>Citropsis articulata</u>	Fam. Rutaceae
<u>Citrullus colocynthis</u>	Fam. Cucurbitaceae

<u>Clausena anisata</u>	Fam. Rutaceae
<u>Clerodendron buchholzii</u>	Fam. Verbenaceae
<u>Coffea canephora</u>	Fam. Rubiaceae
<u>Cordia abyssinica (C. africana)</u> (omutumba)	Fam. Boraginaceae
<u>Cordia millenii</u> (omutumba)	Fam. Boraginaceae
<u>Croton sp.</u> (omuhote)	Fam. Euphorbiaceae
<u>Cupressus lusitanica</u>	Fam. Cupressaceae
<u>Cyathea maniana</u>	Fam. Cyatheaceae
<u>Cynometra alexandra</u>	Fam. Caesalpiniaceae
<u>Cyperus papyrus</u>	Fam. Cyperaceae
<u>Cyphomandra bataceae</u> (ebidodoyma)	Fam. Solanaceae
<u>Dasylepis eggelingii</u>	Fam. Flacourtiaceae
<u>Dasylepis racemosa</u>	Fam. Flacourtiaceae
<u>Digitaria cilindrica</u>	Fam. Gramineae
<u>Dombeya mukole</u> (omukole)	Fam. Sterculiaceae
<u>Dovyalis microcalyx</u>	Fam. Flacourtiaceae
<u>Dracaena afromontana</u>	Fam. Agavaceae
<u>Dracaena fragans</u> (omugorogoro)	Fam. Agavaceae
<u>Dracaena steudneri</u>	Fam. Agavaceae
<u>Drypetes battiscombei</u>	Fam. Euphorbiaceae
<u>Diospyrus abyssinica</u> (omuoko)	Fam. Ebenaceae
<u>Ehretia cymosa</u>	Fam. Boraginaceae
<u>Ensete ventricosum</u>	Fam. Musaceae
<u>Erythrina abyssinica</u> (omuko gwomubwere)	Fam. Leguminosaceae
<u>Euadenia eminens</u>	Fam. Capparidaceae
<u>Eucalipea sp.</u>	
<u>Eucalptos sp.</u> (kalitusi)	
<u>Fagara leprienrii (F. angolensis)</u> (omulatemba)	Fam. Rutaceae
<u>Fagaropsis angolensis</u> (omumara)	Fam. Rutaceae
<u>Ficus asperifolia</u>	Fam. Moraceae
<u>Ficus brachylepis</u> (orutoma)	Fam. Moraceae
<u>Ficus brachypoda</u> (omusiwa)	Fam. Moraceae
<u>Ficus capensis</u> (omukunya)	Fam. Moraceae
<u>Ficus congensis</u>	Fam. Moraceae
<u>Ficus cyathistipula</u> (omunibwanyonyi)	Fam. Moraceae
<u>Ficus dawei</u>	Fam. Moraceae
<u>Ficus exasperata</u> (omusomoro)	Fam. Moraceae
<u>Ficus mucoso</u> (omukunyu)	Fam. Moraceae
<u>Ficus natalensis</u> (omutoma)	Fam. Moraceae
<u>Ficus ottoniifolia</u>	Fam. Moraceae
<u>Ficus stipulifera</u>	Fam. Moraceae
<u>Ficus thoningii</u>	Fam. Moraceae
<u>Ficus urceolaris</u>	Fam. Moraceae
<u>Ficus vallis-choudae</u>	Fam. Moraceae
<u>Funtumia africana (F. latifolia)</u> (omuguamata)	Fam. Apocynaceae
<u>Funtumia elastica</u> (omusanda)	Fam. Apocynaceae

