



AGRESIONES LETALES EN CHIMPANCÉS INFANTICIDIO Y CANIBALISMO

Fina Guillén Ramírez

Directora: Dra. Palmira Saladié Ballesté

Trabajo de Final de Grado
GRADO DE ANTROPOLOGÍA Y EVOLUCIÓN HUMANA



UNIVERSITAT
ROVIRA I VIRGILI



Universitat Oberta
de Catalunya

CURSO 2021 - 2022

*Los chimpancés me han dado tanto... las largas
horas compartidas con ellos en la selva han
enriquecido mi vida más allá de lo imaginable...
Lo que he aprendido de ellos ha modelado mi
comprensión de la conducta humana y de nuestro
lugar en la naturaleza*

Jane Goodall

AGRADECIMIENTOS

Hace muchos años, en una conferencia que Steve Jobs realizó en la Universidad de Stanford (California), habló de los puntos que se conectan en la vida: situaciones, personas... momentos que sin darte cuenta construyen lo que serás mañana. Bueno, en mi historia, hay algunos puntos que empezaron a unirse justo cuando decidí retomar mis estudios y me decanté por el Grado de Antropología y Evolución Humana.

Uno de estos puntos tiene a Palmira Saladié como protagonista. Ella no solo aceptó ser mi directora, sino que supo ver en mí lo que ni yo misma fui capaz de intuir: mi pasión por los primates no humanos y específicamente por los chimpancés. Disfruté hacer este trabajo como nunca. Siempre bajo su supervisión, orientándome sobre cómo tratar el tema, sugiriendo cambios de perspectiva para que el trabajo tuviera consistencia e interés y animándome a continuar en mis momentos de bajón. ¡Gracias por tanto!

Otro de los puntos los ha protagonizado mis compañeros/as y profesores/as del Grado, gracias a ellos/as me he sentido acompañada en todo momento, hemos compartido dudas, risas, nervios, intereses... disfrutando juntos este camino. Y en especial a Judith y a Núria, con ellas coincidimos en la asignatura de TIC y nació una amistad que perdura aún, hicimos de la canción de Pedro Guerra "*La que camina*" nuestro himno y en los momentos en los que nos encontrábamos perdidas recurríamos a ella para volver a encontrar el rumbo. No puedo olvidar ni debo, a mis compañeros y compañeras de trabajo, que han tenido que soportar durante siete largos años, mis nervios al entregar los trabajos o al hacer las PS. Gracias a todos por estar ahí.

Pero estos puntos de conexión estarían incompletos si no tuviera la suerte de tener la mejor familia que se pueda llegar a tener, ellos me han apoyado en todo momento.

A mis padres, quienes me criaron para tener la libertad de seguir mis sueños y nunca rendirme. A Quim, que enseguida entendió que yo sentía por la antropología y la evolución lo que él siente al ver jugar el Girona FC, y siempre confió en mí y en mis posibilidades. Pero sobre todo y en especial a mis hijos, Roger y Oriol, que nunca se quejaron al ver cómo sacrificaba sus fines de semana para que yo pudiera estudiar. Sin vosotros, no lo hubiera logrado. ¡¡Mil gracias!!

ÍNDICE

1. RESUMEN	6
ABSTRACT	7
2. INTRODUCCIÓN	8
2.1 OBJETIVO GENERAL	10
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	10
2.3 HIPÓTESIS	11
3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DE LA CUESTIÓN	12
4. MATERIALES Y MÉTODOS	22
4.1 EL ÁREA DE ESTUDIO	24
PARQUE NACIONAL DE GOMBE, TANZANIA	25
PARQUE NACIONAL DE LAS MONTAÑAS DE MAHALE, TANZANIA	25
PARQUE NACIONAL DE KIBALE, UGANDA	25
BOSQUE DE BUDONGO, UGANDA	26
PARQUE NACIONAL DE LOANGO, GABÓN	26
4.2 ANÁLISIS DEL COMPORTAMIENTO	27
5. RESULTADOS	31
5.1 - Infanticidio y canibalismo en el Bosque de Budongo, Uganda (1971) - (Bygott, 1972), (Goodall, 1971).....	31
5.2 - Infanticidio y canibalismo en el Parque Nacional de Gombe, Tanzania (1971), Bygott (1972)	31
5.3 - Infanticidio con canibalismo en el Parque Nacional de Gombe, Tanzania (Goodall, 1977)	32
5.4 - Infanticidio sin canibalismo en el Parque Nacional de Gombe, Tanzania la zona de distribución de Kasakela (Goodall, 1977).....	33
5.5 - Infanticidio y canibalismo en el Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania – (Kawanaka, 1981)	34
5.6 - Infanticidio con canibalismo intracomunitario en el Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania (Nishida y Kawanaka, 1985).....	34
5.7 - Infanticidio en el Parque Nacional de Gombe, Tanzania (Wilson, 2004).....	35
5.8 - Infanticidio y canibalismo en el Parque Nacional de Kibale, Uganda. Comunidad de Ngogo (Watts y Mitani, 2000)	36
5.9 - Infanticidio y canibalismo en el Parque Nacional de Kibale, Uganda. Comunidad de Ngogo (Watts D.M., 2002)	37
5.10 - Infanticidio y canibalismo en el parque Nacional de Kibale, Uganda (Sherrow y Amsler, 2007)	37

5. 11 - Infanticidio con canibalismo en el Parque Nacional de Kibale, Uganda – Primer infanticidio con canibalismo intercomunitario (Murray, 2007).....	39
5. 12 - Infanticidio intragrupo de un neonato en las montañas de Mahale, Tanzania (Hitonaru, 2018).....	39
5.13 - Infanticidio de coalición de chimpancés <i>Pan troglodytes troglodytes</i> a gorilas <i>Gorilla gorilla gorilla</i> (Southern, et al., 2021).	40
5.14 - Infanticidio con canibalismo intracomunitario en la comunidad de Sonso en la Reserva Forestal de Budongo, Uganda (Leroux, 2021).....	41
6. DISCUSIÓN	42
7. CONCLUSIONES	54
8. BIBLIOGRAFÍA	56

1. RESUMEN

Los estudios sobre el comportamiento de los chimpancés comenzaron en las décadas de 1930 y 1940 (Llorente, 2009) pero no fue hasta la década de 1960 cuando se comenzó a hablar de primatología como una ciencia real, gracias a investigaciones realizadas por Goodall en Gombe y Nishida en Mahale (Mitani, 2009)

Las investigaciones en Uganda y Tanzania han proporcionado información sobre la evolución de la dieta, las relaciones sociales y el comportamiento de los chimpancés en la naturaleza.

Se ha comprobado que los chimpancés mantienen un comportamiento agresivo entre miembros de otras comunidades. Estas interacciones son generalmente dirigidas a un varón adulto o adolescente, una hembra adulta y/o a hembras con crías dependientes o individuos juveniles. No obstante, cuando el individuo con el que interactúan es una hembra en estro, la interacción generalmente no es agresiva. Estos ataques suelen ser fatales, en el caso de las crías el infanticidio suele terminar en canibalismo.

Se han propuesto diferentes hipótesis para explicar el canibalismo en los chimpancés. Por un lado, se ha hecho referencia a la hipótesis que considera que, matando a las crías, la hembra entra en celo y los agresores tienen mayor oportunidad de reproducirse. Otras propuestas se relacionan con la hipótesis del desequilibrio de poder, donde la agresión es considerada como un medio de protección y para expandir el territorio, y por lo tanto tener un mejor acceso a los recursos alimentarios y por otro lado, a la hipótesis de coalición, en la que se considera que las agresiones eliminan a futuros rivales. Algunos investigadores han propuesto una relación entre la violencia observada en los chimpancés y la guerra primitiva entre poblaciones. Estas hipótesis no están exentas de críticas, sin embargo, se ha sugerido que el canibalismo observado en la Gran Dolina, en la Sierra de Atapuerca, forma parte de un conjunto de agresiones intergrupales entre diferentes grupos de humanos primitivos.

Palabras clave: chimpancés, agresiones letales, infanticidio, canibalismo, canibalismo primitivo

ABSTRACT

Studies on chimpanzee behaviour began in the 1930s and 1940s (Llorente, 2009), but it was not until the 1960s that primatology began to be discussed as a real science, thanks to research by Goodall in Gombe and Nishida in Mahale (Mitani, 2009).

Research in Uganda and Tanzania has provided information on the evolution of chimpanzee diet, social relationships and behaviour in the wild.

Chimpanzees have been found to engage in aggressive behaviour between members of other communities. These interactions are generally directed at an adult or adolescent male, an adult female and/or females with dependent offspring or juvenile individuals. However, when the individual they are interacting with is an in-utero female, the interaction is generally not aggressive. These attacks are often fatal, with infanticide often resulting in infanticide in the case of cannibalism.

Different hypotheses have been proposed to explain chimpanzee cannibalism. On the one hand, reference has been made to the hypothesis that by killing the offspring, the female goes into oestrus and the aggressors have a better chance to reproduce. Other proposals relate to the power imbalance hypothesis, where aggression is considered as a means of protection and to expand territory, and therefore have better access to food resources, and on the other hand to the coalition hypothesis, where aggression is considered to eliminate future rivals.

Some researchers have proposed a link between the violence observed in chimpanzees and primitive warfare between populations. These hypotheses are not without criticism, however, it has been suggested that the cannibalism observed at Gran Dolina, in the Sierra de Atapuerca, is part of a set of intergroup aggressions between different groups of early humans.

Keywords: chimpanzees, lethal aggression, infanticide, cannibalism, primitive cannibalism

2. INTRODUCCIÓN

Para llevar a cabo este trabajo, se realizó una revisión biográfica de estudios realizados en comunidades de chimpancés en África desde la década de 1960. Este trabajo consta de seis apartados. La primera parte es una introducción a estudios realizados en África sobre grupos de chimpancés, dirigiendo su atención a comportamientos agresivos, presentación del objetivo general y específicos. En el segundo apartado se expone el marco teórico y el estado de la cuestión sobre el tema. En el tercer apartado se presentan los materiales y métodos empleados, así como una breve descripción de los lugares donde se realizaron los estudios. En cuarto lugar, los resultados obtenidos de las lecturas realizadas que exponen los casos de infanticidio y canibalismo descritos por parte de los investigadores que recogieron los datos durante su investigación. En quinto lugar, se hace una discusión sobre los datos obtenidos. Finalmente, se presentan las conclusiones extraídas de los datos proporcionados. El trabajo concluye con la bibliografía utilizada para la realización de este trabajo.

