

# 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](http://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](http://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](http://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)



Barcelona, Diciembre de 2003

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



**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

# AGRADECIMIENTOS

Desearía en primer lugar expresar mi agradecimiento al director de esta tesis, Profesor Jordi Sabater Pí. Gracias a su siempre entusiasta apoyo y a su orientación ha sido posible el desarrollo de este trabajo de investigación. Y a la Dra. Montserrat Colell Mimó, sin cuya firma esta tesis no hubiera podido ser presentada y defendida.

Agradezco también al Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica (Facultad de Psicología, Universidad de Barcelona), su admisión. Y a los profesores y compañeros del doctorado, sus enseñanzas.

Expreso mi gratitud al *Departament d'Universitats, Recerca i Societat de la Informació* de la *Generalitat de Catalunya*, por el soporte económico durante las etapas de campo en África. Y a la División IV (Ciencias de la Salud) de la Universidad de Barcelona, por su ayuda económica durante la fase de análisis y redacción de este trabajo de tesis.

Al Dr. Ramón Ferrer y a Lidia Solé, del Departamento de Metodología de las Ciencias del Comportamiento (Facultad de Psicología, Universidad de Barcelona), por su asistencia estadística en las fases preliminares del análisis de los datos.

Doy las gracias a la Oficina de la Presidencia del Gobierno de Uganda y al Consejo Nacional para las Ciencias y la Tecnología, por los permisos concedidos para llevar a cabo el trabajo de campo en el bosque de Kibale.

A la Estación Biológica de Campo de la Universidad de Makerere, por el mantenimiento de rutinas e infraestructuras para el uso de los investigadores y por su labor en la conservación y desarrollo de la zona. Al Dr. John Kasenene,

por la ayuda institucional y al Dr. Gilbert Isabyrie-Basuta, por la orientación científica.

Al Dr. Richard Wrangham (Director del *Kibale Chimpanzee Project*), por su permiso para estudiar la comunidad de chimpancés de Kanyawara y por sus comentarios sobre el tema de nuestro estudio.

A los asistentes de campo y al personal del campamento en Kibale, por su siempre amable colaboración y cuidados, y por compartir su sabiduría.

Estoy en deuda con todas esas personas-amigas (colegas investigadores o no) que conocí en este "VIAJE" y que enriquecieron mis días y este estudio sobre el comportamiento nidificador.

Nunca agradeceré lo bastante a los chimpancés de Kanyawara, a todos y cada uno de los miembros del grupo, que me acogieron en su bosque y me mostraron su forma de vida.

Y por último, dedico esta tesis **a mi familia**, a la que adoro.

# ***Índice.***

<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Justificación de la elección de la comunidad de chimpancés         de Kanyawara .....</b>	<b>5</b>
<b>1.2. Objetivos.....</b>	<b>6</b>
<b>2. MATERIAL Y MÉTODO</b>	
<b>2.1. ÁREA DE ESTUDIO.....</b>	<b>7</b>
2.1.1. El Parque Nacional de Kibale.....	8
2.1.2. Descripción de la vegetación del área de Kanyawara.....	14
2.1.3. Breve reseña sobre la situación socio-política y sanitaria de la zona de estudio.....	24
<b>2.2. SUJETOS DE ESTUDIO. ....</b>	<b>30</b>
2.2.1. Los chimpancés de la comunidad de Kanyawara.....	31
<b>2.3. METODOLOGÍA DE LA TOMA DE DATOS.....</b>	<b>39</b>
2.3.1. Descripción del método empleado.....	39
2.3.2. Hojas de Registro.....	47
2.3.3. Variables, valores y códigos utilizados.....	51
<b>2.4. ANÁLISIS DE LOS DATOS.....</b>	<b>60</b>

### **3. RESULTADOS**

<b>3.1. Comunicación oral, Pekín-2002.....</b>	<b>62</b>
<b>3.2. Nidos nocturnos</b>	
3.2.1. Descripción.....	63
3.2.2. Tiempo empleado en la elaboración.....	66
3.2.3. Actividades asociadas.....	67
<b>3.3. Nidos diurnos</b>	
3.3.1. Descripción.....	75
3.3.2. Tiempo empleado en la elaboración.....	76
3.3.3. Actividades asociadas.....	76
<b>3.4. Descriptivos de los nidos de la comunidad de chimpancés     de Kanyawara.....</b>	<b>84</b>
<b>3.5. Relaciones entre variables, diferencias estadísticamente     significativas</b>	
3.5.1. Diferencias entre nidos nocturnos y diurnos.....	90
3.5.2. Diferencias en los nidos y comportamientos asociados, según el sexo del individuo constructor.....	96
3.5.3. Diferencias, según la edad del individuo constructor.....	103
3.5.4. Diferencias individuales.....	105
3.5.5. Diferencias estacionales.....	113
3.5.6. Diferencias según el hábitat.....	113
3.5.7. Diferencias según las fuentes de alimento presentes alrededor de los sitios de anidaje.....	114
3.5.8. Diferencias respecto a la altura de los nidos.....	115
3.5.9. Diferencias respecto al tiempo empleado en la construcción.....	116
3.5.10. Presencia del macho dominante.....	116

<b>3.6. Distribución nocturna</b>	
3.6.1. Macro-distribución espacial.....	119
3.6.2. Distancias entre nidos, reflejo de las relaciones sociales entre individuos.....	121
3.6.3. Patrón de distribución nocturna.....	127
3.6.4. Actividad nocturna.....	129
<b>3.7. Reutilización de nidos y sitios de anidaje.....</b>	<b>131</b>
<b>3.8. Tiempo de deterioro de los nidos nocturnos y diurnos.....</b>	<b>135</b>
<b>3.9. <i>Nest grunts</i> o vocalizaciones relacionadas con la nidificación... </b>	<b>139</b>
<b>3.10. Ontogenia del comportamiento nidificador.....</b>	<b>141</b>
<b>3.11. Nidos como lugares de juego, protección o refugio         y convalecencia. Significado simbólico.....</b>	<b>143</b>
<b>3.12. Chimpancés y plantas medicinales. Importancia de las especies         nidificadoras.....</b>	<b>147</b>
<b>3.13. Observaciones interesantes, provenientes del uso de         técnicas de escalada, para el estudio próximo         de nidos nocturnos.....</b>	<b>150</b>
3.13.1. Presencia de heces y orina dentro de los nidos.....	151
3.13.2. Cicatrices (evidencias) de nidos pasados.....	151
3.13.3. Visibilidad de otros desde los nidos.....	152
3.13.4. Galagos utilizando nidos abandonados de chimpancés.....	152
<b>3.14. Comparaciones.....</b>	<b>154</b>
<b>3.15. Aportación de nuestro estudio a los métodos de censo.....</b>	<b>159</b>

3.16. Escenario evolutivo.....	161
3.17. Conservación y comportamiento nidificador.....	165
<b>4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>167</b>
<b>5. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>175</b>

## **ANEXOS**

1. Lista de Fauna del Parque Nacional de Kibale.....	193
2. Lista de la vegetación del área de Kanyawara.....	197
3. Localización de los árboles fructificando y su fecha de consumo por los chimpancés de Kanyawara durante nuestro estudio.....	202
4. Publicación sobre la asociación de <i>Galago thomasi</i> y <i>Pan troglodytes schweinfurthii</i> en el P.N. Kibale.....	206
5. Índice de Tablas.....	211
6. Índice de Figuras.....	212
7. Índice de Fotos.....	214

# 1. INTRODUCCIÓN

# 1. INTRODUCCIÓN

La construcción de nidos es un comportamiento común a las cuatro especies de grandes simios (orangután, gorila, bonobo y chimpancé), pero ausente en todos los otros primates antropoides. Cada día, al atardecer, todos y cada uno de los individuos del grupo, salvo los infantes que aún dependen de su madre (3 a 6 años), construyen un nido nuevo o reutilizan uno antiguo (en cuyo caso un suplemento de nuevos materiales es añadido antes de su uso), donde pasan la noche y que abandonan con las primeras luces del alba. También durante el día, los grandes simios, confeccionan nidos o camas donde permanecen periodos más o menos prolongados de tiempo. Pero los nidos son más que sitios de descanso, muchos otros acontecimientos, tales como nacimientos, cópulas, alimentación, acicalamiento, juego, convalecencia y muerte tienen lugar dentro de ellos. Además, generalmente, este es un fenómeno social que aglutina y ordena a un grupo de individuos dentro de un área reducida.

Independientemente de si la construcción de nidos sería el prototipo de la cultura material como Yerkes & Yerkes (1929) proponen cuando hablan de “constructividad”, esta conducta es la más extendida forma de manipular objetos entre los grandes simios y un factor existencial en sus vidas, de importancia evolutiva. Es una práctica común en todas las especies de grandes simios, ocurre diariamente, es desarrollada por machos y hembras adultos en frecuencias similares y se caracteriza por específicas combinaciones de diferentes objetos. A lo largo de su vida, los grandes simios construyen entre 10.000 y 15.000 nidos, en los que pasan algo más de la mitad de sus vidas.

Las primeras observaciones naturalistas del comportamiento nidificador de los chimpancés datan de los siglos XVI y XVII en Sierra Leona (Sept & Brooks, 1994). André Alvares d'Almada, un comerciante luso-africano, en 1594, entre otras historias, cuenta que los chimpancés o *daris*, en la naturaleza,

rompen ramas y las ponen en las horquillas de los árboles y hacen una cama con hojas, sobre las que se echan. Manuel Alvares, un jesuita portugués, en 1615, aporta más valiosa información y dice que los *daris* preparan su sitio para dormir en el bosque, duermen en árboles, sobre hojas y ramas que les sirven de colchón.

Tiempo después el viajero, comerciante y naturalista Du Chaillu (1861), informa en tono fantástico, de una especie de cobertizos para dormir, elaborados por los chimpancés en Gabón.

En 1929, Yerkes & Yerkes estudiaron de forma sistemática varios grupos de chimpancés, gorilas y orangutanes y hablan por primera vez de conductas de construcción. Pero es Nissen (1931) el que escribe el primer informe científico sobre la forma y el contexto de elaboración de los nidos de chimpancés en Guinea Conakry.

Es a partir de la década de los 50 cuando da comienzo la moderna primatología de campo y muchos investigadores abordan en sus estudios etoecológicos el tema del comportamiento nidificador con mayor o menor profundidad. De estos tempranos trabajos destacaremos los de Davenport (1967), MacKinnon (1974) y Galdikas (1975) sobre orangutanes. Los de Donisthorpe (1958), Bolwig (1959), Schaller (1963), Jones & Sabater Pi (1971), Fossey (1974) y Casimir (1975) sobre gorilas. Los de Nishida (1972) y Badrian & Badrian (1977) sobre bonobos. Y finalmente los de Goodall (1962, 1968), Reynolds & Reynolds (1965), Jones & Sabater Pi (1971) sobre chimpancés.

A pesar de la heterogénea metodología empleada en los estudios sobre la conducta nidificadora se han llevado a cabo estudios comparativos entre los nidos de gorilas y chimpancés en biótotos 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).