<u>Hibiscus sp.</u>	Fam. Malvaceae
<u>Hippocratea flambea</u>	
<u>Hippocratea indica</u>	
<u>Ilex mitis</u>	Fam. Aquifoliaceae
<u>Illiaray phytophyla</u>	
<u>Illigera pentaphyla</u>	Fam. Hernandiaceae
<u>Imperata cylindrica</u>	Fam. Gramineae
<u>Ipomoea spathulata</u>	Fam. Convolvulaceae
<u>Jasminum sp.</u>	Fam. Oleaceae
<u>Juniperus procera</u>	Fam. Cupressaceae
<u>Kigelia africana</u> (enyajungu)	Fam. Bignoniaceae
<u>Lepistemon owariense</u>	Fam. Convolvulaceae
<u>Leptonychia mildbraedii</u>	Fam. Sterculiaceae
<u>Lindackeria bukobensis</u>	Fam. Flacourtiaceae
<u>Linociera johnsonii</u>	Fam. Oleaceae
<u>Lovoa swynnertonii</u> (omukusu)	Fam. Meliaceae
<u>Lymirose sp.</u> (edimo)	
<u>Macaranga schweinfurthii</u> (muhoti)	Fam. Euphorbiaceae
<u>Maesopsis eminii</u> (musizi)	Fam. Rhamnaceae
<u>Marantochloa leucantha</u>	Fam. Maranthaceae
<u>Markhamia platycalyx</u> (omusambya)	Fam. Bignoniaceae
<u>Millettia dura</u> (omuhakwa)	Fam. Leguminosaceae
<u>Mimulopsis arboreus</u>	Fam. Acanthaceae
<u>Mimulopsis solmsii</u>	Fam. Acanthaceae
<u>Mimusops bagswawei</u> (omuma)	Fam. Sapotaceae
<u>Mitragyna rubrostipulata</u>	Fam. Rubiaceae
<u>Momordica foetida</u>	Fam. Cucurbitaceae
<u>Monodora myristica</u> (omugema)	Fam. Anonaceae
<u>Musa banana</u> (ensete)	Fam. Musaceae
<u>Musa sp.</u>	Fam. Musaceae
<u>Myrianthus arboreus</u> (omwibende)	Fam. Moraceae
<u>Neoboutonia melleri</u> (omukoko)	Fam. Euphorbiaceae
<u>Newtonia buchananii</u> (omucence)	Fam. Leguminosaceae
<u>Olea welwitchii</u> (omusoko)	Fam. Oleaceae
<u>Olyra latifolia</u>	Fam. Maranthaceae
<u>Oncoba routledgei</u>	Fam. Flacourtiaceae
<u>Oncoba spinosa</u>	Fam. Flacourtiaceae
<u>Oxyanthus latifolia</u>	
<u>Palisota mannii</u>	Fam. Commelinaceae

<u>Pancovia turbinata</u>	Fam. Sapindaceae
<u>Pandanus ugandensis</u>	Fam. Pandanaceae
<u>Parinari excelsa</u> (ibura)	Fam. Rosaceae
<u>Passiflora subpeltata</u>	Fam. Passifloraceae
<u>Paulinia pennata</u>	
<u>Pennisetum purpureum</u>	Fam. Gramineae
<u>Phaulopsis angolana</u>	Fam. Acanthaceae
<u>Phoenix reclinata</u> (omukindo)	Fam. Palmae
<u>Phyllanthus discoideus</u>	Fam. Euphorbiaceae
<u>Phytolacca dodecandra</u>	Fam. Phytolaccaceae
<u>Pinus caribea</u>	Fam. Pinnaceae
<u>Piper capense</u>	Fam. Piperaceae
<u>Piper umbellatum</u>	Fam. Piperaceae
<u>Piper sp.</u>	Fam. Piperaceae
<u>Piptadeniastrum africanum</u>	Fam. Leguminosaceae
<u>Pittosporum mannii</u>	Fam. Pittosporaceae
<u>Pleiocarpa pycnantha</u>	Fam. Apocynaceae
<u>Podocarpus gracilior</u>	Fam. Podocarpaceae
<u>Podocarpus milanjanus</u>	Fam. Podocarpaceae
<u>Pollia condensata</u>	Fam. Commelinaceae
<u>Pollia sp.</u>	Fam. Commelinaceae
<u>Polyscias fulva</u> (omujugantara)	Fam. Araliaceae
<u>Premna angolensis</u> (omuhorro)	Fam. Verbenaceae
<u>Prunus africana</u> (engote)	Fam. Rosaceae
<u>Pseudospondias microcarpa</u> (bangamba nimpyata)	Fam. Anacardiaceae
<u>Psychotria capensis</u>	Fam. Rubiaceae
<u>Psychotria megistosticta</u>	Fam. Rubiaceae
<u>Pteris freisii</u>	Fam. Pteridiaceae
<u>Pterygota mildbraedii</u>	Fam. Sterculiaceae
<u>Pygeum africanum</u>	
<u>Randia malleifera</u> (<u>Rothmannia whitfieldii</u>)	Fam. Rubiaceae
<u>Raphia farinifera</u>	Fam. Palmaceae
<u>Rauvolfia vomitoria</u>	Fam. Apocinaceae
<u>Rothmannia urceolaris</u>	Fam. Rubiaceae
<u>Rubia cordifolia</u>	Fam. Rubiaceae
<u>Sapiem ellepticum</u> (omusasa)	Fam. Euphorbiaceae
<u>Scleria iostephana</u>	Fam. Cyperaceae
<u>Spathodea campanuda</u> (omunyara)	Fam. Bignoniaceae
<u>Spathodea nilotica</u> (omunyara)	Fam. Bignoniaceae
<u>Strombosia scheffleri</u> (omukoora)	Fam. Olacaceae
<u>Strychnos mitis</u> (omugangara)	Fam. Loganiaceae
<u>Symphonia globulifera</u> (omwikarangeye)	Fam. Guttiferae
<u>Sympogane</u>	Fam. Gramineae
<u>Tabernaemontana holstii</u> (omwongogwenkende)	Fam. Apocynaceae
<u>Tabernaemontana odoratissima</u>	Fam. Apocynaceae
<u>Talinium sp.</u>	Fam. Portulacaceae