Los estudios sobre el comportamiento social de chimpancés iniciados a mediados del siglo pasado revelaron que la primatología y su metodología aplicada en el campo de la paleoantropología hacen viables los estudios del canibalismo primitivo (Terrazas, 2011). Los estudios de chimpancés en Uganda y Tanzania han proporcionado información sobre la evolución de la dieta, las relaciones sociales y el comportamiento de los chimpancés en la naturaleza.

Estas observaciones permitieron comprobar que los chimpancés se relacionan de manera agresiva con miembros de otros grupos vecinos de tal forma que son considerados animales socialmente agresivos. Estas interacciones agresivas, cuando se dirigen contra las madres con crías dependientes, suelen terminar en infanticidio y en numerosas ocasiones con el consumo de la cría, aunque no siempre se ha observado esta conducta.

El canibalismo es un comportamiento que se ha observado en varias especies de mamíferos, incluidos los humanos y los chimpancés. Se entiende por comportamiento caníbal *“el acto de comer tejidos – riñones, hígado, cerebro, pulmones, carne – de un individuo de la misma especie* (Saladié et al., 2017). En el caso de los humanos, este

comportamiento de consumo de miembros de la propia especie está generalmente rodeado de prejuicios que pueden sesgar las interpretaciones a la hora de estudiar este fenómeno.

Las interpretaciones conductuales en torno a la práctica del canibalismo en humanos se interpretan a través de hipótesis establecidas a partir del conocimiento en casos etnológicos, etnohistóricos e históricos. Sin embargo, se debe considerar el hecho de que la documentación etnográfica e histórica puede usarse para hipótesis causales, pero en conjuntos del Pleistoceno, la demostración es complicada ya que las analogías que puede haber en sociedades entre humanos modernos y extintos están limitadas por tener diferentes sistemas sociales y de subsistencia (Sanday, 1986). El exocanibalismo se entiende como un comportamiento de consumo cuando la víctima no pertenece al grupo, mientras que el endocanibalismo es un comportamiento de consumo observado dentro de la comunidad.

A través del estudio de 22 casos de episodios de violencia tanto intergrupales como intragrupal con resultado de infanticidio y en algunos casos de canibalismo en grupos de chimpancés, se ha procedido a realizar una tabla en la que se clasifican las diferentes agresiones letales.

Nos referimos a agresiones intercomunitarias cuando el ataque se suele producir fuera de la comunidad, es decir el ataque va dirigido contra miembros de otras comunidades vecinas. Mientras que las agresiones intracomunitarias son aquellas que se producen dentro de la misma comunidad. Asimismo, se ha realizado un análisis de comportamiento de estas agresiones para diferenciar los diferentes factores que las pueden motivar.

En este trabajo pretende analizar qué factores desencadenan la agresión en los chimpancés y cuál es la razón por la que eligen consumir a sus crías una vez que han sido asesinadas.

2.1 OBJETIVO GENERAL

- El objetivo general de esta investigación es analizar las conductas agresivas de los chimpancés para evaluar, cuestiones como si son agresiones intercomunitarias o también se pueden observar dichas agresiones dentro del grupo, las relaciones entre comensales y consumidos, consecuencias en la organización del grupo y en la captación de alimentos.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar cuáles son los factores o comportamientos que desencadenan la agresión.
- Realizar un análisis del comportamiento observado en el momento de los ataques, ya sea intercomunitario o intracomunitario.
- Analizar las diferentes hipótesis propuestas para explicar por qué se opta por el asesinato y consumo de individuos infantiles y/o juveniles
- Determinar si, siguiendo el análisis del comportamiento en casos de canibalismo en chimpancés, ayuda a establecer una hipótesis comprobable acerca de por qué ocurrió el canibalismo en grupos de homínidos del Pleistoceno.

2.3 HIPÓTESIS

- Los ataques intercomunitarios e intracomunitarios observados en chimpancés pueden tener diferentes raíces comportamentales: los ataques intercomunitarios podrían estar motivados por el acceso a los recursos y un dominio del territorio más beneficioso para el grupo (Goodall, 1977; Takahata, 1985; Boone, 1991; Watts y Mitani, 2000; Watts et al., 2002) mientras que las agresiones intracomunitarias podría estar motivado por un acceso o mantenimiento de rango dentro de la jerarquía del grupo (Sherrow y Amsler, 2007)
- El canibalismo observado en los grupos de chimpancés puede ayudar a entender el contexto que llevaron a los primeros homínidos a practicar el canibalismo.
- La antropofagia pudo haber sido una estrategia utilizada en contextos de competencia por los recursos o territoriales.

3. MARCO TEÓRICO Y ESTADO DE LA CUESTIÓN

Las investigaciones sobre chimpancés desarrolladas en Uganda y Tanzania, desde la década de los años 60, han proporcionado información sobre la evolución de las dietas, las relaciones sociales y el comportamiento de los chimpancés en su medio natural. Estas observaciones pudieron verificar que generalmente es un hecho recurrente observar agresiones violentas, tanto entre comunidades como dentro de las comunidades, y dentro de estos episodios de violencia, se han observado infanticidios y canibalismo (Goodall, 1977, 1979, 1986; Norikoshi, 1982; Stanford, 1995; Arcadi y Wrangham, 1999; Newton-Fisher, 1999; Wrangham, 1999; Watts y Mitani, 2000; Watts et al., 2002, 2006; Wilson et al., 2004; Wrangham et al., 2006; Sherrow y Amsler, 2007).

Los chimpancés pertenecen a los llamados grandes simios junto con los gorilas, los orangutanes y los bonobos. La estructura básica de estos grupos de primates está formada por grupos de multimacho y multihembra (MMMh) y su sistema social es el de fisión-fusión¹ (Llorente, 2019).

Los chimpancés pueden vivir en comunidades² que puede ir entre los 20 a 150 individuos (Goodall, 1986; Nishida, 1990; Watts, 1998; Boesch y Boesch-Achermann, 2000). El sistema social conocido como fisión-fusión es un mecanismo adaptativo que ayuda a equilibrar los pros y los contras de vivir en grupo (Lehman, 2004)

La formación de estos grupos o subgrupos se puede deberse a diferentes factores. Van Schalk (1983) y Dunbar (1998) afirman que la presencia de depredadores puede determinar la formación del grupo, otros, como Caraco y Wolf (1975) y Emlen (1991), afirman que la cooperación es un factor para tener en cuenta. Finalmente, Krebs y Davis (1993) consideran que la extracción de recursos es un factor importante en la agrupación o subagrupación.

Investigadores como (Itani y Suzuki, 1967; Goodall, 1986; Wrangham, 1986; Chapman et al., 1994; Matsumoto-Oda et al., 1998; Anderson et al., 2002) sugieren que el tamaño

¹ En las sociedades de fisión-fusión, los individuos de una comunidad se juntan y separan varias veces a lo largo de los días, semanas o meses de modo que los patrones de subagrupación son flexibles y variables (Stumpf et al., 2010)

² Estas comunidades de fisión-fusión suelen estar menos cohesionadas (Llorente, 2019)

de un grupo o subgrupos puede estar determinado por varios factores sociales y ambientales, incluido el tamaño y la calidad de los recursos a los que tienen acceso. En contraste, otros han considerado que la presencia de hembras en estro³ es un factor importante en la formación de grupos. (Goodall 1986; Matsumoto-Oda, 1999; Boesch y Boesch-Achermann, 2002)

El tamaño de la comunidad y la proporción de sexos puede estar condicionada también por factores demográficos y estos a su vez, influyen en factores de fisión-fusión (Goodall, 1986; Bosch, 1996; Newton-Fisher, 1999; Newton-Fisher et al., 2000).

Van Schalk y Van Hooff (1983) han propuesto que el tamaño y la cohesión del grupo están vinculadas a la organización ecológica y social. El uso del sistema de fisión-fusión ayuda a reducir la competencia dentro del grupo, por lo que éstos deberían ser cada vez más estables cuando la competencia es baja debido a que el tamaño del grupo es más reducido y el acceso a los recursos es más elevado. Los datos de las observaciones en poblaciones de chimpancés respaldan este argumento (Lehmann, 2004) por lo que, para Boesch y Boesch-Achermann (2000) el tamaño relativo y la duración de los grupos son proporcionales al tamaño de la comunidad. En otras palabras, al limitar el tamaño máximo del grupo y al reducir la flexibilidad, puede condicionar a la organización social de los chimpancés (Lehmann, 2004)

Los chimpancés machos se caracterizan por ser animales extremadamente sociales que suelen participar en actividades ruidosas e interacciones altamente agresivas (Mitani, 2009). Existe un elevado nivel de competición dentro y fuera de las comunidades. Las coaliciones entre machos son imprescindibles para llegar a conseguir el liderazgo del grupo y situarse así en la parte alta de la jerarquía. Cuando la competencia es dentro del grupo, está motivada por el mantenimiento del estatus dentro de la organización social, para lo cual hemos observado que se realizan coaliciones entre dos o más miembros.

³ Período en el cual una hembra está receptiva sexualmente.

Algunas actividades que fortalecen estas coaliciones son las de compartir carne y realizar patrullajes fronterizos⁴. El hecho de que los chimpancés compartan trozos de carne es un comportamiento que ha despertado curiosidad, ya que la carne es un recurso muy valioso por su alto contenido en micronutrientes y no es fácil de conseguir.

Los chimpancés suelen participar en patrullas de caza, durante estas patrullas los chimpancés viajan a través de los territorios en búsqueda de presas, en especial de colobos rojos. Es una actividad que implica un alto coste energético, puesto que durante la patrulla los chimpancés raramente se alimentan y suelen tener una duración de dos horas (Mitani, 2009).