Más recientes trabajos abordan la temática nidificadora específicamente. Y así Brownlow et al. (2001) investigan las fuentes de variación en el comportamiento nidificador de los chimpancés del bosque de Budongo, Uganda; Hernández (2001-2003, comunicación personal) desde la perspectiva arqueológica, estudia esta conducta en los chimpancés de la Reserva de Ugalla, Tanzania; Basabose & Yamagiwa (2002) tratan los factores que afectan a la elección de sitios de anidaje de los chimpancés y la influencia de los gorilas simpátricos en el Parque Nacional de Kahuzi-Biega, RDC; Mehlman & Doran (2002) profundizan en las influencias sobre la construcción de nidos en los gorilas de Mondika, en el límite entre RCA y la República del Congo; Humle (2002) describe el comportamiento nidificador de los chimpancés de Bossou y Nimba, Guinea y Costa de Marfil respectivamente; y finalmente este estudio dedicado a la nidificación de los chimpancés de Kanyawara, bosque de Kibale, Uganda.

Mientras la mayoría de los antropoides pasan los periodos de inactividad en ramas, colinas u otras estructuras naturales, algunos prosimios y los grandes simios construyen específicas estructuras (nidos) para descansar y dormir (Kappeler, 1998). Los nidos de algunas especies de prosimios (*Daubentonia madagascariensis*, *Galago alleni*, *Galago senegalensis*, *Galagoides demidoff*, *Microcebus murinus* o *Varecia variegata* (Ross, 2001)) parecen ser más permanentes y constituir puntos fijos dentro del contexto de su ordenación territorial. Mientras que los nidos de orangutanes, gorilas, bonobos y chimpancés se tratan de lugares de descanso, generalmente, limitados a una sola noche y sin aparente significado territorial (Hediger, 1977). A diferencia de Hediger, nuestra investigación apunta a que podrían los nidos y las localizaciones de los sitios de anidaje tener una cierta importancia espacial, si tenemos en cuenta la reutilización que se produjo de áreas de descanso nocturno y diurno, siguiendo los ciclos estacionales de maduración de frutos que alimentaron a los chimpancés estudiados.

Los nidos de los grandes simios, si bien se tratan de nidos en cuanto a su forma, son funcionalmente camas, plataformas o cojines de vegetación, cuya finalidad es la de proporcionar a sus usuarios confortabilidad durante el sueño o descanso (Sabater Pi, 1985). Cuando esta plataforma se ubica en un árbol, además de comodidad, dispensa una cierta seguridad, debido a la necesidad que estos animales tienen de soporte durante el sueño (ya que durante la fase REM (*Rapid Eyes Movement*) de este, el tono muscular es muy bajo o está totalmente abolido), a su deficiente visión nocturna y al riesgo de predación.

Aunque en todos los primates los periodos de descanso ocupan más de la mitad de sus vidas, lo que ocurre y cómo se desarrollan estos periodos de “inactividad” han sido objeto de muy poca investigación sistemática. Descansar y dormir, sin embargo, requieren una cuidadosa elección de lugares adecuados. El estudio de los hábitos de descanso en primates provee respuestas a cerca de cómo estos animales hacen frente a la termorregulación, a la presión predatoria, a las infecciones parasitarias, a la distribución de los recursos, a la defensa del territorio, así como a las relaciones sociales entre los individuos del grupo (Fruth & MacGrew, 1998). El contexto socio-ecológico en el que el sueño se da, ha de ser tenido muy en cuenta para explicar como los primates han evolucionado y se han adaptado a sus hábitats (Anderson, 2000).

Siguiendo a Fruth & Hohmann (1996), el nido probablemente ocurrió como un subproducto de los hábitos alimenticios de los simios de finales del periodo Mioceno y permitió el monopolio de ciertos alimentos frente a otros frugívoros. Debido al incremento del tamaño corporal, el nido les permitiría 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 precederas formas de construcción vegetal, no es sencillo. Y aquí es donde, de nuevo, los grandes simios modernos nos ayudan a entender.

### **1.1. Justificación de la elección de la comunidad de chimpancés de Kanyawara**

Elegimos para realizar el trabajo de campo la comunidad de chimpancés de Kanyawara, primero por el alto grado de habituación a los observadores que presentaba, lo que nos proporcionaría la oportunidad de poder seguirles a sus sitios de anidaje sin provocar grandes alteraciones de su rutina. También el haber sido estudiada sin interrupción desde 1987, nos proveía con mucha información sobre sus otros comportamientos, que no el nidificador. Y finalmente por las buenas condiciones logísticas con las que cuenta el sitio de investigación y la relativa estabilidad socio-política de la zona.

El estudio de la construcción de nidos y sus actividades relacionadas en el campo no es fácil, pues demanda la permanencia en el bosque más allá del atardecer y antes del amanecer, requiere unos chimpancés habituados al seguimiento diario continuo y unos asistentes de campo preparados para ello, entre otras cosas menores. Con todas estas facilidades contábamos en el sitio de investigación de Kanyawara.

También, por la dificultad de conseguir fondos para una investigación a largo plazo en España, el sitio de Kanyawara nos permitía una rentabilización mayor de las estancias de campo limitadas en el tiempo.

Parafraseando a G.B. Schaller, me hubiera gustado escribir una tesis en la que poder tratar a los chimpancés de Kanyawara como conocidos o parientes cuyas actividades discutía con los compañeros investigadores al término de cada día. Sin embargo, este trabajo es un compendio de datos que trata a los chimpancés como sujetos de estudio.

## **1.2. Objetivos**

- Describir, desde un punto de vista eto-ecológico, sistemática y ampliamente, los hábitos nidificadores, y la estructura y naturaleza de los nidos nocturnos y diurnos de los chimpancés de Kanyawara.
- Descubrir diferencias sexuales, de edad, individuales, estacionales, de hábitat, etc. entre las variables implicadas en el estudio de la conducta nidificadora.
- Determinar la macro-distribución espacial de las áreas de descanso y la micro-ordenación de los nidos en los sitios de anidaje.
- Estudiar la vida media de los nidos, su porcentaje de reutilización y la ontogenia de la fabricación de camas.
- Comparar algunos de nuestros resultados con datos provenientes de trabajos realizados en otras poblaciones de chimpancés salvajes, principalmente.

Es esta investigación, la primera que agrupa una amplia información, sistemática y muy detallada sobre el comportamiento nidificador de una comunidad, habituada, de chimpancés y pretende servir de modelo a futuros estudios que aborden esta temática en otros grupos salvajes de grandes simios, con el fin de establecer semejanzas y diferencias ecológicas, sociales y/o culturales entre ellos, gracias a un método homogéneo de trabajo.

## **2. MATERIAL Y MÉTODO**

## 2.1. ÁREA DE ESTUDIO



Figura 2. Localización de los principales Parques Nacionales de Uganda.

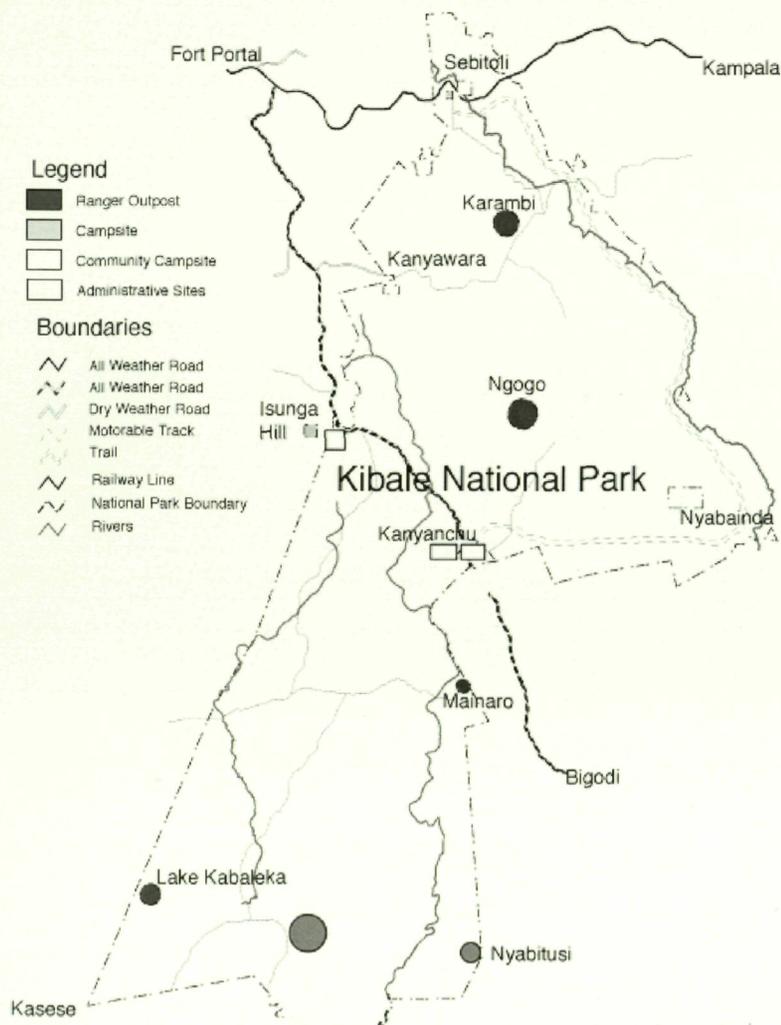


Figura 3. Límites y vías de acceso y comunicación del Parque Nacional de Kibale.

### 2.1.1. El Parque Nacional de Kibale.

Localizado geográficamente entre 0°13'- 0°41' de latitud Norte y 30°19'- 30°32' de longitud Este, está situado en el distrito de Kabarole en el sudoeste de Uganda. El bosque de Kibale ha estado protegido desde 1932, originalmente creado como una Reserva Forestal, fue recalificado como Parque Nacional en 1993. En la actualidad cubre una superficie de 766km<sup>2</sup> e incluye un área en el sur que sirve de corredor de fauna, uniendo Kibale con el Parque Nacional de *Queen Elizabeth* (Olupot, 1998).

Situado en el sudoeste de la Meseta ugandesa del Gran Valle del Rift y aproximadamente a 24km al oeste de los Montes Rwenzori. El Bosque de Kibale se define como bosque húmedo, siempre verde, de mediana altitud. Es este bosque un mosaico de tipos de vegetación difícil de definir en términos simples. Sólo el 60% del bosque está dominado por árboles (209 especies diferentes), mientras que el 40% restante está compuesto por varios tipos de praderas de hierba, zonas de vegetación arbustiva espesa y bosque colonizador (Struhsaker, 1975).

Sus 766km<sup>2</sup> se extienden a lo largo de unos 52km, de norte-sur, con ondulante topografía cuyos desniveles raramente exceden de 150 a 180m en la vertical. De norte a sur la altitud y las precipitaciones descienden (1590-1110m; 1600-1100mm al año), mientras que las temperaturas aumentan (de 23'3 a 24'2°C, máxima media diaria anual) (Naughton-Treves, 1998).

El clima templado y lluvioso, permite la existencia de cursos de agua y zonas pantanosas en la mayoría de los valles, cuyo drenaje va a dos ríos mayores, el Dura y al Mpanga, que desembocan en el Lago George (Ghiglieri, 1984).