<u>Tarenna graveolens</u>	Fam. Rubiaceae
<u>Teclea nobilis</u> (omuzo)	Fam. Rutaceae
<u>Thomingia sp.</u>	Fam. Balanophoraceae
<u>Treculia africana</u> (enkoba)	Fam. Moraceae
<u>Trema orientales</u> (omukarajo)	Fam. Ulmaceae
<u>Trichilia dregeana</u>	Fam. Meliaceae
<u>Trichilia splendida</u>	Fam. Meliaceae
<u>Triumphetta macrophylla</u>	Fam. Tiliaceae
<u>Triumphetta tomentosa</u>	Fam. Tiliaceae
<u>Turraeanthus africanus</u>	Fam. Meliaceae
<u>Urera cameroonensis</u>	Fam. Urticaceae
<u>Urera hypsiloides</u>	Fam. Urticaceae
<u>Uvaria welwitschii</u>	Fam. Annonaceae
<u>Uvariopsis congensis</u> (omuranga)	Fam. Annonaceae
<u>Vangueria apiculata</u>	Fam. Rubiaceae
<u>Vernonia auricurifera</u>	Fam. Compositae
<u>Vernonia tufnel</u>	Fam. Compositae
<u>Vernonia sp.</u>	Fam. Compositae
<u>Vitex doniana</u>	Fam. Verbenaceae
<u>Warburgia ugandensis</u>	Fam. Canellaceae
<u>Xymalos monospora</u>	Fam. Monimiaceae

ANEXO 3.

Localización de las principales especies vegetales (árboles con frutos maduros) consumidos por los chimpancés, durante nuestro periodo de estudio y su fecha de consumo.

Las localizaciones se refieren al mapa del sistema de pistas del área de Kanyawara (Figura 5). Entre paréntesis se halla el compartimento forestal en el que se ubica.

- (K.30 Blue), al sur de Karambi Road hasta la línea -1
- (K.30 Red), desde la línea -1 hasta Grassland trail
- (Nyakagera East), alrededor de Nyakagera stream
- (CC Area), al sureste de la línea 4

Las cuatro notaciones anteriores pertenecen, todas, al compartimento K.30.

- (K.14), (K.15), (K.13), al norte de Karambi Road
- (K.31), al suroeste del sistema de pistas, cerca del límite del bosque
- (K.13), al norte de Rweinbata swamp

Escribimos KR para Karambi Rd., BTZ para Butanzi Rd., NKE para Nyakagera East, CR para Census Rd., y CT para Cypress trail. Cuando el árbol está cerca de una intersección de pistas, la locación se escribe usando los números o letras de las dos pistas, por ejemplo: A/8. Si el árbol está entre dos líneas y próximo a otra, se escribe como: A/8-9.

Mimusops bagswawei, su fructificación se produjo de noviembre de 1999 a enero del 2000 (99/00), y desde marzo a mayo del 2001 (2001).