Se han propuesto tres hipótesis para explicar por qué los chimpancés comparten carne:

- La carne como elemento para obtener ventajas en el apareamiento. Si los machos comparten carne con las hembras, estas últimas serán más receptivas al apareamiento, aumentando así la capacidad reproductiva del macho. Sin embargo, esta hipótesis fue rechazada tras los informes de chimpancés en el Parque Nacional de Tai en Costa de Marfil (Mitani, 2009).
- Nishida y Toshisada propusieron una posible función intrasexual⁵ para el intercambio de carne. Esta propuesta nació a raíz de un trabajo de campo en las Montañas de Mahale, donde los observadores pudieron comprobar cómo uno de los machos compartía selectivamente carne con otros machos y éstos a su vez lo apoyaban en las agresiones con otros machos. Por lo que, dicho macho fue sorprendentemente capaz de mantener su liderazgo durante un largo periodo de tiempo. Nishida y sus colaboradores, al ver este comportamiento propusieron la hipótesis de “vinculo social masculino”, esta hipótesis se basa en que los

⁴ Las patrullas involucran a los machos, quienes se mueven juntos en fila india y dirigidos hacia la periferia de su territorio. Cuando llegan su comportamiento cambia drásticamente. Los patrulleros se quedan en completo silencio, exploran visualmente el entorno, huelen el suelo y verifican los signos como la orina, las heces y los alimentos, dejados por sus congéneres. Ocasionalmente los patrulleros hacen profundas incursiones en los territorios de sus vecinos (Mitani, 2009)

⁵ Esta hipótesis fue formulada por Toshisada, Nishida y colegas al observar como Ntologi, un macho alfa, compartió carne selectivamente con otros machos, con lo cual obtuvo el apoyo incondicional de los machos con los que compartía la carne frente a las coaliciones formadas por otros machos con la intención de arrebatarse su posición de macho alfa. Ntologi se mantuvo como macho alfa durante 16 años, un hecho del cual, no se pudo hallar ningún precedente. (Mitani, 2009)

chimpancés utilizan la carne como un elemento político para mantener vínculos sociales con otros individuos (Mitani, 2009)

- Otra suposición acerca de compartir es que se convierte en una especie de “robo tolerado”⁶, por el cual el macho alfa permite que otros miembros accedan a la carne para evitar la conducta de mendicidad entre algunos miembros del grupo (Mitani, 2009)

Una de las formas más dramáticas de cooperación entre chimpancés son las patrullas fronterizas antes mencionadas. Es durante estos patrullajes que se registran interacciones más agresivas con miembros de otras comunidades. Este enfrentamiento generalmente tiene como objetivo proteger o ampliar el área de distribución y por ende el suministro del grupo (Mitani, 2009).

Las relaciones con miembros de otras comunidades suelen ser hostiles y los enfrentamientos pueden ser mortales. Los ataques pueden tener como objetivo a comunidades de machos y hembras, pero también pueden tener como objetivo a niños o bebés dependientes.

Se ha demostrado que estos ataques contribuyen a la expansión del territorio. Esta expansión territorial incluyó el acceso a mayores fuentes de alimento, lo que afectó la condición física de los chimpancés, por lo que Mitani atribuyó a los beneficios físicos derivados del mayor acceso a los recursos de los chimpancés e indirectamente se benefició la reproducción exitosa de las hembras de chimpancé (Mitani, 2009).

Los chimpancés que forman parte de una patrulla fronteriza adoptan una serie de conductas típicas como caminar en fila india, en silencio, olfatear el suelo en busca de orina, heces o alimentos que sus congéneres pudieron desear, deteniéndose a menudo a escuchar posibles vocalizaciones de chimpancés de otra comunidad. Los patrullajes se realizan siempre en la periferia de su área de distribución, aunque en algunas ocasiones, pueden adentrarse en el territorio de sus vecinos. Las patrullas son generalmente costosas en energía y algunos miembros pueden terminar perdiendo la vida debido a los ataques (Mitani, 2009).

⁶ Se ha observado como los chimpancés suelen estar cerca del macho que tiene en su poder la pieza de caza, con el objetivo de reclamar pequeñas porciones de carne (Mitani, 2009)

En determinadas ocasiones, y en circunstancias muy específicas, algunas hembras paridas se incorporan a nuevas comunidades con sus descendientes (Thompson et al., 2006; Nishida et al., 1985). Sin embargo, cuando se trata de machos adultos y, a veces madres con bebés dependientes, el ataque de algunos machos durante la patrulla fronteriza resulta extremadamente violento, provocando la muerte de algunos individuos (Goodall et al., 1979; Nishida y Kawanaka, 1985; Watts et al., 2006; Wilson et al., 2004).

La violencia con la que se ataca a los machos adultos es de tal magnitud que pueden causar numerosas lesiones, incluida la emasculación por amputación de los testículos y, en última instancia, la muerte (Goodall et al., 1979; Watts et al., 2006). La violencia que se realiza contra las hembras extrañas con crías dependientes a menudo resulta en infanticidio y, a veces, canibalismo (Goodall et al., 1979; Suzuki, 1971; Wilson et al., 2004).

Goodall (1986) observó cómo en la violencia intergrupala perpetrada por una comunidad en el Parque Nacional de Gombe en Tanzania, provocó la desaparición de una comunidad en la zona, matando a todos los machos del grupo. Se sospecha que otra comunidad, en este caso de Mahale, también en Tanzania, desapareció por la misma razón (Nishida et al., 1986)

Sin embargo, algunos investigadores creen que el hecho de que los altos niveles de violencia observados en estos ataques intergrupales han eclipsado la realidad de que los ataques fatales entre chimpancés de diferentes comunidades tienden a ser poco frecuentes (Kawanaka y Nishida, 1974; Goodall, 1986; Watts et al., 2006). Se llegó a esta conclusión, después de haber verificado por observaciones realizadas durante dieciocho años en las comunidades del Parque Nacional de Taï, en Costa de Marfil, primero en una comunidad y después a tres comunidades más, que, a pesar de la observación de macro coaliciones e interacciones agresivas entre comunidades, en ninguna se produjo un ataque letal (Boesch y Boesch-Achermann, 2000; Herbinger et al., 2001)

Power (1991) y Sussman (1999) han argumentado que la violencia intergrupala no es parte de una estrategia evolucionada, sino más bien una respuesta rara y aberrante a circunstancias inusuales, como el suministro intensivo. Sin embargo, estudios realizados

a diferentes comunidades han demostrado que la violencia intercomunitaria es una práctica común entre los chimpancés, incluso en lugares donde nunca ha existido el suministro (Wilson y Wrangham, 2003). Por el contrario, la frecuencia con la que ocurren estos ataques intergrupales entre chimpancés sugiere que se trata de formas estratégicas utilizadas cuando los beneficios netos que producirá el ataque se realizarán al menor costo (Huntingford y Turner, 1987; Archer, 1988)

Por lo tanto, las propuestas para explicar estos ataques se enfocan en los costos y beneficios proporcionados por la hipótesis del desequilibrio de poder, esta hipótesis se enfoca en los costos argumentando que los ataques ocurren cuando el tamaño de los grupos crea oportunidades de ganancias de bajo costo, mientras que el grupo que ha sido superado en número tiende a perder más (Manson y Wrangham, 1991; Wrangham, 1999).

Cuando la violencia intergrupales se dirige contra una hembra con cría dependiente, y el resultado final es infanticidio, se han ofrecido diferentes hipótesis:

- La hipótesis de la selección sexual se basa en la creencia que los machos aumentan su éxito reproductivo matando a las crías de hembras anestrosas, ya que estas volverán a entrar en estro en un período corto de tiempo y los machos se aparearán con ellas (Arcadi y Wrangham, 1999; Nishida et al., 1979). Se cree que el comportamiento promiscuo de las hembras de chimpancés es una conducta adaptativa que puede tener como objetivo disminuir el riesgo de infanticidio (Watts et al., 2000)
- La hipótesis de reducción de coaliciones rivales el argumento que sostienen quienes la defienden, es que al matar a los bebés varones, se reducirán las coaliciones y por lo tanto la competencia futura de las comunidades rivales (Nishida y Kawanaka, 1985; Takahata; 1985; Arcadi y Wrangham, 1999; Newton-Fisher, 1999; Kutsukake y Matsusaka, 2002)
- La hipótesis de la competencia por los recursos se basa en la suposición de que, si los atacantes reducen o repelen los potenciales competidores, tendrán un mejor acceso a los recursos (Goodall, 1977; Boone, 1991; Williams, 1999; Watts y Mitani, 2000; Kutsukake y Matsukaka, 2002; Watts et al., 2002)

Según Wilson et al. (2004) en los casos de infanticidio observados, la hipótesis de la selección sexual solo sería válida para individuos bebés, mientras que las otras hipótesis podrían aplicarse a individuos destetados. Esta hipótesis parece consistente cuando se practica el infanticidio en el grupo (Hamai et al., 1992; Arcadi y Wrangham, 1999). Nishida y Kawanaka (1985) observaron que la violencia en el grupo y el infanticidio a menudo se perpetraba contra hembras recientemente transferidas al grupo y que, por lo tanto, la paternidad de la descendencia estaba en duda.