Las relativamente altas altitudes influyen en las moderadas temperaturas de esta región tropical. Basado en datos recogidos en la vecina ciudad de Fort Portal, durante 52 años, las medias de las mínimas y máximas temperaturas son 12.7°C y 25.5°C. La media anual de las precipitaciones es 1475mm y las lluvias tienden a ser dispersas a lo largo del año, lloviendo una media de 166 días (Kingston, 1967). Sin embargo hay distintas estaciones, seca y húmeda,

distribuidas bimodalmente. De mayo a agosto y de diciembre a febrero, tienden a ser los meses más secos, el primer periodo es la principal y más severa estación seca. La estación de lluvias importantes, va de septiembre a noviembre, y la otra estación húmeda va de marzo a abril. A pesar de esta distribución bimodal, se dan variaciones en el comienzo, magnitud y duración de las estaciones de año en año, siendo los últimos más secos de lo normal.

La geología del Parque consiste en rocas sedimentarias fuertemente plegadas y metamorfoseadas, formadas en el precámbrico. Sobre estas se asienta el sistema de Toro, que forma prominentes crestas de cuarcita y a veces intrusiones de esquistos y filitas en anfibolitas, gneises y granitos. Algunas colinas tienen expuestas capas de duras lateritas. El 90% del suelo es ferralítico, del cual 70% son limos arenosos de arcilla, en el norte y 30% son limos de arcillas, en el sur. Estos suelos están muy expuestos a los agentes atmosféricos, presentan horizontes poco diferenciados y son de poco a moderadamente fértiles. El 10% restante son suelos eutróficos fértiles asentados sobre una base de ceniza volcánica, en el borde occidental del parque.

Según el mapa de vegetación de África, el bosque de Kibale se incluye dentro de la unidad "Mosaico Lago Victoria", perteneciente a la parte occidental del Valle del Rift. Dentro de esta se incluyen unos cuantos parches de bosque montano y de mediana altitud, de pequeña o mediana superficie y sin continuidad entre ellos (White, 1983). Y se define como un mosaico de bosque primario, bosque secundario o degradado, praderas de hierba, zonas pantanosas y húmedas, y en la zona norte, algunas plantaciones de coníferas. Kibale está relativamente poco degradado en el norte y con abundantes asentamientos humanos en el sur.

Según el mapa de vegetación de Uganda (1964), el sector norte del bosque ha sido clasificado como bosque húmedo de mediana altitud siempre verde o bosque de *Parinari*, debido a la abundancia de este árbol emergente. *Carapa sp.*, *Strombosia scheffleri*, *Aningeria altissima*, *Newtonia buchananii* y *Olea welwitschii* son también comunes y sobresalientes grandes árboles en esta parte del parque. Más al sur, estas especies son menos comunes y

*Pterigota mildbraedii*, *Piptadeniastrum africanum* y *Chrysophyllum albidum* llegan a ser obvios elementos en el bosque (Kingston, 1967). La clasificación para esta zona es la de bosque de *Celtis-Cynometra* o bosque húmedo de mediana altitud semideciduo. En el límite sur del parque, hay amplias zonas de bosque casi monotípico, donde el emergente dominante es *Cynometra alexandri*, caracterizada por la dureza de su madera.

Entre la fauna, las 13 especies de primates (chimpancé, babuino, tota, mangabey de mejillas grises, cercopiteco de L'hoest, mono de cola roja, cercopiteco azul, colobo rojo, colobo blanco y negro, y 4 especies de primates nocturnos), hacen de Kibale un lugar de inigualable diversidad. Otros mamíferos conviven en el mismo hábitat, como elefantes, búfalos, duikers rojo y azul, cerdos salvajes, civetas, puercoespines, etc. Así como más de 325 especies de aves (águilas, turacos, calaos, etc.) y un incontable número de reptiles, anfibios, insectos y otros invertebrados. (Ver Lista de Fauna, *Anexo 1*).

La región que rodea el parque nacional de Kibale esta densamente poblada. Mayoritariamente por gentes pertenecientes a los grupos étnicos indígenas Batoro y Bakiga. La gran densidad de población en la zona es la resultante de una alta tasa de natalidad y de la inmigración procedente de los populosos distritos de Kabale y Rukungiri en el suroeste.

La economía de la zona se ha basado en la agricultura, conviviendo grandes explotaciones (plantaciones de té, principalmente), con pequeñas extensiones agrícolas (cultivos de subsistencia). Las extracciones madereras de los bosques, iniciadas a gran escala en los años 1960s, han sido y siguen siendo fuentes importantes de ingresos para el país. Últimamente son las zonas protegidas y el turismo las principales actividades generadoras de empleo entre la población local.

Los Batoro ni cazan ni comen primates. Y aunque la caza está prohibida en el Parque Nacional, existen cazadores furtivos que ponen trampas y lazos para ungulados, en los que a veces son heridos y mutilados algunos chimpancés.

Dentro del Parque Nacional de Kibale, hay tres zonas donde se están llevando a cabo estudios, en comunidades de chimpancés salvajes:

### **KANYAWARA**

(0°34' N, 30°22' E). Situada en el borde noroccidental del Parque. Punto de investigación que depende de la Estación Biológica de Campo de la Universidad de Makerere (MUBFS), la cual mantiene en esta zona una buena infraestructura que permite una rentable investigación. Existen cabañas para alquilar, con agua y luz; posibilidad de contratar personal (guías, ayudantes, cocineros, etc.); fácil acceso a la ciudad vecina de Fort Portal. Y un sistema de pistas de aproximadamente 150km (Figura 5), que facilitan el desplazamiento y el seguimiento de los primates. Son 12km<sup>2</sup> de bosque que desde los 1970s ha estado protegido de la explotación humana, aunque ha experimentado distintos grados de tala selectiva. El bosque primario, relativamente no perturbado, ocupa una cuarta parte de esta zona. (Ver Fotos 1, 2 y 3).

### **NGOGO**

(0°29' a 0°31' N y 30°24' a 30°26' E). Situado a 10km al oeste de Kanyawara, en el corazón del bosque (Arcadi, 1996). También dependiente de MUBFS. Está dentro de una zona de acceso restringido y de uso investigador (zona de reserva). La infraestructura es menor, pudiéndose alquilar pequeños alojamientos, con las comodidades básicas no siempre garantizadas. El acceso es a pie desde Kanyawara (aprox. 4 horas) o media hora en todo terreno por una pista que se inunda en época de lluvias. Existe un sistema de pistas de alrededor de 50km. El bosque aquí es primario con escasas perturbaciones florísticas y con mayores desniveles topográficos que el área anterior.

### **KANYANCHU**

Centro de Visitantes del Parque Nacional, a 35km al sudoeste de Fort Portal y a 6km al norte de la población de Bigodi. La infraestructura existente dentro de los límites del Parque está preparada para el turismo (cabañas para alquilar, zona de acampada, bar, paneles informativos, etc.), pero desde finales

de 1999 esta zona ha sido habilitada también para uso investigador (ecoturismo y su influencia). Un sistema de pistas permite el acceso al interior del bosque a turistas e investigadores, siempre acompañados de un guía. La vegetación es más xérica, abierta y degradada, la orografía más plana.

**Los datos sobre el comportamiento nidificador fueron tomados de noviembre de 1999 a abril del 2000 y de febrero a julio del 2001, en la zona de Kanyawara.**

La Estación Biológica dependiente de la Universidad de Makerere (Kampala, Uganda), que actúa como centro de investigación y educación en Ecología Tropical, de reconocimiento mundial, ha sido nuestro campamento base. En la Tabla 1 se presentan los datos meteorológicos.

**Tabla 1.** Precipitaciones y temperaturas para el periodo de estudio (Datos meteorológicos recogidos en la Estación Biológica de Makerere)

	Días de lluvia	Precipitación	Tª máxima Bosque	Tª mínima Bosque
<b>Total</b>	<b>186 (N=302)</b>	<b>1368.03 mm (0-194)</b>	<b>25.5 °C (19-31)</b>	<b>13.8 °C (10-19)</b>
Estación lluviosa	119 (N=146)	1108.46 mm (0-194)	25.3 °C (19-31)	13.9 °C (10-16)
Estación seca	67 (N=156)	259.57 mm (0-45)	25.8 °C (20-30)	13.7 °C (10-19)
Noviembre 1999	24 (N=28)	244.2 mm (0-75.8)	24.1 °C (20-26)	13.8 °C (12-15)
Diciembre 1999	17 (N=29)	46.07 mm (0-21)	23.8 °C (20-25)	13.2 °C (12-15)
Enero 2000	10 (N=31)	98.9 mm (0-44.8)	26 °C (22-30)	13.4 °C (11-19)
Febrero 2000	8 (N=29)	22.2 mm (0-6.4)	27.3 °C (23-30)	13.1 °C (12-14)
Marzo 2000	16 (N=31)	62.6 mm (0-18.7)	28.2 °C (19-31)	13.3 °C (10-16)
Abril 2000	6 (N=6)	93.56 mm (0.2-28)	26.8 °C (26-28)	14.2 °C (12-15)
Febrero 2001	18 (N=24)	96 mm (0-32)	25.6 °C (23-28)	13.8 °C (12-16)
Marzo 2001	8 (N=10)	30.6 mm (0-12.2)	25.2 °C (23-28)	14.1 °C (13-16)
Abril 2001	24 (N=27)	192.4 mm (0-64.8)	24.1 °C (20-28)	14.2 °C (12-16)
Mayo 2001	17 (N=30)	327 mm (0-194)	24.5 °C (20-27)	14.3 °C (12-16)
Junio 2001	16 (N=30)	52.2 mm (0-18.6)	25.6 °C (23-28)	14.3 °C (13-18)
Julio 2001	22 (N=27)	102.7 mm (0-20)	25.6 °C (23-28)	14.6 °C (13-16)



**Foto 1.** Panorámica del bosque de Kibale desde Karambi Road.



**Foto 2.** Compartimento K.30 (bosque primario).



**Foto 3.** Compartimento K.15 (bosque secundario).

## 2.1.2. DESCRIPCIÓN DE LA VEGETACIÓN DEL ÁREA DE KANYAWARA

(Dedico este apartado a Patrick Kagoro, mi asistente de campo, fallecido en enero del 2002, que me enseñó a reconocer muchas de las especies que conforman este bosque)

La altitud de la zona, 1500m, es un factor importante que determina las características florísticas. Definimos las siguientes categorías:

**Bosque primario:** clasificado como bosque de *Parinari*, debido a la presencia del dominante *Parinari excelsa*, acompañado de *Aningeria altissima*, *Olea welwitschii*, *Mimusops bagswawei*, *Balanites wilsoniana*, *Celtis africana*, *Diospyros abyssinica*, etc., que sobrepasan los 25m de altura, mientras que las especies dominantes entre los 10 y los 20m son principalmente *Celtis durandii*, *Ficus brachylepis*, *Markhamia platycalyx*, *Newtonia buchananii*, *Premna angolensis*, *Strombosia scheffleri*, *Teclea nobilis*, *Uvariopsis congensis*.

El dosel es bastante cerrado, por lo que no mucha luz llega al suelo, no existiendo prácticamente vegetación a este nivel. Entre el suelo y los árboles maduros, hay una gran cantidad de jóvenes individuos desarrollándose y aprovechando la luz que las copas dejan pasar.