- A/8 (K.30 Blue) # (99/00)
- M/10 (K.30 Blue - NKE) # (99/00) # (2001)
- H/12 (K.14) # (99/00) # (2001)
- Z/44 (K.30 Red) # (99/00)
- H/2-3 (K.30 Blue) # (99/00) # (2001)
- KR/10 (NKE) # (99/00)
- KR/S-19 (K.30 Blue – NKE) # (99/00)
- KR/12 (K.30 Blue) # (99/00) # (2001)
- KR/6-8 (K.14 – K.30 Blue) # (99/00) # (2001)
- A/5-31 (K.30 Red) # (99/00) # (2001)
- CT/10 (K.30 Blue – NKE) # (99/00) # (2001)
- F/2 (K.30 Blue) # (99/00)
- F-Z/27 (K.30 Red) # (99/00) # (2001)
- Z/18 (K.30 Red) # (99/00)
- F-E/3 (K.30 Blue) # (99/00) # (2001)

- G-Q/6 (K.14) # (99/00) # (2001)
- C/4 (CC Area) # (99/00)
- J-K/6-8 (K.30 blue) # (99/00) # (2001)
- FF-ZZ/29 (K.30 Red) # (99/00) # (2001)
- D/4 (K.30 Blue) # (99/00)
- 11/10 (NKE) # (99/00)
- 19/10 (NKE) # (99/00)
- KR/B-C (K.30 Blue) # (2001)
- M/6-8 (K.30 Blue - NKE) # (2001)
- N/6 (K.30 Blue - NKE) # (2001)
- PP/15 (K.30 Red) # (2001)
- F-Z/17 (K.30 Red) # (2001)
- A/23 (K.30 Red) # (2001)
- 1S/9E (K.15) # (2001)
- 2E/7S (K.15) # (2001)
- 17/10 (NKE) # (2001)
- 5/10 (NKE) # (2001)

Ficus exasperata

- B-A/8 (K.30 Blue) # (diciembre 1999) # (mayo 2001)
- E/10 (K.14) # (diciembre 1999)
- KR/D (K.14) # (diciembre 1999)
- A/13 (K.14) # (abril 2001)
- B/11 (K.14) # (mayo 2001)
- A/16 (K.14) # (mayo 2001)
- 6S/4E-3E (K.15) # (mayo 2001)
- M/41-12 (K.30 Red) # (junio 2001)
- Y/13 (K.14) # (junio 2001)
- J/1200 (K.14) # (junio 2001)
- Mikana Rd./700-800 (K.14) # (julio 2001)

Ficus brachylepis

- H/16 (K.14) # (diciembre 1999)
- 7S/6AE (K.15) # (fin marzo 2000)
- 7E/CR (K.15) # (principio abril 2000)
- A/7 (K.14) # (mayo 2001)
- D/6 (K.30 Blue) # (mayo 2001)
- 2E/5S (K.15) # (mayo 2001)
- D/4 (K.30 Blue) # (mayo 2001)
- A/17 (K.14) # (mayo 2001)
- M/27 (K.14) # (mayo 2001)
- CR/2E (K.15) # (mayo 2001)

- C/18 (K.14) # (junio 2001)
- JG/8 (NKE) # (junio 2001)
- Northern Boundary/5S (K.15) # (julio 2001)

Ficus brachipoda

- C/5 (K.30 Blue) # (mayo 2001)
- Isule trail, out of map (Mikana, K.14) # (junio 2001)

Ficus dawei

- U/26 (K.14) # (mayo 2001)
- CR/Rweinbata swamp (K.13) # (mayo 2001)

Ficus thonongii

- 7E Ext./WST (K.15) # (marzo 2000)
- JR2/JR3, fuera del mapa (K.13) # (marzo 2001)
- U/26 (K.14) # (mayo 2001)

Pseudospondias microcarpa, con frutos en enero del 2000

- 10/15 (NKE)
- B/800 (CC Area)

Cordia abyssinica, hay árboles a todo lo largo de CR en (K.15) y (K.13)

- Northern Boundary/CR (K.15) # (marzo 2000)
- CR/3E-4E (K.15) # (marzo 2000)
- (K.13), out of map # (febrero 2001)
- CR/Northern Boundary (K.15) # (febrero 2001)
- E/8 (K.14) # (marzo 2001)