Arcadi y Wrangham (1999) valoraron dentro de este tipo de violencia el rango que ocupaba la madre de la víctima dentro del grupo, ya que en la mayoría de las observaciones de violencia intragrupal, las víctimas eran de un rango periférico. Se ha registrado que después del infanticidio intragrupal, la madre de la víctima copula de manera más coercitivamente con el asesino de su bebé (Takasaki, 1985; Hamai et al., 1992; Arcadi y Wrangham, 1999). Sin embargo, en casos de infanticidio intergrupalo, no es posible verificar que las hembras atacadas, se aparearán con los atacantes en el futuro (Wilson et al., 2004)

Ha sido posible registrar cómo algunos de estos ataques intergrupales e intragrupal resultaron en infanticidio, luego la víctima fue consumida. La mayoría de los casos observados de canibalismo han sido por parte de machos adultos y adolescentes. Aunque en la comunidad de Gombe, se pudieron observar varios casos de infanticidio y posterior canibalismo perpetrado por hembras de alto rango y el ataque fue dirigido contra hembras de la misma comunidad y de rango inferior (Goodall, 1986). En algunos casos de canibalismo practicado por machos adultos y adolescentes, la víctima era totalmente consumida (Nishida y Kawanaka, 1985) Pero en otras ocasiones el consumo se hacía sin gran entusiasmo y se abandonaba la mayor parte del cadáver (Newton-Fisher, 1985)

El estudio de otros primates, como los langures, se ha observado que utilizan el infanticidio como un método para controlar el crecimiento de la población, equilibrando el tamaño del grupo y del hábitat (Sugiyama, 1965, 1980; Rudran, 1973; Hrdy, 1974). Durante sus observaciones en Gombe, Goodall (1977) notó que el infanticidio intracomunitario coincidió con un aumento en la densidad de la población, aumentando así las posibilidades de encuentros con comunidades vecinas. Siguiendo esta línea de

observación, Kawanaka (1981) abordó el análisis del infanticidio desde el punto de vista ecológico, ya que durante sus observaciones en las Montañas de Mahale, pudo verificar que los episodios de canibalismo intercomunitarios coincidieron con un cambio en la densidad de la población y un cambio en la relación espacial (Kawanaka, 1981).

Se analizó la importancia sociológica del infanticidio y el canibalismo perpetrado por chimpancés comparando los casos observados en langures y gorilas (Suzuki, 1971; Bygot; 1972; Goodall, 1977; Itani, 1977; Norikoshi, 1978; Nishida et al., 1979). Para Nishida et al. (1979) el canibalismo es una extensión del infanticidio, y el propósito de esta práctica es la de convertir a la “madre” en “hembra”, por lo que el infanticidio puede estar relacionado con el sistema de transferencia de las hembras de una comunidad a otra (Kawanaka, 1981). En el análisis sociológico del infanticidio y el canibalismo surgen dos cuestiones:

- Por un lado, se analizan el infanticidio y el canibalismo y su relación con el incesto. Una gran parte de los chimpancés machos suelen vivir en la misma comunidad durante toda su vida, sin embargo, las hembras alcanzan la madurez sexual se transfieren a otras comunidades (Kawanaka y Nishida, 1975; Nishida, 1979; Pusey, 1979). Esta movilidad de un grupo a otro por parte de las hembras funciona como un mecanismo para prevenir el incesto entre miembros de la misma familia (Itani, 1972; 1976; Nishida, 1979; Pusey 1979)
- Por otro lado, se plantea si la estructura del grupo unitario y su composición tiene un vínculo con el infanticidio y el canibalismo. Dentro de un grupo unitario de chimpancés, el número de machos es generalmente menor que el número de hembras y los machos jóvenes suelen estar en inferioridad numérica (Itani y Suzuki, 1967; Itani, 1972, 1974; Nishida, 1968, 1979)

Las investigaciones iniciadas en los años sesenta fueron realizadas desde una perspectiva primatológica. El objetivo principal de esta disciplina fue, desde su creación, proporcionar modelos sobre el comportamiento de los primates (gorilas y chimpancés) para dotar a la paleoantropología la posible evolución del comportamiento de los homínidos. (Terrazas, 2011)

La metodología utilizada por la primatología ha sido adoptada por la paleoantropología, estos métodos fueron: las metáforas anecdóticas, los modelos heurísticos para orientar la investigación y el marco teórico para comprender el proceso de hominización y humanización (Terrazas, 2011)

Según los modelos proporcionados por la primatología, se comparó la violencia entre grupos de chimpancés es similar a la guerra primitiva entre humanos. Estas afirmaciones se basan en el hecho que ambas especies utilizan alianzas entre machos durante los patrullajes realizadas en los límites del territorio y una violencia letal, que infligen principalmente contra adultos, esta violencia puede llevar a la muerte y desaparición del grupo (Goodall, 1986; Manson y Wrangham, 1991; Boehm, 1992; Whangham y Peterson, 1996; Boesch y Boesch-Achermann, 2000).

Estas afirmaciones no están exentas de críticas, ya que se supone ampliamente que existen diferencias entre ambas especies, especialmente en lo que respecta a los grupos humanos, debido a las relaciones de amistad, sexual, marital y social que persisten durante largos períodos de tiempo (Alexander, 1989; Knauft, 1991; Foley, 1995; Otterbein, 2004; Kelly, 2005)

A pesar de las críticas en contra del argumento sobre las interacciones violentas en grupos humanos primitivos, se ha sugerido que uno de los episodios de agresión intercomunitaria con canibalismo lo podemos encontrar en el nivel TD6.2 de la Gran Dolina, en la Sierra de Atapuerca, España. Los miembros del equipo encontraron los restos de 11 individuos en los que se podía apreciar modificaciones antropogénicas. Junto a los restos de *Homo antecesor* se pudieron identificar otros restos de fauna y herramientas líticas. El hecho de que se encontraran restos humanos mezclados con los de animales y herramientas líticas se interpretó como que el procesamiento de los restos de *Homo antecesor* no tuvo un trato diferente al de los animales que se hallaron en el nivel TD6.2 de Gran Dolina.

El método utilizado para analizar los restos fue desarrollado por Saladié et al (2012) y se realizaron comparaciones entre las edades observadas en los casos de infanticidio y canibalismo observado en grupos de chimpancés y los restos hallados en otros yacimientos prehistóricos europeos, dónde también se pudo identificar

comportamiento caníbal. Los datos obtenidos mostraron una similitud entre las edades de los individuos identificados en el nivel TD6.2 de Gran Dolina, con las víctimas de infanticidio en grupos de chimpancés. Por lo tanto, se ha sugerido que *Homo antecesor* se vio involucrado en interacciones violentas con miembros de otros grupos de *Homo antecesor*, quienes debían ocupar el mismo territorio y competir por los mismos recursos. En estos ataques violentos, las víctimas eran las que representaban menor costo y mayor beneficio para los atacantes (Saladié et al., 2012). Esta hipótesis es consistente con la hipótesis de desequilibrio de poder propuesta por Wrangham y colegas (1996).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

La metodología elegida para llevar a cabo este trabajo se basó en una revisión y búsqueda bibliográfica de la literatura académica sobre los estudios de chimpancés en el medio natural.

La búsqueda de estas fuentes de información siempre ha sido a través de libros, revistas especializadas, publicaciones científicas y páginas web, teniendo siempre en cuenta la fiabilidad de las fuentes consultadas. La literatura generada durante tantas décadas de investigación en el campo de la primatología ha sido realmente fructífera, de tal manera que los trabajos de investigación encontrados fueron numerosos y sobre una amplia variedad de temas.

Para llevar a cabo el análisis de los artículos, se ha mantenido constante la comunicación con la tutora/directora del TFG, la Dra. Palmira Saladié. Inicialmente con un enfoque de investigación bibliográfica donde se discriminaban las obras que no podían aportar mucho interés a la investigación, enfatizando aquellas que podían ser de utilidad. La redacción se realizaba por capítulos, los cuales estaban a cargo de la tutora y una vez finalizado se realizaba una revisión de todo el trabajo.

Con el fin de organizar los datos encontrados durante la investigación, se creó una tabla en la que se presenta cada caso individualmente. Esta tabla analiza 22 casos de infanticidio y canibalismo, en diferentes áreas geográficas de África, donde residen los chimpancés.

Para facilitar la comprensión de los datos detallados, la tabla se ha dividido en:

- Agresiones intercomunitarias con infanticidio, también se especifica si el asesinato termina con el consumo de la víctima o no. Se recoge la edad de las víctimas y la edad de los atacantes. Cuando el infanticidio finaliza en el consumo de la víctima, entra en la categoría de exocanibalismo.
- Agresiones intracomunitarias con infanticidio, también se especifica si el asesinato finaliza con el consumo de la víctima o no. Se recoge la edad de las víctimas y la edad de los agresores. Cuando el infanticidio finaliza en el consumo de la víctima, entra en la categoría de endocanibalismo.

- Agresiones interespecíficas. Se ha observado como los chimpancés, además de atacar a sus congéneres, también pueden atacar a individuos de otras especies. En esta tabla se analiza dos casos de agresión letal entre gorilas y chimpancés. En uno de los casos, la víctima una cría de gorila fue consumida por miembros del grupo, mientras que en la otra agresión se mata a la cría, pero no es consumida.

La segunda parte de la tabla trata sobre el comportamiento observado antes, durante y después del ataque. Es importante analizar el comportamiento previo de los chimpancés para comprender qué factores desencadenan el ataque. Del mismo modo, es importante observar la conducta antes y durante el consumo, la distribución de carne entre los chimpancés por la connotación social que conlleva.

4.1 EL ÁREA DE ESTUDIO

Como se ha mencionado a lo largo de este trabajo, se han realizado investigaciones sobre grupos de chimpancés en África. Para hacer observaciones sin alterar el comportamiento de los chimpancés, los investigadores primero había que habituar a los chimpancés a la presencia. De los cuarenta lugares donde se han estudiado chimpancés, cinco son los que más han sido referenciados:

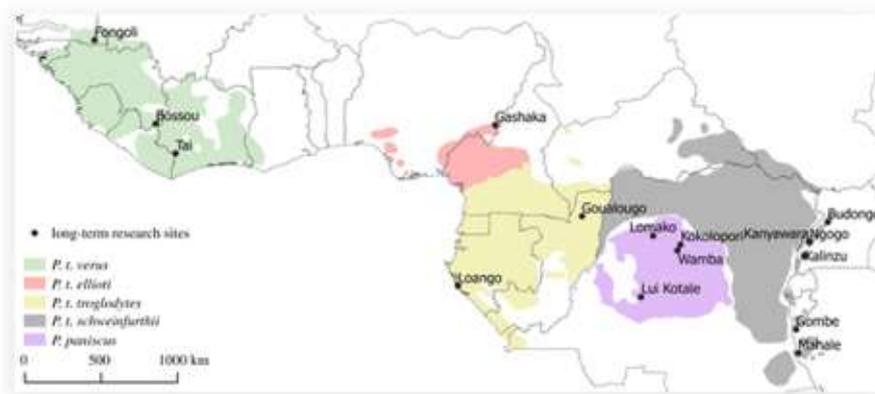


Figura 2. Distribución de chimpancés (*Pan troglodytes*) y bonobos (*Pan paniscus*) en toda África. Chimpancés divididos en cuatro subespecies (*verus*, *elliotti*, *troglodytes* y *schweinfurthii*) marcados en diferentes colores. Los sitios de estudio a largo plazo están marcados para una mejor comprensión de la distribución geográfica.