Este tipo de bosque está representado en Kanyawara en el compartimento K.30, es bosque maduro, casi sin alterar. Y ocupa zonas con desniveles pronunciados, entre 50 y 150m.

**Bosque secundario:** está representado en los compartimentos K.14, K.15, Mikana, K.13, K.29 y K.31, y le llamamos así por presentar distintos grados de perturbación (Chapman & Chapman, 1999). Han sido talados (en los 60s), una cantidad importante de grandes troncos, por lo que árboles de gran porte se presentan dispersos y con unas facies más abiertas de las que presentan en el bosque primario. Grandes *Olea welwitschii*, *Parinari excelsa*, *Diospyros abyssinica*, sobresalen de un estrato dominante que no sobrepasa los 16m de altura, formado por *Funtumia sp.*, *Markhamia platycalyx*, *Celtis sp.*, *Bosqueia*

*phoberos*, *Strombosia scheffleri*, *Ficus exasperata*, *Teclea nobilis*, *Uvariopsis congensis*.

La presencia de enredaderas es más notoria que en el bosque primario y aparte de jóvenes árboles en el sotobosque proliferan una gran variedad de plantas como: *Palisota manii*, *Aframomum sp.*, *Pollia sp.*, *Marantochloa leucanta*, *Acanthus pubescens*, *Achyrianthus aspera*, así como unas cuantas especies de helechos.

Ocupa principalmente zonas sin grandes desniveles.

**Zonas inundadas:** ocupan los fondos de los valles surcados por riachuelos y zonas más planas recorridas por arroyos (Figura 4). Las plantas en estas zonas se caracterizan por la tolerancia y la necesidad de alta humedad en el suelo. Entre los árboles destacan especies como *Neobotonia melleri*, *Macaranga schweinfurthii*, *Linocera johnsonii*, *Mitragyna rubrostipulata*, *Symphonia globulifera*, *Dombeya mukole*, *Millettia dura*. En el estrato arbustivo destacan plantas como *Acanthus pubescens*, *Brillantaisia madagascariensis*, *Vernonia sp.*, *Mimulopsis arboreus*, *Achyrianthus aspera* y ortigas.

**Zonas pantanosas:** se caracterizan estas zonas por la presencia de agua permanente y la casi completa ausencia de plantas leñosas. La vegetación dominante es *Cyperus papyrus*, que alcanza los tres metros de altura, y *Phragmites sp.*, y asociados a estos otras especies de plantas acuáticas. Ocasionalmente se advierte la presencia de *Phoenix reclinata* y en los bordes de estas zonas húmedas, los árboles presentes son *Neobotonia melleri*, *Mitragyna rubrostipulata*, *Millettia dura*, *Bridelia micranta*, *Bersama abyssinica*.

**Praderas de hierba alta:** ocupan lo alto de las colinas y son fruto de quemadas continuadas por parte de agricultores y cazadores desde largo tiempo atrás, y constituyen uno de los primeros estadios de la regeneración del bosque.

*Pennisetum purpureum*, es la especie dominante, en los suelos húmedos de estas zonas y otras gramíneas como *Imperata cylindrica*, crecen

en su proximidad. *Acacia sp.* y *Erythrina abyssinica*, de pequeño porte, son los únicos árboles presentes en estas praderas de hierba alta.

**Plantaciones de especies exóticas:** plantaciones de *Pinus caribeeae*, *Pinus radiata*, *Cupressus lusitanicus*, *Eucaliptos sp.* y en algunas pequeñas zonas, *Araucaria sp.*, ocupan lo que en otro tiempo fueron praderas de hierba alta. Introducidas en Kibale, estas especies de coníferas en los 1960s y principios de los 1970s, se han desarrollado hasta la madurez y algunos ejemplares sobrepasan los 40m de altura. Plantadas con el fin de obtener madera, actualmente están siendo taladas por empresas madereras particulares, a las que se obliga a dejar los árboles del bosque tropical que han crecido a su abrigo.

Gracias a la proximidad del bosque y a la acción de los frugívoros, bajo estas plantaciones de especies exóticas, empieza la regeneración con especies como *Albizia sp.*, *Premna angolensis*, *Diospyros abyssinica*, *Blihia unijugata*, *Celtis sp.*, *Millettia dura*, *Fagaropsis angolensis* y *Teclea nobilis*.

**Plantaciones indígenas:** en los límites del Parque Nacional, y en las zonas más favorables, la población desarrolla una agricultura de subsistencia. Cada familia cultiva un pequeño terreno en el que plantan principalmente, mijo, cassava o mandioca, alubias, patatas dulces, cacahuetes, caña de azúcar y un elevado número de especies de bananos. También cultivan algunos frutos como papayas, aguacates, piñas, mangos y frutos de la pasión.

Alrededor de las pequeñas casas familiares de caña y barro, con tejado de planchas de aluminio o hierba, acostumbran a plantar algunas de las coníferas introducidas en la zona o algunos árboles autóctonos, que aparte de proporcionar sombra, tienen alguna utilidad cultural. Por ejemplo: *Polyscias fulva*, la emplean para hacer tambores por su madera blanda; *Ficus brachypoda*, lo usan para hacer un recipiente llamado *canoe* en el que fermenta un alcohol de banana, local, llamado *tonto*.

Ver Lista de Vegetación (Anexo 2) y Perfil de Vegetación del Área de Kanyawara (Figura 6), que completan este apartado.



**Tabla 2.** Composición florística de los compartimentos forestales K.30 y K.14, comparados.

Especie de árbol	Porcentaje (%)		Altura (m)		DBH (cm)		R. Copa (m)	
	Bosque 1°	Bosque 2°	Bosque 1°	Bosque 2°	Bosque 1°	Bosque 2°	Bosque 1°	Bosque 2°
<i>Acanthus pubescens</i>		1.0		4.2		5.1		2.5
<i>Albizia sp.</i>		0.5		14		17.5		6
<i>Aningeria altissima</i>	1.1	1.0	10	6	9.5	5.7	2	3.5
<i>Antiaris toxicaria</i>		3.1		7.2		6.3		2
<i>Aphania senegalensis</i>	2.1	1.5	11.2	10.3	10	10.6	3.2	3.7
<i>Blighia uniugata</i>	0.5	3.1	7	7	11.5	6.6	2	2.7
<i>Bosqueia phobeos</i>	12.8	10.3	9.3	9.8	9.9	13.9	2.9	3.4
<i>Bridelia micrantha</i>		0.5		7		10.5		4
<i>Celtis africana</i>	0.5	3.1	19	15	71.6	46.4	8	6.3
<i>Celtis durandii</i>	3.7	10.3	12.6	11.8	21.5	23.7	4.7	5.5
<i>Cassipourea rwensorensis</i>	1.1	0.5	8	8	7.6	7.3	2	2
<i>Chaetacme aristata</i>	1.6	1.0	8.7	9.5	28.9	7.6	6	4.5
<i>Coffea canephora</i>	0.5		5		4.8		2	
<i>Chrysophillum albidum</i>		0.5		9		10.8		6
<i>Cordia abyssinica</i>		1.0		15		25.4		6.5
<i>Cordia millenii</i>		0.5		10		9.2		4
<i>Diospyros abyssinica</i>	5.9	4.1	15.8	15.2	25.5	29.8	4.7	5.2
<i>Dasylepis eggelingii</i>	2.1		4.7		4.9		1.7	
<i>Dombeya mukole</i>	1.1	0.5	13.5	11	25.9	14	5	6
<i>Ehretia cymosa</i>		0.5		12		15.9		6
<i>Ficus brachylepis</i>		0.5		24		98.7		12
<i>Ficus exasperata</i>	0.5	3.6	12	12.3	6	41.8	2	5.1
<i>Ficus dawei</i>	0.5		7		14		3	
<i>Fagara leprienrii</i>	0.5		5		5.7		2	
<i>Fagaropsis angolensis</i>		2.6		10.2		20.1		3.6
<i>Funtumia sp.</i>	3.2	5.6	15.5	13.1	28.9	16.2	5	4.4
<i>Leptonychia mildbraedii</i>	5.9	7.7	7.3	6.5	12	10.9	4.3	3.6
<i>Lindackeria bukobensis</i>	1.1		7		8.7		3	
<i>Lovoa swynnertonii</i>	1.6	1.5	6.3	5.7	6.4	6.9	1.7	2
<i>Mimusops bagswawei</i>	1.6	1.5	10.3	6.3	10.7	18.8	2.3	2
<i>Markamia platycalyx</i>	6.4	6.2	10.7	13.4	13.9	27	3.3	5.2
<i>Milletia dura</i>	0.5	1.0	13	7	18.1	6.8	3	3
<i>Monodora myristica</i>		0.5		5		5.7		2
<i>Myrianthus arboreus</i>	0.5		5		8.3		4	
<i>Neoboutonia melleri</i>		1.0		15		33.8		6.5
<i>Newtonia sp.</i>	1.1	1.5	7	7	5.8	6.7	2	2.7
<i>Olea welwitschii</i>	0.5	1.0	13	18	29.6	64.4	5	9
<i>Oncoba spinosa</i>	2.1	1.5	9.7	8.3	7.4	7.5	2.7	3.3
<i>Pancovia turbinata</i>	11.8	0.5	10.1	4	14.9	5.4	3.9	2
<i>Parinari excelsa</i>	3.2	1.5	17.5	9.7	71.7	11.4	6.2	3
<i>Pleiocarpa pycnantha</i>	0.5	1.0	6	5.5	7.3	5.7	2	2
<i>Premna angolensis</i>	1.6		17.7		68.3		6.7	
<i>Prunus africana</i>	0.5		9		8.3		2	
<i>Randia sp.</i>	0.5	0.5	7	8	6.4	7.9	2	3
<i>Rauvolfia vomitoria</i>		0.5		6		14.6		5
<i>Rothmannia urceolaris</i>	2.7		7.4		6.5		2	
<i>Strombosia scheffleri</i>	4.3	1.5	12.7	9	32	9.9	4.4	3.3
<i>Symphonia globulifera</i>	0.5	0.5	8	7	6.4	7.3	1	2
<i>Tabernaemontana holstii</i>	2.7		7.4		14.2		3.4	
<i>Tabernaemontana graveolens</i>	4.3		8		10.2		2.6	
<i>Teclea nobilis</i>	3.2	7.7	7.2	8.1	10.5	9.6	2.5	3.8
<i>Trema orientalis</i>		1.0		7.5		16.8		5
<i>Uvariopsis congensis</i>	1.1	2.6	12	10.8	11.8	14.8	3.5	4
<i>Vernonia sp.</i>	1.6	2.6	6.7	6.8	9.7	9.5	3	4.6
<i>Xymalos monospora</i>	2.1	1.0	10	5.5	14.6	5.5	3.5	2.5

Debido a la importancia que el factor ecológico tiene a la hora de la selección de árboles y sitios de anidaje, detallaremos la composición florística de cada compartimento forestal en Kanyawara.