Ficus natalensis

- Bugembe trail, fuera del mapa (Mikana, K.14) # (fin febrero 2000)
- B/27 (K.14) # (marzo 2000) # (abril 2001)
- Q/23 (K.14) # (febrero 2001)
- (K.13), out of map # (febrero 2001)
- 52/R-1 (K.31) # (mayo 2001)
- L/20 (K.31) # (mayo 2001)

- T-U/26 (K.14) # (mayo 2001)
- F/20 (K.14) # (junio 2001)
- F/700 (Mikana, K.14) # (julio 2001)

Ficus capensis

- JR2/JR3, fuera del mapa (K.13) # (febrero 2001)
- B/27 (K.14) # (junio 2001)
- Bugembe/Isule (Mikana, K.14) # (junio 2001)

Parinari excelsa

- JR2/JR3, fuera del mapa (K.13) # (febrero 2001)
- C Extension (K.14) # (abril 2001)

Aningeria altísima

- CR/4E-5E (K.15) # (mayo 2001)
- M/8 (K.30 Blue-NKE) # (mayo 2001)
- M/10 (K.30 Blue-NKE) # (mayo 2001)

Uvariopsis congensis, los frutos maduraron en junio del 2001.

- CR/4E (K.15)
- M-BB/45-46 (K.30 Red)
- NN/16 (K.30 Red)
- JJ/46 (K.30 Red)
- L/41-42 (K.30 Red)
- 8/4 (NKE)
- KK/45 (K.30 Red)
- JJ/47 (K.30 Red)
- B/4 (CC Area)
- C/600 (CC Area)
- J-H-F/600-700-800 (Mikana, en K.14)
- N/16 (K.14)

Association between *Galago thomasi* and *Pan troglodytes schweinfurthii* in the Kibale National Park, Uganda

Marina Llorente^a Jordi Sabater Pi^a Alain Houle^b

^a Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica, Facultad de Psicología, Universidad de Barcelona, Spain; ^b Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, Canada

Key Words

Galago thomasi · *Pan troglodytes* · Bushbaby · Chimpanzee · Nest · Nesting behaviour · Ecological association · Kibale · Uganda

Introduction

During the course of a study on chimpanzee nesting behaviour in Kibale, Uganda, data were collected on a species of galago seen in the area. The galago was identified as *Galago thomasi*, based on Groves [2001] morphological description for the species in Uganda. This bushbaby is only poorly known [Wickings et al., 1998] and, because galagos were not part of our study, observations were done sporadically and information gathered was sparse. Nevertheless, we present a description of every observation, as well as the both unexpected and surprising report of these galagos nesting inside a chimpanzee (*Pan troglodytes*) night nest.

Although the data presented are limited, they contribute to our knowledge of this species and also raise ecological questions about what resources may be used by galagos and, thereby, may also have practical implications for researchers wishing to locate galagos for further study.

Methods

All galago observations occurred opportunistically while studying the nesting behaviour of the Kanyawara community of chimpanzees in Kibale National Park, Uganda [Struhsaker, 1997], between November 1999 and April 2000 and from February to July 2001.



Fig. 2. Photo of a galago nest found inside a chimpanzee nest (courtesy of Sarah Marshall-Pescini, Scottish Primate Research Group).

We first saw a *Galago thomasi* moving out of a three-day-old chimpanzee nest on March 10, 2000 at 13:30 hrs (#1 in fig. 1). The individual exited from the nest we were measuring at 16 m up in a *Dyospyros abyssinica* tree. Galago droppings were found inside this nest.

On April 4, 2000 (#3 in fig. 1), another galago was seen moving around chimpanzee nests while the apes were un-nesting. This nest site had been used by chimpanzees the night before. A large chimpanzee party had also used the area on March 11, 2000, mainly nesting in a big *Linociera johnsonii* tree (16m in height), so 8 to 10 twenty-three-day-old chimpanzee nests were also present in the immediate area.