<https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2021.0149>

- Parque Nacional de Gombe, Tanzania
- Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania
- Parque Nacional de Taï en Costa de Marfil
- Parque Nacional de Kibale en Uganda
- Bosque Budongo en Uganda

Sin embargo, en nuestro estudio, nos enfocamos en las siguientes áreas de distribución de chimpancés:

PARQUE NACIONAL DE GOMBE, TANZANIA

El Parque Nacional de Gombe está ubicado en el oeste de Kigoma, en Tanzania. Los estudios de comportamiento de los chimpancés comenzaron en Gombe. Se han diferenciado tres comunidades: Mitumba, Kasakela y Kalande. Goodall estudió por primera vez la comunidad de Kasakela en 1960. Había otra comunidad, Kahama, la cual se separó de Kasakela en la década de 1970, pero esta comunidad se extinguió debido a los ataques de la comunidad de Kasakela. El trabajo en la comunidad de Mitumba comenzó a mediados de la década de 1980. El Centro de Estudios de Primates del Instituto Jane Goodall ha realizado observaciones sistemáticas durante años (JGICPS).

El trabajo de monitoreo y habituación de los miembros de la comunidad de Kalande comenzó en 1998 (Greengrass, 2000)

PARQUE NACIONAL DE LAS MONTAÑAS DE MAHALE, TANZANIA

El Parque Nacional de las Montañas de Mahale está ubicado a orillas del lago Tanganica en el oeste del Tanzania.

Los primeros estudios comenzaron en 1966 por Nishida. Las observaciones se dirigieron inicialmente al grupo K. En 1974 el número de individuos que componían el grupo era de unos 30, pero finalmente desapareció en 1982. (Nishida et al., 1985) Se cree que la causa de la desaparición se debió a los continuos ataques del grupo M, mucho más numeroso.

PARQUE NACIONAL DE KIBALE, UGANDA

El área de estudio del Parque Nacional de Kibale se encuentra en la parte Occidental de Uganda. El área de estudio se limita a partes de bosque húmedo maduro de altitud media, bosque secundario, pantanos y pastizales dominados por *Pennisetum purpureum*. Hay dos comunidades de chimpancés, la comunidad

de Ngogo y la comunidad de Kanyawra, entre ellas hay una distancia de unos 12 km de bosque ocupado por chimpancés deshabitados.

Las investigaciones en Kanyawara se llevaron a cabo entre 1983 y 1985 (Isabirye-Basuta 1998)

Ghiglieri (1984) estudió por primera vez la comunidad de Ngogo entre 1976 y 1978, estos estudios quedaron paralizados hasta 1993 que se reiniciaron.

La comunidad de Ngogo es una de las comunidades observadas más grandes con aproximadamente 144 miembros a mediados de 1999.

Las investigaciones en Kanyawara se realizaron entre 1983 y 1985 (Isabirye-Basuta 1998). Durante las investigaciones, tanto en Ngogo como en Kanyawra, se rastrearon chimpancés mientras realizaban patrullas fronterizas.

BOSQUE DE BUDONGO, UGANDA

El área de estudio de Budongo Forest se encuentra en el norte de Uganda y pertenece a Murchinson Falls Park.

La investigación sobre grupos de chimpancés se había realizado de manera intermitente en la década de 1960 (Reynolds y Reynolds, 1965, Suzuki, 1971).

Los estudios a largo plazo comenzaron en 1990 (Newton Fisher, 1999)

PARQUE NACIONAL DE LOANGO, GABÓN

El Parque Nacional de Loango está formado por una red de diferentes tipos de hábitat, incluidos bosques costeros y húmedos en el oeste, múltiples pantanos de tierras bajas alimentados por lagunas en el este y una variada selva tropical (Southern et al., 2019)

El trabajo de habituación de los chimpancés de la comunidad de Loango comenzó en el 2005 y se completó en el 2017. Todos los miembros del grupo se habituaron a la presencia humana.

4.2 ANÁLISIS DEL COMPORTAMIENTO

- En muchas ocasiones, los investigadores han podido comprobar el inicio de interacciones agresivas protagonizadas por los chimpancés con miembros de otras comunidades durante la realización de patrullas fronterizas. Los chimpancés a menudo viajan alrededor de su área de distribución, a veces incluso se adentran en el área de distribución vecina. El comportamiento de las patrullas fronterizas es característico: pasan varias horas moviéndose en fila india, en silencio, escuchando las vocalizaciones que pueden hacer congéneres de otras comunidades, olfatean el suelo en busca de excrementos o alimentos desechados por otros chimpancés.



Foto: Mitani et al, 2010

- Los chimpancés son hábiles cazadores. La caza es una actividad coordinada en la que cada uno tienen un papel que desempeñar. Entre sus presas favoritas se encuentran los monos colobos rojos, pero se les han observado cazando a otros mamíferos como jabalíes u otros primates como los gálagos. Según Bygott (1972) las piezas que suelen cazar van entre los 2 a 9 kilos (entre 5 y 20 libras). La caza es una actividad en la que participan generalmente los machos. Al consumir la carne de la presa se come primero la canal y el consumo es completo. No se observan comportamientos exploratorios y/o lúdico.



Figure 1. Tool-assisted hunting by chimpanzee at Fongoli, Sénégal. Adult male chimpanzee uses tree branch with modified end to (a–c) stab into a cavity within a hollow tree branch that houses a *Galago* he ultimately captures as (d) his adolescent brother looks on. Images are courtesy of BBC.



<https://www.flickr.com/photos/xhunter83/47116593471>

- Durante el consumo de carne se pudo observar que el cadáver suele estar en manos de un individuo, normalmente el macho alfa, mientras que los demás se sientan junto a él, esperando recibir una pequeña porción de carne. En ocasiones a esta conducta de mendicidad se le suma a otra de decomiso de pequeños trozos de carne, “robos tolerados” en que el macho alfa permite a otros machos tomar la carne asegurándose así futuras coaliciones.



Font: Sierra Norte Digital, Madrid

- Durante un ataque a miembros de otra comunidad, los chimpancés cooperan entre sí para prevalecer en el ataque. Estos ataques son extremadamente duros y a veces pueden provocar la muerte de uno de los miembros del otro grupo. (Mitani, 2009)



Fuente: BBC - <https://invdes.com.mx/medio-ambiente/los-motivos-tras-la-sangrienta-guerra-4-anos-chimpances-la-unica-tipo-documentada/>

- Los ataques a hembras con crías dependientes se caracterizan por la misma crueldad desplegada contra un extraño, sin diferenciar si la agresión es intercomunitario o intracomunitario. Una vez que han tomado posesión de la cría, suelen comenzar a consumirla aún viva. Durante la manipulación, la observan, la huelen, la sacuden y golpean a los árboles con ella. Este comportamiento difiere del comportamiento que se ha observado cuando la carne proviene de la caza.



Foto: IAN C. GILBY

5. RESULTADOS

En este apartado se presentarán detalles de las observaciones sobre 22 casos de infanticidio, en algunas de ellas se produjo canibalismo y en otras sólo se produjo la muerte de los individuos. Los episodios observados en algunos casos ocurrieron dentro del grupo – *violencia intragrupal* – y en otros casos ocurrieron fuera del grupo – *violencia intergrupala* – y dos casos de *violencia interespecífica*.

5.1 - Infanticidio y canibalismo en el Bosque de Budongo, Uganda (1971) - (Bygott, 1972), (Goodall, 1971)

Episodio de exocanibalismo, no se pudo documentar desde el inicio del ataque, ya que el observador llegó mientras la víctima ya estaba siendo consumida. De todos los registros sobre infanticidio, este es el primero que se documentó. (Bygott, 1972)

El observador del evento fue el profesor Akira Suzuki, la descripción fue recopilada tanto por Goodall (1977) como por Bygott (1972). La observación de Suzuki comenzó justo cuando la cría de pocos días/semanas estaba en posesión de uno de los machos dominantes. El consumo empezó estando el animal aún vivo. Los otros machos mostraron gran interés en tocar y mirar al bebé. Después de 2 horas, el grupo desapareció del área de observación, mientras el macho alfa cargaba el cadáver del bebé (Bygott, 1972). Se desconoce el sexo y la edad de la cría.

5.2 - Infanticidio y canibalismo en el Parque Nacional de Gombe, Tanzania (1971), Bygott (1972)

Bygott (1972) describió un episodio de violencia intergrupala y canibalismo, mientras realizaba tareas de seguimiento de un grupo de chimpancés en el Parque Nacional de Gombe, en Tanzania. El grupo se desplazaba dentro de su área de distribución cuando se encontraron con dos hembras adultas extrañas. Algunos miembros del grupo hicieron una demostración de fuerza atacando a las dos hembras extrañas. Una vez dieron por finalizado el ataque los chimpancés huyeron hacia unos matorrales profiriendo gritos de manera continuada. Más tarde, se volvió a encontrar al mismo grupo de chimpancés sentados en un árbol. Uno de los machos llevaba consigo una cría de un año y medio

aproximadamente, del que no se pudo determinar el sexo. Lo sostenía por las piernas a la cría y golpeaba la cabeza intermitentemente contra una rama. Estando aún vivo se empezó a consumir desde los muslos. Durante el consumo de la cría, el macho dominante compartió con algunos miembros del grupo trozos de carne. El cuerpo fue abandonado cuando aún quedaban restos de carne.