K.30

K.14

K.15

Mikana

K.13

K.29

K.31

Plantaciones de especies exóticas

### Compartimento K.30

Son 282ha de bosque maduro, que no han sido comercialmente explotadas, sin embargo 3-4 grandes troncos/km<sup>2</sup> fueron sacados antes de 1970 por *pitsawers*. El impacto en la estructura y composición del bosque parece ser muy pequeño (Chapman & Lambert, 2000). *Mimusops bagswawei* y *Uvariopsis congensis* son los árboles más productivos y comunes en esta parte del bosque, casi primario y alimentan a grandes grupos de chimpancés durante su periodo de fructificación. No es posible precisar la fenología de estas especies, ya que depende grandemente de la climatología anual de la zona.

**1° estrato** (árboles de más de 20m de altura): *Parinari excelsa* (P.e.), *Aningeria altísima* (A.a.), *Mimusops bagswawei* (M.b.), *Balanites wilsoniana*, *Celtis africana* (C.a.), *Celtis durandii* (C.d.), *Diospyros abyssinica* (D.a.), *Ficus brachylepis* (F.b.), *Markhamia platycalyx*, *Strychnos mitis*.

**2° estrato** (árboles entre 20 y 10m de altura): *D.a.*, *Uvariopsis congensis* (U.c.), *Markhamia platycalyx*, *Aphania senegalensis*, *C.d.*, *Funtumia* sp., *Bosqueia phoberos*, *Strombosia scheffleri*, *Pancovia turbinata*, *C.a.*, *Teclea nobilis*, *Chaetacme aristata*, *Leptonychia mildbraedii*.

**3° estrato** (árboles de menos de 10m de altura): *U.c.*, *Markhamia platycalyx*, *Tarenna* sp., *Dasylepis* sp., *Tabernaemontana* sp., *Teclea nobilis*, *Pancovia turbinata*, *Bosqueia phoberos*, *Lovoa* sp., *Strombosia scheffleri*, *Linociera johnsonii*, *Chaetacme aristata*, *M.b.*, *Newtonia buchananii*, *Pleiocarpa pycnantha*, *Leptonychia mildbraedii*, *Cassipourea rwensorensis*, *Trichilia* sp.

**4° estrato** (vegetación herbácea terrestre o THV): Scleria iostephana, Ficus urceolaris, Dracaena sp., Palisota manii, Marantochloa leucantha, Aframomum sp., algunos helechos.

#### **Compartimento K.14**

405ha de bosque, con una tala selectiva de 14m<sup>3</sup>/ha entre mayo y diciembre de 1969. 23 especies fueron recolectadas, de las que 9 constituyeron el 94% del total. Aproximadamente el 25% del total de los árboles de este compartimento fueron destruidos por la tala y sus daños relacionados (Chapman & Lambert, 2000). Ficus exasperata, Ficus brachylepis y Uvariopsis congensis son la principal fuente de alimento para los chimpancés de nuestro estudio en este compartimento.

**1° estrato:** Ficus exasperata (F.e.), F.b., Balanites wilsoniana, D.a., C.a. Olea welwitschii, Parinari excelsa, Markhamia platycalyx, Dombeya mukole, Polyscias fulva, Casearia sp., Funtumia sp., Teclea nobilis, Strychnos mitis.

**2° estrato:** D.a., U.c., Teclea nobilis, Markhamia platycalyx, Bosqueia phoberos, C.d., Funtumia sp., Ehretia cymosa, F.e.

**3° estrato:** Bosqueia phoberos, U.c., Lindakeria sp., Lovoa sp., Coffea sp., Antiaris toxicaria, Pleiocarpa pycnantha, Dasylepis sp., Aphania senegalensis, Markhamia platycalyx, Chaetacme aristata, Pancovia turbinata, Cassipourea rwensorensis, Blighia sp., Teclea nobilis, C.a., Millettia dura, Funtumia sp., Rothmannia sp., Newtonia buchananii, Oncoba spinosa, Strombosia scheffleri, Strychnos mitis, Leptonychia mildbraedii.

**4° estrato:** Ficus urceolaris, Palisota manii, Aframomum sp., Marantochloa leucanta, Brillantasia madagascariensis.

#### **Compartimento K.15**

Son 347ha cuya degradación ha sido mayor, 21m<sup>3</sup>/ha entre septiembre de 1968 y abril de 1969, pero los daños colaterales fueron mucho mayores. Se estima que el 50% de todos los árboles en este compartimento fueron destruidos por la tala y daños colaterales. El daño causado por tal intensidad de explotación fue muy heterogéneo espacialmente. Hoy existen áreas de

100m por 100m donde hay pocos árboles y la vegetación dominante es herbácea, sin embargo, estas pueden ser adyacentes a otras donde se extrajeron pocos o ningún árbol y el bosque parece intacto. 18 especies fueron taladas, 9 de las cuales hacían más del 95% del volumen total sacado. Muchas de estas especies proveían alimento a los primates (Chapman & Lambert, 2000). Los árboles de higos, Cordia abyssinica y la vegetación herbácea terrestre, mantienen a los chimpancés en ausencia de otros frutos.

**1° estrato:** Olea welwitschii, M.b., D.a., C.d., C.a., Fagaropsis angolensis, Cordia abyssinica, Funtumia sp., Fagara leprienri. F.b.

**2° estrato:** C.a., C.d., Funtumia sp., Strombosia scheffleri, Myrianthus arboreus, Linociera johnsonii, Aningeria altissima, Millettia dura, Fagaropsis angolensis.

**3° estrato:** U.c., Millettia dura, Teclea nobilis, Fagaropsis angolensis, Dasylepis sp., Chaetacme aristata, Olea welwitschii, Cassipourea rwensorensis, Oncoba spinosa, Kigelia africana, Chrysophilum albidum, D.a., Markhamia platycalyx, Newtonia buchananii, C.d., Blighia sp., Rothmania sp.

**4° estrato:** Vernonia sp., Acanthus pubescens, Brillantasia madagascariensis, Aframomum sp. Dracaena sp., Palisota manii, Psychotria megistosticta, Acacia camerunensis.

### **Compartimento Mikana**

Sufrió un grado de tala mayor que el compartimento anterior. Fruto de esa entresaca, grandes Olea welwitschii expanden sus copas ante la ausencia de otros árboles competidores por la luz del sol. Grandes Ficus sp., Uvariopsis congensis y la vegetación herbácea sustentan a los chimpancés en estación de fructificación.

**1° estrato:** Ficus natalensis (F.n.), Ficus capensis (F.c.), F.b., F.e., Olea welwitschii, D.a., Albizia sp., Cordia abyssinica, Parinari excelsa, Fagara leprienri, C.a., C.d.

**2° estrato:** Albizia sp., C.d., U.c., D.a., Fagaropsis angolensis, C.a., Premna angolensis, Strombosia scheffleri, Newtonia buchananii, Bosqueia phoberos.

**3° estrato:** Albizia sp., Millettia dura, U.c., Aphania senegalensis, Oncoba spinosa, Coffea sp., Teclea nobilis, Funtumia sp., Strombosia scheffleri.

**4° estrato:** Brillantasia madagascarensis, Acanthus pubescens, Pennisetum purpureum, Vernonia sp., Acalynpha neptunica, Achyrianthus aspera, Acacia camerunensis.

### **Compartimento K.13**

En el límite norte del territorio de la comunidad y muy próximo a aldeas y plantaciones de té. Área de bosque muy abierto y degradado y con gran influencia antrópica. Los Ficus sp., Cordia abyssinica y la vegetación herbácea, abundantísima, alimentan a los chimpancés en épocas de escasez. Es la continuación por el norte del compartimento K.15.

**1° estrato:** F.c., F.n., F.b., Aningeria altissima, Olea welwitschii, Cordia abyssinica, C.d., Newtonia buchananii, F.e., Funtumia sp., Chrysophilum albidum, Parinari excelsa, D.a.

**2° estrato:** C.d., Neoboutonia melleri, Millettia dura, D.a., C.a., Carapa grandiflora, Markhamia platycalyx, Rothmania sp., Strombosia scheffleri, Myrianthus arboreus.

**3° estrato:** Leptonychia mildbraedii, Millettia dura, Strombosia scheffleri, Rothmania sp., C.a., Tabernaemontana holstii, C.d., Chaetacme aristata, Ilex mitis.

**4° estrato:** Vernonia sp., Piper sp., Brillantasia madagascariensis, Acanthus pubescens, Mimulopsis sp., Phychotria megistosticta, Talinium sp., Palisota manii.

### **Compartimento K.29**

Zona degradada debido a la influencia de plantaciones de especies exóticas en las proximidades. No alberga árboles de frutos, aunque la proximidad al bosque primario y la gran densidad de vegetación herbácea facilitan su uso como lugar de anidaje.

**1° estrato:** Albizia sp., C.a., Cupressus sp.

**2° estrato:** C.a., C.d., Albizia sp., Millettia dura, Teclea nobilis, D.a.

**3° estrato:** Millettia dura, Albizia sp., C.a., Ilex mites, Oncoba spinosa, Teclea nobilis, Alangium chinense, Funtumia sp., D.a., C.d., Fagaropsis angolensis, Newtonia buchananii, Lindakeria sp.

**4° estrato:** Ficus urceolaris, Vernonia sp., Marantochloa leucantha, Aframomum sp., Psychotria megistictista, Talinum sp., Achiranthus aspera, Acacia camerunensis.

### **Compartimento K.31**

Es el límite del parque nacional por el suroeste de nuestra área de estudio. Es un bosque muy abierto y de cierto uso por la población local, lo que restringe las visitas de los chimpancés, salvo cuando grandes Ficus natalensis fructifican.

### **Plantaciones de especies exóticas**

A finales de los 60s, praderas de hierba alta, situadas en lo alto de las colinas, fueron plantadas con especies exóticas, Pinus sp., Eucaliptos sp., Cupressus sp.. En la actualidad están siendo taladas, lo que permite, en parte, la regeneración del bosque con especies como Diospyrus abyssinica, Albizia sp., Teclea nobilis, etc. de importancia para la elaboración de nidos por los chimpancés que estamos estudiando.

**1° estrato:** Pinus sp., Balanites wilsoniana, C.a., Olea welwitchii, Albizia sp., D.a.

**2° estrato:** Albizia sp., D.a., Teclea nobilis, C.a., Dombea mukole.

**3° estrato:** Millettia dura, Albizia sp., C.a., D.a., Teclea nobilis, Clausena anisata, Raulvolfia sp., Bosqueia phoberos, Lovoa sp., Oncoba spinosa, Balanites wilsoniana, Chaetacme aristata, Newtonia scheffleri, Dombea mukole.

**4° estrato:** Acalynpha neptunica, Ficus urceolaris, Aframomum sp., Psychotria megistictista, Marantochloa leucanta, Acanthus pubescens.

Ver localización de los distintos compartimentos forestales (Figura 7) sobre el mapa topográfico de Kanyawara (Figura 8).

### **2.1.3. Breve reseña sobre la situación socio-política y sanitaria en la zona de estudio.**

El Parque Nacional de Kibale por su proximidad a los Montes Rwenzori y al borde oriental de la República Democrática del Congo, se ve afectado por la situación socio-política que sufre esta zona occidental de Uganda. Consecuencia de una guerra étnica que desplaza de sus hogares a miles de civiles que acosados y perseguidos por ejércitos gubernamentales y rebeldes se asientan en precarios campamentos de emergencia bajo el auspicio de Organizaciones Humanitarias.