While we were dismantling a two-week-old chimpanzee nest, on April 12, 2000, at 15:29 hrs, a Thomas' bushbaby exited the disturbed nest and climbed down the tree. We continued to open the chimpanzee nest, and to our great surprise, we found a galago nest inside it. It resembled a cabbage (fig. 2) and had no physical attachment to the chimpanzee nest. The galago nest (30 cm long \times 20 cm wide \times 12 cm deep) was freshly constructed out of 21 branches and leaves from the *Pari-nari excelsa* nesting tree (10 m high) and a *Markhamia platycalyx* tree, 3 m away. A second individual was moving around in the area. The two prosimians exchanged vocalizations during the entire nest-disturbance period. This nest site was located

beside a fruiting *Ficus brachylepis* (#2 in fig. 1) and had been used at least 6 times before by the chimpanzees.

This same day, at 17.20 hrs, and at the same site (#2 in fig.1), we saw another bushbaby leaving a five-day-old chimpanzee nest located 12 m up in a *Celtis africana* tree. The prosimian fled because a chimpanzee reused that nest to sleep that night. The galago went to a month-old adjacent chimpanzee nest, located 12 m up in a *Dyospyros abyssinica* tree. The next morning, as the chimpanzee left the nest at 6:50 hrs, five to eight galagos were observed jumping, running and vocalizing between the *Ficus brachylepis* and the two chimpanzee nests, going inside the older one.

On February 9, 2001, three to five Thomas' bush babies were seen jumping and moving around chimpanzee nests at 6:49 hrs, at heights of between 16 to 25 m. These nests (#4 in fig. 1) had been newly constructed by chimpanzees the night before. Two additional chimpanzee nests, over two months old, were also present in the area.

At 17:00 hrs, on May 12, 2001, beside a fruiting *Ficus natalensis* tree, three galagos were seen moving around at about 20 m above the ground (#5 in fig. 1). No evidence of chimpanzee nests was found nearby.

Finally, on June 16, 2001, at 19:25 hrs, while chimpanzees were observed looking for a place to nest, bushbabies were seen jumping between trees (#6 in fig. 1). We could not see how far away the galagos were from the chimpanzee nest site or if old nests were present. However, next morning, at chimpanzee un-nesting time, we heard the galagos making loud calls where they had been seen the preceding night, implying that they were returning to sleeping sites in the chimpanzee nesting area.

Discussion

Seven out of our nine observations were in secondary and disturbed forest (at 10 to 25 m above the ground), contrary to the report by Weisenseel et al. [1993] who found that prosimian densities in Kibale forest were lower in the logged compartments. Six of the sightings were of galagos associated with chimpanzee nest sites, suggesting that chimpanzee nests are valuable resources for galagos.

Factors such as body size, social organization, thermoregulation and predation risk may influence an individual's decision regarding where to spend periods of inactivity [Kappeler, 1998]. Resting and nesting inside chimpanzee nests might help galagos regulate body temperature during the day, as the galago nest might stay cooler with less light reaching it inside the chimp nests. The chimp nests might also provide better concealment from predators [Bearder, 1999] and/or the nests might provide a good source of insects, a major food item of small galagos [Kingdon, 1974], due to insects being attracted to chimpanzee excreta.

To test these hypotheses, systematic collection of data is needed, so, apart from describing the unexpected association between these nocturnal and diurnal primate species, we would like to alert primate ecologists to this association between galago and chimpanzee sleeping sites and encourage more research on such an intriguing topic.

Acknowledgements

Permission to conduct research was given by the Office of the President (Uganda), the Uganda Wildlife Authority, and the Makerere University Biological Field Station. Special thanks are given to Moses Musana and Kibale Chimpanzee Project field assistants for helping during data collection.

References

- Bearder SK (1999). Physical and social diversity among nocturnal primates: a new view based on long-term research. *Primates* 40: 267–282.
- Groves CP (2001). *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Kappeler PM (1998). Nests, tree holes, and the evolution of primate life histories. *American Journal of Primatology* 46: 7–33.
- Kingdon JS (1974). *East African Mammals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Struhsaker TT (1997). *Ecology of an African Rain Forest: logging in Kibale and the conflict between conservation and exploitation*. University of Florida Press, Gainesville, Florida.
- Weisenseel K, Chapman CA, Chapman LJ (1993). Nocturnal primates of Kibale forest: effects of selective logging on prosimian densities. *Primates* 34: 445–450.
- Wickings EJ, Ambrose L and Bearder SK (1998). Sympatric populations of *Galagoides demidoff* and *Galagoides thomasi* in the Haut-Ogooué region of Gabon. *Folia Primatologica* 69 (suppl 1): 389–393.