5.3 - Infanticidio con canibalismo en el Parque Nacional de Gombe, Tanzania

(Goodall, 1977)

En agosto de 1975 se observó tres casos de violencia intragrupal y posterior canibalismo en la comunidad de Kasakela. Goodall (1977) describió cómo una hembra de alto rango atacó a otras dos hembras de bajo rango de su propia comunidad. El primer caso de infanticidio intracomunitario ocurrió cuando una hembra de bajo rango de la comunidad de Kasakela, se encontraba sentada con su cría de 3 semanas en el área de alimentación. La hembra de alto rango junto a su familia cargó contra la madre y la cría. Aunque en un primer momento, la hembra atacada consiguió huir, se le dio alcance después de una larga persecución. Pese al intento de la hembra atacada de defender a su cría, ésta fue arrebatada de los brazos de su madre. Una vez que la agresora se hizo con la cría le mordió la cabeza provocándole así la muerte. Durante el consumo, se compartió la carne con los miembros de la familia de la hembra atacante. Cuando finalmente abandonaron el cadáver, se pudo observar que la cabeza y las cuatro extremidades de la cría habían sido consumidas.

El segundo caso de infanticidio intracomunitario ocurrió un año después de que se observara el primero en 1975 (Goodall, 1977). El ataque tuvo lugar entre una hembra de alto rango contra otra hembra de bajo rango y su cría. Antes de que ocurriera el ataque, las hembras de chimpancé se encontraban en el área de alimentación cuando la hija de la hembra de alto rango se acercó a la hembra con su cría y se quedó mirándola. La madre la cría lanzó un grito de advertencia y se alejó, pero la hembra de alto rango se abalanzó sobre ella. Luego de una demostración de fuerza donde patearon, golpearon y mordieron a la hembra que protegía a la cría, lograron arrebatársela. La hembra mató a la cría antes de su consumo y compartió la carne no sólo con su familia sino también con otros miembros del grupo.

El tercer caso de infanticidio intracomunitario ocurrió cuando la madre la regresó al centro de su área de distribución después de viajar todo el día con un grupo de chimpancés machos (Goodall, 1977). La hembra de alto rango y su familia nuevamente participaron en este ataque. Se acercaron a una de las hembras que iba acompañada por su cría de pocas semanas y su hija, una hembra infantil. Cuando las hembras se acercaron a contemplar a la cría, la madre la agarró en posición ventral y se dirigió hacia los árboles. Sin embargo, la hija de la hembra de alto rango consiguió atraparla y después de un duro ataque con patadas, mordiscos y golpes, consiguió arrebatársela a la cría huyendo con ella hacia el bosque, donde la mató con un mordisco en la cabeza. La hembra de alto rango le reclamó el cuerpo de la cría y esta se lo entregó de manera sumisa. Durante el consumo, el reparto de carne se hizo entre la hembra de alto rango y un huérfano que habitualmente las acompañaba. No se repartió la carne con otros miembros del grupo.

5.4 - Infanticidio sin canibalismo en el Parque Nacional de Gombe, Tanzania la zona de distribución de Kasakela (Goodall, 1977)

El asistente de campo Mpongo describió un caso de infanticidio intercomunitario mientras seguía a un grupo de chimpancés en la zona de distribución de Kasakela. El grupo se movía por su área de distribución. En ningún momento se observó el comportamiento típico de patrulla fronteriza. Más tarde se encontraron con otro grupo de una comunidad cercana y los chimpancés de Kasakela atacaron al grupo extraño. El ataque no se pudo documentar debido a la vegetación impidió que se pudiera observar con claridad.

Más tarde, el grupo se encontró con una hembra extraña acompañada de un bebé (después del ataque se pudo comprobar que se trataba de una hembra), que se aferraba a la parte ventral de la madre, y de un individuo juvenil (de sexo desconocido). Una de las hembras del grupo de Kasakela inició una demostración de fuerza hacia la hembra extraña. Este comportamiento suele ir acompañado de golpes en el suelo y golpes en los árboles cercanos. El individuo juvenil descendió del árbol y desapareció. Dos machos del grupo de Kasakela se sumaron a la demostración de fuerza iniciada por la hembra, mientras el resto del grupo se sentó en silencio, mientras el resto del grupo se sentaba en silencio, unos observaron y otros comenzaron a alimentarse. La hembra intentó huir,

pero en el intento esta se cayó del árbol. La madre la intentó recuperar, pero uno de los machos se adelantó y logró agarrarla. Se produjo un forcejeo entre la hembra extraña y el macho por la cría. Otro macho finalmente logró robar la cría y se fue con ella golpeándola entre las rocas, cuando se cansó del “juego” lanzó la cría a unos 40-50 metros. Otro chimpancé la recogió y la aseó durante un rato, luego lo arrojó al suelo. Cuando los chimpancés comenzaron a moverse de nuevo, otro chimpancé recogió el cadáver de la cría y lo cargó durante unos minutos, pero luego lo abandonó en los arbustos.

5.5 - Infanticidio y canibalismo en el Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania – (Kawanaka, 1981)

En junio de 1979, Kawanaka relató un episodio de violencia intergrupala y canibalismo. Mientras miembros del grupo M se alimentaban de los frutos de *Harungana madagascariensis*, se escuchó el jadeo de un macho y más tarde los gritos de una hembra. Algunos de los machos respondieron en voz baja mientras continuaban comiendo, pero parte del grupo se movilizó y se dirigió hacia el punto de donde provenían los gritos. A su llegada, el investigador descubrió que uno de los machos llevaba en las manos otro macho de pocos días de vida. No se pudo observar el momento del ataque, por lo que no fue posible registrar quien era la madre de la víctima. En el consumo participaron individuos de ambos sexos y de diferentes edades. En algunas ocasiones hubo reparto y en otras se observó cómo los chimpancés luchaban por apoderarse del cadáver.

5.6 - Infanticidio con canibalismo intracomunitario en el Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania (Nishida y Kawanaka, 1985)

En diciembre de 1983, Nishida y Kawanaka (1985), describieron un suceso de violencia intragrupal con canibalismo por parte de un grupo de machos del grupo de Mahale. La víctima era descendiente de una hembra que se había transferido años antes del grupo K al grupo M. La observación del evento se inició cuando el macho ya se apoderó de la cría, por lo que no se pudo relatar los momentos previos al ataque ni el ataque. En los primeros momentos del consumo, el macho compartió algunos trozos de carne con otra hembra adulta hasta que otro macho le arrebató, éste inició el consumo y también repartió carne entre los chimpancés que estaban más cercanos.

5.7 - Infanticidio en el Parque Nacional de Gombe, Tanzania (Wilson, 2004)

En esta ocasión se relatan dos casos de violencia intergrupala en la comunidad de Kasakela.

El primer episodio de violencia intergrupala con canibalismo fue descrito por los asistentes de campo Almasi y Alberto. Un grupo de chimpancés de esta comunidad viajaban hacia el norte mientras se alimentaban. Escucharon gritos de chimpancés en la distancia, el grupo se puso en alerta y algunos machos comenzaron una demostración de fuerza. En la zona había una hembra extraña junto a su cría de unos 4 meses de edad aproximadamente. Los machos la atacaron pateándola, golpeándola y mordiendo, mientras intentaban apoderarse de la cría. Finalmente, uno de los machos logró agarrarlo y lo mordió en el abdomen provocándole la muerte, pero sin consumirlo. Posteriormente, otro de los machos le arrebató el cadáver y comenzó a consumirlo, unos chimpancés se acercaron al macho para reclamar trozos de carne, éste los repartió de la misma forma que hacen con las presas de caza (Wilson et al., 2004)

Un segundo caso de violencia intergrupala con canibalismo ocurrió en octubre de 1998. En esta ocasión, los observadores que describieron el evento fueron Yahaya y Mkono quienes estaban siguiendo a un grupo de siete chimpancés de la comunidad de Kasakela, quienes estaban recorriendo su área de distribución. El grupo se encontró con dos hembras extrañas que iban acompañadas de sus crías de uno y dos años respectivamente, no se pudo registrar el sexo de los bebés. Cuando los machos vieron a las hembras, comenzaron una demostración de fuerza con patadas en el suelo y golpeando los árboles más cercanos, luego se abalanzaron contra ellas atacándolas violentamente e intentando apoderarse de las crías. Sólo consiguieron hacerse con la de menor edad, ya que la hembra con la cría de dos años consiguió escapar. La otra hembra también logró escapar tras del ataque. El macho que logró arrebatarse a la cría se subió a un árbol con ella y comenzó a consumirla mientras compartía carne con los demás miembros del grupo. Después de algunas horas comenzaron a moverse nuevamente, no se observó que consumieran alimentos vegetales durante el viaje. (Wilson et al., 2004)

5.8 - Infanticidio y canibalismo en el Parque Nacional de Kibale, Uganda. Comunidad de Ngogo (Watts y Mitani, 2000)

En este caso, se describen dos casos de violencia intergrupala con canibalismo en el Parque Nacional de Kibale.

El primer episodio de violencia intergrupala con canibalismo fue descrito por Watts y Mitani (2000). En abril de 1999, los observadores Watts y Mitani, así como los asistentes de campo Tumusiine y Magoba, realizaban un trabajo de seguimiento de un grupo de chimpancés, que estaban en su área de distribución.

Al grupo se le unió un macho de alto rango y un macho adolescente, en ese momento se inició el comportamiento propio de patrulla fronteriza: se viaja en silencio, olfateando el suelo en busca de restos de orinas y/o heces, realizando paradas para escuchar si detectan la presencia de machos de otros grupos vecinos.

Más tarde, encontraron con una hembra extraña y su cría, no se pudo determinar ni el sexo ni la edad del bebé. Los machos atacaron a la hembra pateándola, golpeándola y mordiendo. Durante el ataque, uno de los machos logró arrebatarse la cría, alejándose para comenzar a consumirla. Junto a él se sentaron otros machos adultos, algunos machos adolescentes, quienes también participaron en el evento, consumiéndolo por completo. (Watts y Mitani, 2000)

El segundo episodio de violencia intergrupala con canibalismo ocurrió en junio de 1999 (Watts y Mitani, 2000). Los observadores Watts y Mitani expusieron que iban siguiendo un grupo de chimpancés mientras éstos se alimentaban en su desplazamiento. Durante el viaje, se encontraron a una hembra extraña que viajaba con su cría de la que no se pudo registrar ni el sexo ni la edad. Uno de los machos adultos se abalanzó sobre la madre y la atacó, mientras que un macho adolescente agarró la cría y se dirigió hacia el bosque, perseguido por otros machos. Unos minutos más tarde, uno de los machos adultos llevaba a la cría ya muerta. Durante el consumo, se pudo observar al macho que se había apoderado del cuerpo de la cría compartir la carne con los demás machos del grupo.