En este clima de desorden y continuos enfrentamientos las carreteras y aldeas son a menudo asaltadas por rebeldes que pretenden abastecer a sus tropas con personal y víveres, o por ladrones comunes que aprovechando la inestabilidad reinante, desvalijan y matan a inocentes.

Los rebeldes que actúan en la zona oeste del país, son el ADF (*Allied Democratic Forces*). Su cuartel general se halla en los Montes Rwenzori y en la ciudad de Kasese (en la falda de las mencionadas montañas), aunque su zona de influencia se extiende por todo el suroeste.

La ciudad de Kamwenge y sus alrededores (al sur del P.N. Kibale), han sufrido desde 1997 sus ataques, asaltos y matanzas, y se sospecha que algunos grupos de estos guerrilleros se esconden en el sur del bosque de Kibale, entre el Centro de Recepción de visitantes de Kanyanchu y la zona de corredor ecológico que le conecta con el Parque Nacional de *Queen Elizabeth*

Han sido los Parques Nacionales de *Murchinson Falls*, *Queen Elizabeth*, *Bwindi Impenetrable* y *Mgahinga*, últimamente el escenario de graves incidentes y terribles matanzas, por lo que el ejército UPDF (*Uganda People's Defence Forces*) ha desplegado un alto número de efectivos en las zonas circundantes, que a veces más que incrementar la seguridad se convierten en otra fuente de problemas.

El P.N. Kibale, en medio de todo este mare-magnum, nunca ha sufrido graves incidentes, pero sí amenazas de ataques, alerta de tránsito de grupos de rebeldes por el interior del parque (moviéndose de norte a sur) y un

incremento notorio de la presencia de tropas del ejército para la protección de unos puntos de investigación de relevancia mundial (Kanyawara, Ngogo).

El país en general, no goza en estos últimos años de una buena estabilidad política y social, especialmente en la zona norte, limítrofe con Sudán y en la zona oeste, que limita con la República Democrática del Congo.

Todo este desequilibrio se nota a diario, siendo quizá la alta presencia armada la que alerta de ello. En este ambiente se hacen arriesgados los viajes, los traslados de materiales y el desarrollo de investigaciones.

Esta situación también ha sido tenida en cuenta a la hora de la realización del trabajo de campo, y es por ello que la totalidad del mismo se ha llevado a cabo en el Área de Kanyawara, la más segura y de más fácil evacuación en caso de incidentes graves.

Sobre el estado de salud de la población de Uganda se ha de destacar que la malaria, provocada por el *Plasmodium falciparum* y el Síndrome de Inmunodeficiencia Adquirida (SIDA) les amenazan y atacan terriblemente y reducen su media de vida a 42 años (Organización Mundial de la Salud, 2001). Problemas de salud entre los asistentes de campo, el personal del campamento y compañeros investigadores, afectaron y modificaron en cierta medida nuestra rutina investigadora. Y además un brote de **EBOLA** (fiebre hemorrágica vírica), surgido en agosto del 2000 y totalmente controlado y erradicado en febrero del 2001, nos llevo a aplazar nuestra segunda etapa de campo. Esta fatal enfermedad, causó la muerte a 224 de las 425 personas infectadas. La epidemia que surgió en el Distrito de Gulu (en el noroeste del país, donde se declararon 393 casos), se extendió a otros dos distritos más; Mbarara (al sudoeste, 5 casos) y Masindi (en el centro, 27 casos), de relativa proximidad al distrito de Kabarole, donde se ubica la Estación Biológica de Campo de la Universidad de Makerere.

**Kanyawara Trails System**  
(Kibale National Park)  
25 December 2000



Based on original maps produced by Kibale researchers and MUDFS staff.

Redrawn and vectorized by  
Alain Houle



0 100 m 300 500 m

**LEGEND**

- Eagle's nest (active as of Dec. 2nd, 1999)
- Mango Palace
- Fish and Monkey House
- Chimpanzee House
- Duplex L 3A
- Duplex
- View on the Researcher Pines
- Administration Office

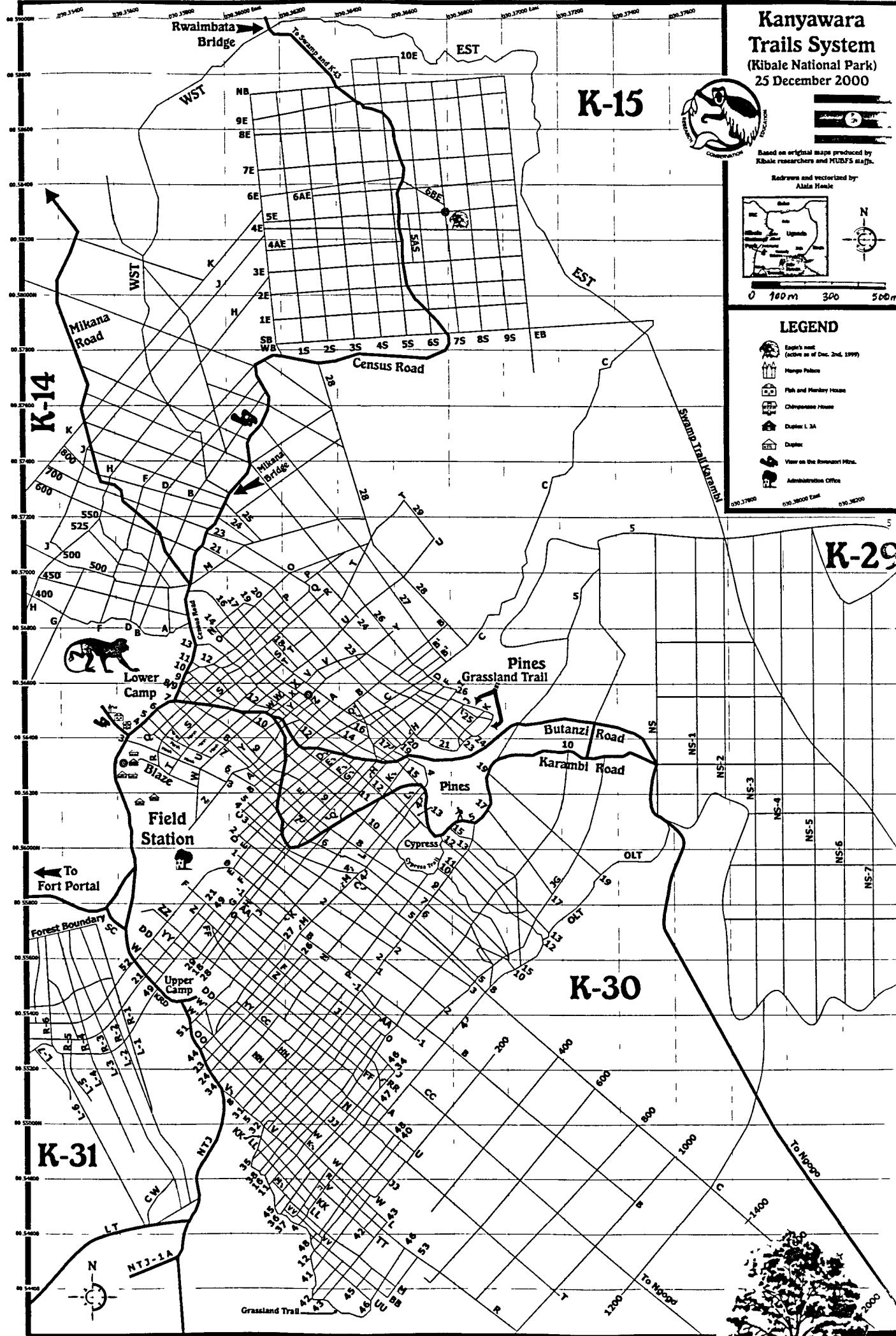
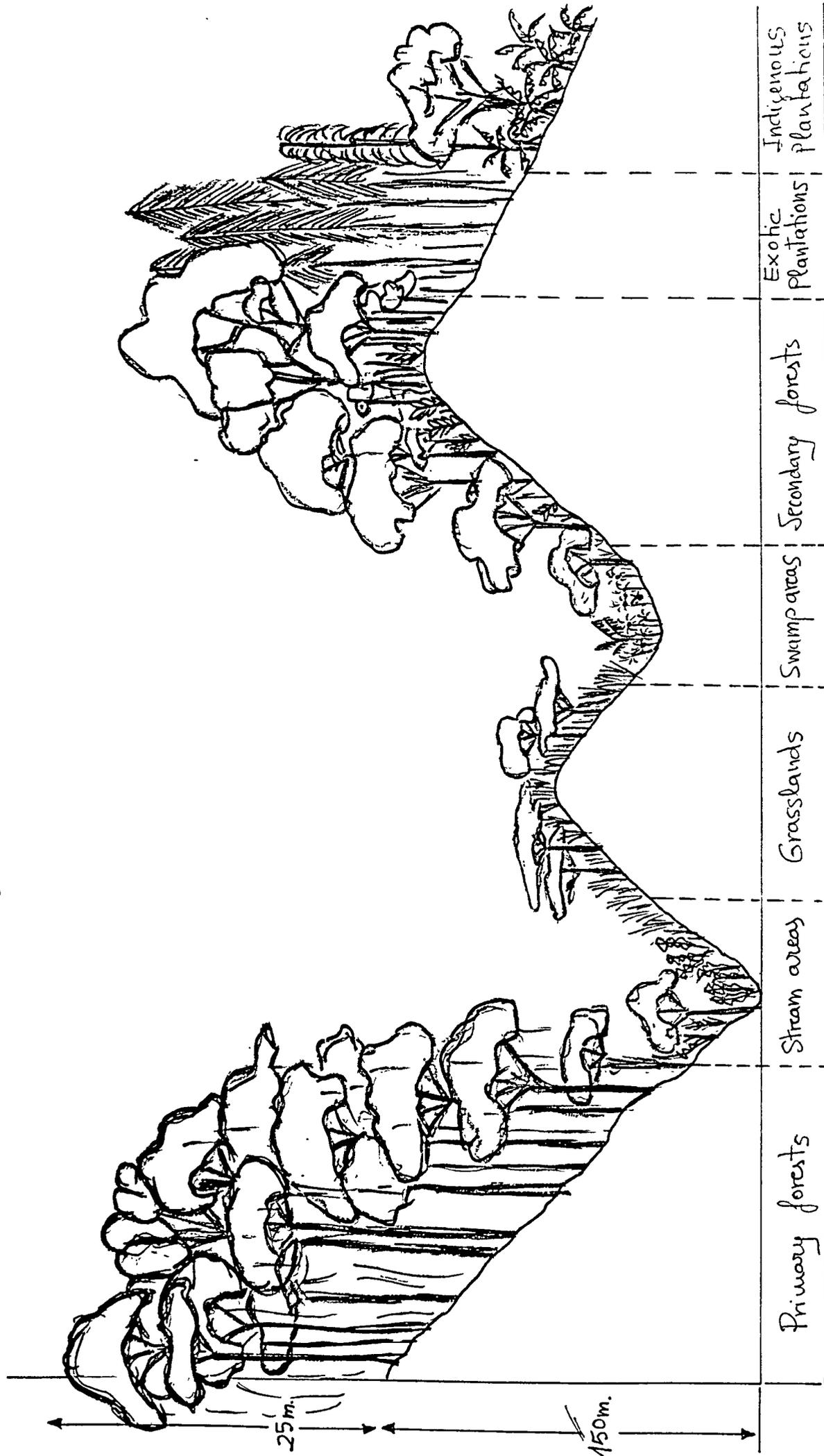


Figura 5. Mapa del sistema de pistas del área de Kanyawara.