5.9 - Infanticidio y canibalismo en el Parque Nacional de Kibale, Uganda. Comunidad de Ngogo (Watts D.M., 2002)

En esta ocasión, los investigadores Watts et al., (2002) describieron dos episodios de violencia intergrupala con infanticidio.

El primer caso de violencia intergrupala con canibalismo se produce tras la caza de colobos rojos *Procolobus badius*. Una vez han terminado de consumir la carne de colobo, se pusieron de nuevo en marcha y en esta ocasión iniciaron el comportamiento propio de una patrulla fronteriza. Momentos después del inicio de la patrulla, fueron escuchados unos gritos cercanos de otros chimpancés. El grupo empezó a correr en la dirección de donde venían los jadeos. Cuando los observadores llegaron a donde estaban los chimpancés, pudieron ver que uno de los machos tenía un bebé en sus manos. No se pudo observar el momento del ataque, tampoco se pudo registrar el sexo del bebé. Sin embargo, se estimó que debería tener aproximadamente 2 años. Durante el consumo se compartieron trozos de carne, aunque el consumo no fue completo ya que escucharon la presencia de otro grupo de chimpancés que los interrumpió. (Watts, 2002)

El segundo caso de violencia intergrupala sin canibalismo fue descrito por Watts y Mitani (2000). No se pudo registrar el ataque. Cuando llegaron los investigadores, se encontraron un macho que llevaba en sus manos una cría de chimpancé. No se pudo determinar ni la edad ni el sexo del bebé. No se observó consumo y tampoco fue posible registrar dónde abandonó el cadáver (Watts y Mitani, 2000)

5.10 - Infanticidio y canibalismo en el parque Nacional de Kibale, Uganda (Sherrow y Amsler, 2007)

Se relatan dos episodios de violencia intergrupala con canibalismo en la comunidad de Ngogo.

El primer caso de violencia intergrupala con canibalismo se produjo en octubre del 2001 y fue descrito por Sherrow y Amsler. Un grupo de chimpancés se movía dentro de su área de distribución, en un comportamiento propio de las patrullas fronterizas. Durante el trayecto se unieron al grupo algunos chimpancés que habían estado cazando colobos rojos. Cerca del mediodía se encontraron con una hembra extraña y su cría. Los machos

comenzaron una demostración de fuerza frente a la hembra y la empezaron a atacar pateándola, golpeándola y mordiendo, tratando de arrebatarle el bebé. Durante el ataque, uno de los machos logró apoderarse con la cría y se alejó con ella hacia el bosque seguido de otro macho. Lejos del lugar del ataque, lo mataron de un mordisco en el abdomen, pero hubo consumo en ese momento. El segundo macho recogió a la cría muerta y se alejó con ella. Poco tiempo después, se observó como un macho agarraba el cadáver de la cría y comenzó a consumir hasta que un macho adolescente se lo arrebató y empezó a jugar con él dándole golpes entre las ramas y arrastrándolo por el suelo. Cuando el grupo se puso en marcha de nuevo, dejó caer el cadáver, por lo que no se consumió por completo. No se pudo determinar el sexo ni la edad de la cría.

El segundo episodio de violencia intergrupala sin canibalismo fue observado en octubre del 2004. Los observadores Sherrow y Amsler (2007) expusieron que sucedió durante el seguimiento y observación de un grupo numeroso de chimpancés. A media mañana, el grupo empezó a presentar la conducta propia de las patrullas fronterizas. Durante el viaje, se escucharon vocalizaciones desde otra dirección y el grupo cambió el rumbo para ir hacia donde venían los gritos. Allí se encontraron con 4 hembras extrañas, varias de ellas iban con sus crías. Los machos iniciaron una demostración de fuerza y empezaron a atacarlas. Una de ellas logró escapar con su bebé. Los machos centraron su ataque en una de las hembras que iba con una cría dependiente, no se pudo determinar ni el sexo ni la edad de la cría. Durante el ataque, un macho adolescente logró agarrar al bebé y se fue con él. Le mordió el abdomen y lo destripó. No se observó consumo, el cadáver se abandonó en algún lugar del bosque.

Sherrow y Amsler (2007) describen un tercer caso de violencia intergrupala sin infanticidio en la comunidad de Ngogo. Antes del ataque con infanticidio, los machos habían atacado a dos hembras extrañas, una de ellas con una cría dependiente, que encontraron moviéndose en su área de distribución. Esta vez, las hembras pudieron huir. Sin embargo, alrededor del mediodía, cuando estaban en un área de alimentación, en el proceso de acicalarse, escucharon unas vocalizaciones. Descendieron del árbol y caminaron hacia el lugar de donde provenían los gritos. Allí encontraron con una hembra adulta con su bebé, no se pudo determinar ni el sexo ni la edad de la cría. Los machos comenzaron a atacar a la hembra, mientras ésta intentaba protegerla, pero sin éxito.

Cuando finalmente la hembra pudo huir del ataque, la cría presentaba heridas graves y se presentía un fatal desenlace, aunque éste no pudo ser registrado.

5. 11 - Infanticidio con canibalismo en el Parque Nacional de Kibale, Uganda – Primer infanticidio con canibalismo intercomunitario (Murray, 2007)

Este episodio de violencia intragrupal sin canibalismo ocurrió en junio del 2004, los observadores fueron Murray y tres de sus asistentes de campo, Msafiri, Alamasí y Selemeni, quienes describieron cómo un grupo de chimpancés adultos de la comunidad de Kasakela atacaron a una hembra adulta y a su cría de 3,5 años. El incidente ocurrió dentro del área de distribución de la comunidad de Kasakela, cuando el grupo se alimentaba de *Monanthotaxis poggei*.

Durante el tiempo que estuvieron alimentándose el grupo compaginaba el alimento con tareas sociales como el acicalamiento. En un momento determinado, uno de los machos se abalanzó sobre la cría de una de las hembras adultas. El macho empezó a patear a la cría y a golpear su cabeza contra los árboles y el suelo. La hembra se enfrenta al macho y finalmente logra llevarse a su cría, pero ésta presenta graves heridas y los observadores intuyeron el fatal desenlace.

5. 12 - Infanticidio intragrupo de un neonato en las montañas de Mahale, Tanzania (Hitonaru, 2018)

Episodio de violencia intragrupal con canibalismo ocurrido en diciembre del 2014 en las montañas de Mahale.

Durante el día, los chimpancés se movían dentro de su área de distribución mientras se alimentaban de vegetales. Un chimpancé hembra dio a luz, pero antes de que pudiera agarrar a su cría, un macho adulto se le acercó y agarró a la cría alejándose con ella. Cuando el asistente de campo pudo localizar al macho, estaba consumiendo al recién nacido y compartía trozos de carne con una hembra adulta y un macho adolescente. No se pudo registrar el sexo del bebé.

5.13 - Infanticidio de coalición de chimpancés *Pan troglodytes troglodytes* a gorilas *Gorilla gorilla gorilla* (Southern, et al., 2021).

El equipo de investigación de Southern fue testigo de dos casos de ataques interespecíficos a gorilas por parte de una comunidad de chimpancés.

El primer caso de infanticidio interespecífico sin canibalismo ocurrió en febrero del 2019. Los observadores Southern, Deschner y Pika describieron cómo un grupo numeroso de chimpancés de la comunidad de Rekambo se enfrentaron a un grupo más reducido de gorilas en la comunidad de Rekambo.

El primer infanticidio interespecífico tuvo lugar en febrero del 2019. Los investigadores Southern et al. (2021) describieron como un grupo de chimpancés se movía a lo largo de su área de distribución realizando una patrulla fronteriza cuando se encontraron con un grupo más reducido de gorilas. El lomo plateado se abalanzó sobre un chimpancé adolescente hembra y la lanzó a unos metros de distancia. Los chimpancés se excitaron y comenzaron a realizar demostraciones de fuerza atacando a tres hembras adultas de gorila, una de las cuales llevaba un bebé. No se pudo determinar ni el sexo ni la edad del bebé. Durante el ataque, el lomo plateado se retiró a una distancia de unos treinta metros. Una vez finalizado el ataque, se pudo ver a un chimpancé adulto jugando con la cría de un bebé gorila, pateándolo y golpeándolo. En ningún momento hubo la intención de consumir.

El segundo ataque interespecífico ocurrió en diciembre del 2019. Los observadores Southern et al. (2021) informaron como un grupo de chimpancés viajaban hacia el noroeste, llegando al límite de su área de distribución. Por el comportamiento que se pudo observar, se encontraban realizando una patrulla fronteriza. A media mañana, uno de los machos se detuvo en seco y empezó a gritar, lo que también excitó al resto del grupo y empezaron a gritar. Encontraron una hembra de gorila con su cría, la rodearon entre ocho machos adultos y comenzaron a patearla y golpearla e intentaban agarrar a la cría. Unos minutos más tarde, los investigadores pudieron observar a un chimpancé adolescente que llevaba una cría de gorila muerta en sus manos. El bebé tenía una herida abierta en el estómago que pudo haber sido la causa de la muerte. El cadáver pasó de un chimpancé a otro, para terminar en manos de una hembra adolescente que

comenzó a consumirlo. La carne fue repartida entre algunos chimpancés y consumieron una gran parte del cuerpo.

5.14 - Infanticidio con canibalismo intracomunitario en la comunidad de Sonso en la Reserva Forestal de Budongo, Uganda (Leroux, 2021)

Este episodio de violencia intragrupal fue registrado y descrito por el asistente de Bosco Chandia y el investigador Maël Leroux. Los hechos ocurrieron en julio de 2018. El día anterior al infanticidio, se registró un ataque a la madre de la cría consumida. El día del infanticidio, no se pudo observar el momento del ataque, pero los observadores sí que pudieron escuchar los gritos típicos de una interacción agresiva dentro del grupo. Cuando llegaron al lugar dónde se encontraban los chimpancés, encontraron que el macho alfa, llevaba a un bebé albino, aún con vida, pero con heridas graves, en sus manos llevaba a un bebé albino, aún con vida, pero con heridas graves, en sus manos. El macho alfa comenzó a morder las extremidades y la cabeza del bebé. Otros machos se sumaron al consumo y la carne se repartió entre ellos como es costumbre en una cacería. No se pudo determinar el sexo ni la edad de la cría.