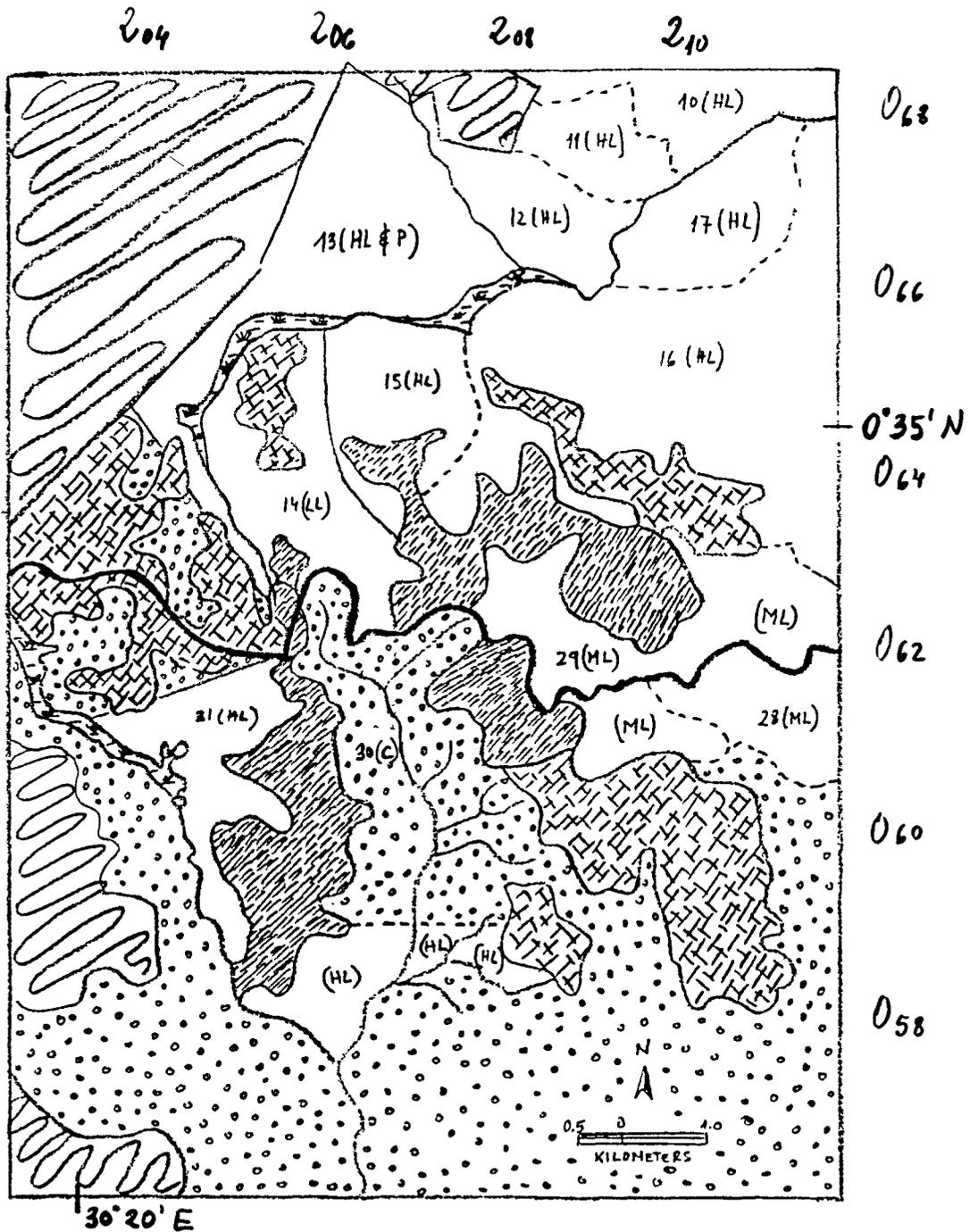
Figura 6. Perfil de vegetación del área de Kanyawara.



Kanyawara

KANYAWARA '98.

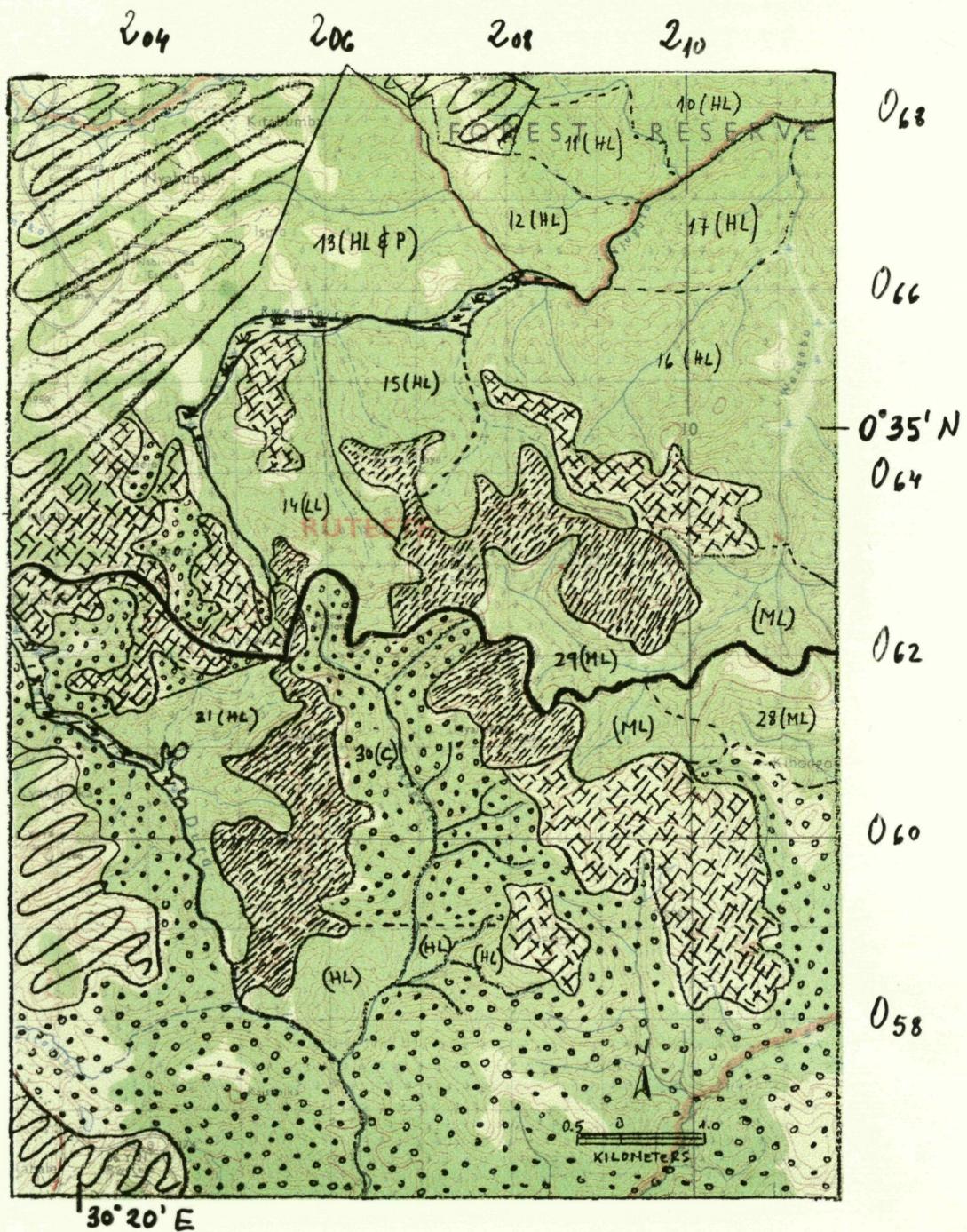
**Figuras 7 y 8.** Localización, vegetación predominante y grado de degradación de los distintos compartimentos forestales, sobre el mapa topográfico del área de Kanyawara.



- |  |                        |                                      |
|--|------------------------|--------------------------------------|
|  | Control                | (LL) - Lightly logged                |
|  | Cultivation            | (ML) - Moderately logged             |
|  | Plantation             | (HL) - Heavily logged                |
|  | Grass/Scrub            | (HL & P) - Heavily logged and Poison |
|  | Swamp                  |                                      |
|  | Compartment Boundaries |                                      |



**Figuras 7 y 8.** Localización, vegetación predominante y grado de degradación de los distintos compartimentos forestales, sobre el mapa topográfico del área de Kanyawara.



- |  |                        |                                      |
|--|------------------------|--------------------------------------|
|  | Control                | (LL) - Lightly logged                |
|  | Cultivation            | (ML) - Moderately logged             |
|  | Plantation             | (HL) - Heavily logged                |
|  | Grass/Scrub            | (HL & P) - Heavily logged and Poison |
|  | Swamp                  |                                      |
|  | Compartment Boundaries |                                      |

## 2.2. SUJETOS DE ESTUDIO Grupo de Kanyawara

(Parque Nacional de Kibale, Uganda)



**Foto 4.** Grupo de chimpancés de Kanyawara descansando en el suelo. En primer plano, el macho dominante copula con una hembra en estro.

### 2.2.1. Los chimpancés de la comunidad de Kanyawara (Parque Nacional de Kibale, Uganda)

Genus *Pan* (Oken, 1816) (chimpancé)

*Pan troglodytes* (Blumenbach, 1799) (chimpancé común)

*Pan troglodytes schweinfurthii* (Giglioli, 1872) (chimpancé de la zona oriental o de pelo largo)

**Distribución:** desde el Norte del río Congo y Este del río Lualaba, en la Republica Democrática del Congo, hasta Sudan, Uganda, Ruanda y Tanzania. Groves et al., 1992 (citado en Groves, 2001) señalan considerables variaciones geográficas, para la subespecie oriental, en las medidas del cráneo (*canonical analysis*) y tal vez, más de una subespecie pueda realmente ser reconocida.

Se estima que quedan alrededor de 13.000 chimpancés salvajes de esta subespecie, y el total estimado para las cuatro subespecies reconocidas actualmente (*P.t. verus*, *P.t. vellerosus*, *P. t. troglodytes* y *P.t. schweinfurthii*) no sobrepasaría los 150.000 ejemplares, distribuidos en 21 países del África ecuatorial (UNEP-*World Conservation Monitoring Center*). Al comienzo del siglo XX, casi 2 millones de chimpancés poblaban los bosques africanos de 25 países (*Jean Goodall Organization*).

Según el último censo, llevado a cabo por la *Wildlife Conservation Society* y el *Jean Goodall Institute*, entre 1999 y 2002, la población total de chimpancés en Uganda se eleva a 4.950 individuos. La población de chimpancés estimada para el total del Parque Nacional de Kibale es de una media de 1.298 individuos (rango: 817-1615), Plumptre et al., datos no publicados.

Tres comunidades, dentro del Parque son objeto de investigación:  
**Kanyawara:** con un promedio de 50 individuos entre 1987 y 2000 (Wrangham & Mugume, 2000). Han sido estudiados sin interrupción desde 1987 por Isabyrie-Basuta y Wrangham (Wrangham et al., 1992).

**Ngogo:** 110 individuos (Mitani & Watts, 1999). Han sido estudiados desde 1976 por Ghiglieri y actualmente por Watts y Mitani.

**Kanyanchu:** trabajos de habituación de los chimpancés a los turistas se están llevando a cabo, por los guardas y guías del Parque, dirigidos por personal dependiente del *Jane Goodall Institute*. Así como trabajos de investigación encaminados a determinar como afecta el eco-turismo al comportamiento de los animales. El número de individuos de la comunidad se estima alrededor de 60 (comunicación personal de los guías del Parque Nacional).

**Nuestros sujetos de estudio fueron los 52 miembros (10 machos adultos (25 totales), 14 hembras adultas (27 totales) y 27 no adultos de los que 12 eran infantes dependientes) de la comunidad de Kanyawara.**

Los animales estaban bien habituados a la presencia de observadores y todos sus individuos eran reconocidos individualmente.

El territorio ocupado por estos es de aproximadamente 35 km<sup>2</sup> (Wrangham & Mugume, 2000).

El 77% (40/52, 18 machos y 22 hembras) fueron constructores de nidos en nuestra etapa de estudio. El resto, 12 infantes dependientes, durmieron junto a sus madres en el nido nocturno hecho por estas.

Listamos a continuación los nombres de los chimpancés, su edad al final de cada etapa de campo (abril del 2000 y julio del 2001) y si sufren algún tipo de daño en sus extremidades, consecuencia de haber sido atrapados en lazos o trampas.

25% de los individuos (9 machos y 4 hembras) presentan algún tipo de daño en sus extremidades. 7.7% (2 machos y 2 hembras), padecen injurias graves. Estas heridas parecen no influir en el comportamiento nidificador, ya que los chimpancés que carecen de uno de los miembros superiores, no emplean mayor tiempo en la elaboración del nido, ni la complejidad de este es menor. 59 individuos heridos por lazos o trampas fueron observados entre 1988 y 1999 por Wrangham & Mugume.

<u>Machos adultos</u>	nacimiento	edad (Abril 2000)	edad (Julio 2001)
<b>MS</b> Imoso (macho dominante)	1975	25 años	26 años
<b>ST</b> Staut (nudillos de la mano izquierda hinchados; le falta el segundo dedo del pie izquierdo)	1955	45 años	46 años
<b>TU</b> Tofu	1960	40 años	41 años
<b>BB</b> Big Brown (dedos medio y anular de la mano izquierda dañados por un lazo)	1966	34 años	35 años
<b>LB</b> Light Brown	1968	32 años	no visto
<b>AJ</b> Johnny (nudillos de la mano izquierda hinchados)	1974	26 años	27 años
<b>SL</b> Slim	1971	29 años	30 años
<b>YB</b> Yogi (mano derecha sin falanges, solo metacarpianos; en la mano izquierda le faltan los dedos anular y meñique; cojea y tienes andares de jorobado)	1973	27 años	28 años
<b>SY</b> Stocky (muñeca derecha dañada, mano derecha doblada)	1964	36 años	desaparecido
<b>LK</b> Makoku Hijo de LP / (le faltan los dedos anular y meñique de la mano izquierda; primer dedo del pie curvado; andares gangosos debido al daño producido por un lazo)	1982	18 años	19 años

<u>Machos subadultos</u>	nacimiento	edad (Abril 2000)	edad (Julio 2001)
<b>KK</b> Kakama Hijo de KL / (mano izquierda atrofiada, sin función)	7/1985	14 años 9 meses	16 años
<b>PG</b> Twig Hijo de PU / (le falta el antebrazo y la mano izquierda)	1988	12 años	13 años
<b>ED</b> Edward Hijo de EK / (le falta el cuarto y quinto dedo de la mano izquierda)	1988	12 años	13 años

### Hembras con infantes y dependientes (\*= macho)

(los individuos que siguen a las hembras adultas, cuyo nombre empieza con la misma letra que ellas (madres), son sus descendientes por orden de edad)

La agrupación de las hembras por zonas, responde al modelo etológico propuesto por Wrangham (1980), en el que los machos usan y se mueven por todo el territorio, mientras que las hembras tienen áreas vitales más restringidas, aunque solapadas en ciertas zonas, correspondiendo con la ubicación de los recursos tróficos.

**Área Central**

		nacimiento	edad (Abril 2000)	edad (Julio 2001)
LP	Lopé (adulta)			
LR	Rosa (subadult)	5/1989	10 años 11 meses	11 años 2 meses
LS	Ipasa (infante)	11/1996	3 años 5 meses	4 años 8 meses
AR	Aunti Rose (adulta)			
AS	Sanyu (subadult)	10/1990	9 años 6 meses	10 años 9 meses
AM*	Mandela (infante)	7/1998	1 años 9 meses	3 años
OU	Outamba (adulta)			
OK	Kilimi (joven)	11/1994	5 años 5 meses	6 años 8 meses
OT	Tenkere (infante)	2/1998	2 años 2 meses	3 años 5 meses
OG*	G-nuts (infante)	4/2001	no nacido	3 meses
KL	Kabarole (adulta) (le falta la mano derecha)			desaparecida
KB*	Kaboyo (infante)	5/1998	1 año 11 meses	desaparecido
AL	Lia (adulta)			
AT*	Tukey (infante)	10/1999	6 meses	1 año 9 meses
TG	Tongo (adulta)			
TJ*	Lanjo (infan-jov)	8/1995	4 años 8 meses	6 años
TT*	Tuber (infante)	11/2000	no nacido	8 meses
NL	Nile (adulta)	1982	18 años	19 años
	(no tiene dedos en la mano izquierda)			
NP	Special (infante)	2/2000	2 meses	1 año 5 meses

**Área Sur**

		nacimiento	edad (Abril 2000)	edad (Julio 2001)
BL	Bubbles (adulta)			
BR	Barbara (subadult)	1989	11 años	desaparecida
BE*	Beatle (joven)	8/1995	4 años 8 meses	6 años
BU	Budongo (infante)	12/1997	2 años 4 meses	3 años 7 meses
GO	Gombe (adulta)			no vista
GA	Goodall (subadult)	1/1991	9 años 3 meses	10 años 6 meses

**Área Norte**

		nacimiento	edad (Abril 2000)	edad (Julio 2001)
EK	Ekisigi (adulta)			
ES*	Eslom (joven)	1994	6 años	7 años
EL	Elgon (infante)	9/1999	7 meses	1 año 10 meses
JO	Josta (adulta)			no vista
JK	Kaana (joven)	11/1992	7 años 5 meses	8 años 8 meses
	(cicatriz de lazo en la muñeca derecha, la mano no ha perdido su función)			

<b>PU</b>	Stump (adulta)			
	(ausencia de la mano derecha)			
<b>PB*</b>	Bud (joven)	1/1995	5 años 3 meses	6 años 6 meses
<b>MU</b>	Mususu (adulta)			
<b>MX*</b>	Max (infante)	1/1999	1 años 3 meses	2 años 6 meses
<b>PE</b>	Pepsi (adulta)			
<b>PC*</b>	Cola (joven)	1992	8 años	9 años
<b>UM</b>	Umbrella (adulta)			
<b>UG*</b>	Uganda (infante)	11/1996	4 años 4 meses	5 años 7 meses
<b>UH</b>	Uhuru (infante)	3/2000	1 mes	1 año 4 meses

(Ver Fotos 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, son algunos de los individuos de la comunidad).



**Foto 5.** Kilimi (OK) comiendo frutos de *Myrianthus arboreus*

Del área norte los asistentes de campo del *Kibale Chimpanzee Project* han visto otros individuos (hembras con dependientes: **HL** Hilary, **HH** Harare, **HM** Mpaka y **ZB** Zimbabwe, **ZZ** Zanzíbar, **ZR** Zaire), que nosotros no he visto durante nuestro tiempo de trabajo de campo. Estos individuos son de avistamiento muy esporádico, por su baja habituación, ya que ocupan el área más septentrional. Y se sospecha que pertenecen a otra comunidad.

Consideramos las clases de edad como siguen (modificadas de Goodall, 1986):

Adultos	Machos: más de 16 años de edad. Hembras: entre 14 y 15 años cuando la edad es conocida, o cuando tienen el 1º hijo, desconociendo la edad.
Subadultos	Machos: de 11 a 15 años de edad (pasan tiempo con el grupo de machos). Hembras: de 9 a 13 años de edad (es tiempo de transferirse a otra comunidad).
Juveniles:	Machos: de 6 a 10 años de edad. Hembras: de 6 a 8 años de edad.
Infantes:	En ambos sexos, desde que nacen hasta que se produce el destete, alrededor de los 5 años. Es cuando empiezan a construir su propio nido nocturno, aunque lo hacen antes si la madre tiene una nueva cría. Durante la infancia practican la construcción de nidos durante el día (incluso con 8 meses de edad) y en la infancia tardía también practican la construcción de nidos nocturnos al atardecer, en los que no pasan la noche.

Queremos aclarar que, durante nuestra primera etapa de campo, 50 individuos conformaban la comunidad, y en el segundo periodo sólo 45. En un año y medio desaparecieron 7 individuos (LB, SY, KL-KB, BR, GO y JO) y nacieron 2 (OG y TT). Las causas de las desapariciones no se conocen, pero posiblemente BR emigró a una comunidad vecina; KL puede que sucumbiera por su discapacidad; presumimos que una hembra que se encontró muerta era JO; agresiones inter-intra grupales y enfermedades pudieron haber acabado con el resto. El que 5 animales adultos desaparezcan en tan corto periodo de tiempo nos hace pensar que a pesar de un buen ritmo de nacimientos en el seno del grupo, factores como daños a largo plazo, producidos por lazos y trampas, y enfermedades contagiosas (como el brote de "gripe" ocurrido en febrero-marzo del 2001) están actuando en contra de su supervivencia.

Respecto de la historia de dominancia dentro de la comunidad de estudio, se sabe que SY y ST fueron el macho alfa y beta, respectivamente, desde 1987 hasta marzo de 1994. BB y TU les sucedieron, como machos alfa y beta, hasta el principio de 1998 (Goldberg & Wrangham, 1997), que es cuando MS empieza a ocupar la posición dominante y líder del grupo hasta la actualidad.



Foto 6. YB comiendo *Ficus natalensis*.



Foto 7. NL comiendo *Celtis africana*.



Foto 8. Grupo de machos marchando en Karambi Road.



**Foto 9.** TG comiendo frutos de *Ficus natalensis*.



**Foto 10.** YB, TG y TJ descansando en lo alto de *Ficus natalensis*.



**Foto 11.** MS en *Ficus natalensis*