6. DISCUSIÓN

Los chimpancés patrullan regularmente los límites de su área de distribución. Durante estos viajes de reconocimiento, pueden ocurrir interacciones violentas con individuos de otra comunidad.

La violencia intergrupala suele estar dirigida contra otros machos, a hembras extrañas y a hembras extrañas acompañadas de sus crías de comunidades vecinas (Bygott, 1972; Goodall, 1986, 1977; Nishida et al., 1985). Dentro del propio grupo pueden darse episodios de violencia (Goodall, 1977; Murray et al., 2004; Nishie, 2014; Leroux et al., 2019) e incluso se han observado ataques interespecíficos entre grupos de chimpancés y gorilas (Southern et al., 2019) Una de las consecuencias de estos ataques violentos es la muerte de crías. Se han informado asesinatos tanto intergrupala como intragrupal. Algunos de estos asesinatos terminan con la víctima canibalizada. En este trabajo presentamos 22 casos de violencia dirigida contra infantes de entre 0 a 3-3½ años, en algunos casos, el resultado simplemente fue la muerte de la cría, mientras que en otros casos la víctima fue consumida total o parcialmente. Entre los casos de homicidio cometido durante una agresión intercomunitaria, se encuentran los reportados por los investigadores Bygott (1971), Goodall (1975), Kawanaka (1979), Wilson, Wallauer y Pusey (1998), Watts y Mitani (1999), Watts, Mitani y Sherrow (2000), Sherrow y Amsler (2007). La mayoría de estos ataques fueron realizados por grupos de machos que oscilaban entre tres y ocho individuos (Tabla 1).

Solo el episodio descrito por Kawanaka (1979) fue perpetrado por un único macho. Los ataques ocurrieron cuando el grupo se movía dentro de su área de distribución. Durante algunos de estos desplazamientos, como los informados por Bygott (1972), Watts y Mitani (1999) y Sherrow y Amsler (2007) los grupos viajaron dentro de los límites de su área de distribución y en un comportamiento propio de patrullaje. Los investigadores pudieron observar que las interacciones violentas tendían a ser más frecuentes cuando el grupo se movía con el comportamiento típico de patrullaje.

De los casos que se muestran en la tabla, cuatro de estos asesinatos ocurrieron mientras el grupo patrullaba por los límites de su zona de distribución. El resto de los ataques se produjeron mientras la mayoría del grupo se desplazaba dentro de las áreas de

alimentación. En el momento del ataque, el nivel de violencia con el que atacan a las víctimas es extremadamente duro. El asalto comienza con una demostración de fuerza por parte de los atacantes. Aunque las agresiones son a menudo protagonizadas por machos, a veces se ha observado que las hembras también están involucradas en el ataque (Goodall, 1977). Durante estas demostraciones de fuerza, los machos patean el suelo, golpean o persiguen a la víctima por el bosque. Una vez que las víctimas están rodeadas, las atacan golpeándola, torturándolas y pateándolas. Si la víctima es una hembra con su cría dependiente, la agreden hasta lograr arrebatarse el bebé de los brazos. Tan pronto como la cría se ha separado con éxito de su madre, el macho que agarra a la víctima se aleja del lugar del ataque mientras los otros machos continúan arremetiendo contra la madre del bebé. En la mayoría de las peleas, la agresión no causa la muerte de la hembra adulta, pero la deja con heridas graves. En los casos presentados en la tabla sobre infanticidio intercomunitario, en diez de los 12 casos expuestos, la víctima fue devorada total o parcialmente. En muchos casos revelados, el banquete comienza mientras la víctima aún está viva. Durante el consumo, se pueden observar dos tipos de procesos: por un lado, la canal se consume por completo y, por otro lado, el consumo suele ser parcial o se toman pocos trozos de carne. Cuando el festín es completo, el hábito de consumo es la propia de partidas de caza, en la que los chimpancés consumen por completo a sus presas (Bygott, 1971; Wilson et al., 1998; Watts y Mitani, 1999), sin embargo, cuando el festín no es completo se puede deberse a una serie de razones, una de las cuales puede ser la proximidad de otros grupos de chimpancés pertenecientes a diferentes comunidades (Sherrow et al., 2007) o porque el mismo grupo haya participado anteriormente en una cacería de colobos rojos o hayan estado alimentándose antes del ataque y, por lo tanto, no muestran mucho interés a la hora de ingerir la carne (Wilson et al., 1998; Watts et al., 2000; Sherrow et al., 2007).

Tabla 1. Síntesis de casos de violencia intergrupala

Localización	Observador	Tipo	Número de individuos atacantes/ comensales	Número de individuos consumidos	Sexo del individuo consumido	Sexo de los comensales/atacantes	Edad de los comensales/atacantes	Edad de los consumidos o infanticidio
Parque Nacional de Gombe, Tanzania - comunidad de Kasakela	Jane Goodall (1975)	Infanticidio intercomunitario sin canibalismo	3 individuos	---	Hembra	Hembra y machos	Individuos adultos	Desconocido
Parque Nacional de Gombe, Tanzania	J.D. Bygott (1971)	Exocanibalismo	5 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos	Individuos adultos y adolescentes	1,5 años
Parque Nacional de Gombe, Tanzania	M. Wilson, W. Wallauer, A. E. Pusey (1998)	Exocanibalismo	8 individuos	1 individuo	Hembra	Machos	Individuos adultos y adolescentes	4 meses
Parque Nacional de Kibale, Uganda. Comunidad de Ngogo	Watts & Mitani (1999)	Exocanibalismo	6 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos	Individuos adultos y adolescentes	Desconocido
Parque Nacional de Kibale, Uganda. Comunidad de Ngogo	Watts & Mitani (1999)	Exocanibalismo	7 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos	Individuos adultos y adolescentes	Desconocido
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Watts, Mitani & Sherrow (2000)	Exocanibalismo	4 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos	Individuos adultos	2 años
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Watts, Mitani & Sherrow (2000)	Exocanibalismo	5 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos	Individuos adultos	2 años aproximadamente
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Sherrow & Amsler (2007)	Exocanibalismo	7 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos	Individuos adultos	Desconocido
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Sherrow & Amsler (2007)	Infanticidio intercomunitario sin canibalismo	7 individuos	---	Desconocido	Machos	Individuos adultos	Desconocido
Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania	Kenji Kawanaka (1979)	Exocanibalismo	1 individuo	1 individuo	Varón	Machos y hembra	Individuos adultos y adolescentes	Días de vida
Parque Nacional de Gombe, Tanzania	M. Wilson, W. Wallauer, A. E. Pusey (1998)	Exocanibalismo	7 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos y hembras	Individuos adultos e infantil	1 año
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Sherrow & Amsler (2007)	Exocanibalismo	7 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos y hembras	Individuos adultos y un adolescente	Desconocido

Tabla 2. Síntesis de la conducta durante el consumo en un ataque intercomunitario

Localización	Observador	Tipo	Descripción del comportamiento de los comensales en general
Parque Nacional de Gombe, Tanzania - comunidad de Kasakela	Jane Goodall (1975)	Infanticidio intercomunitario sin canibalismo	Conducta previa al ataque - Encuentro con un grupo de chimpancés extraños. Conducta durante el ataque - Golpes, persecución, intento de arrebatar la cría, muestran displays intimidatorios Conducta durante el consumo - no hay consumo, cargan durante un tiempo la víctima y después la abandonan
Parque Nacional de Gombe, Tanzania	J.D. Bygott (1971)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - Desplazamiento por el área de distribución. No se observa conducta propia de las patrullas fronterizas. Conducta durante el ataque - Ataque de varios machos, patadas, golpes, mordiscos. Conducta durante el consumo - El inicio del consumo empieza cuando la cría aún está viva. Se observa reparto de carne. El consumo del cuerpo no es completo.
Parque Nacional de Gombe, Tanzania	M. Wilson, W. Wallauer, A. E. Pusey (1998)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - El grupo se desplaza dirección norte mientras se alimentaban. Unos gritos los ponen en alerta, los machos realizan displays (demostración de fuerza) Conducta durante el ataque - Ataque violento contra una hembra extraña y su cría. Golpes, patadas y mordiscos. Conducta durante el consumo - Antes del consumo el cadáver es golpeado contra el suelo y ramas, durante el consumo se reparten la carne. Sólo consumen partes del abdomen y el brazo derecho, el resto del cuerpo queda intacto.
Parque Nacional de Kibale, Uganda. Comunidad de Ngogo	Watts & Mitani (1999)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - patrulla fronteriza: desplazamiento en silencio, olfateando el suelo y escuchando posibles sonidos. Conducta durante el ataque - Encuentro violento con una hembra extraña. Golpes, mordiscos, patadas y arrebato de la cría. Conducta durante el consumo - Conducta propia de cacería, se comparte la carne entre ellos. El cadáver se consume por completo
Parque Nacional de Kibale, Uganda. Comunidad de Ngogo	Watts & Mitani (1999)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - Conducta de alimentación y desplazamiento dentro de su área de distribución Conducta durante el ataque - Ataque a una hembra extraña con su bebé. Golpes, mordisco, patadas y arrebato de la cría. Los machos atacan violentamente a la cría, golpes, mordiscos y lo arrastran por el suelo del bosque. Conducta durante el consumo - Conducta propia de cacería, se comparte la carne entre ellos. El cadáver se consume por completo
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Watts, Mitani & Sherrow (2000)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - Durante el día el grupo estuvo cazando colobos rojos <i>Procolobus badius</i> y compartieron la carne. Se inicia una patrulla fronteriza y su comportamiento habitual. Conducta durante el ataque - No se observó Conducta durante el consumo - Cuatro machos se están alimentando de la caja torácica de una cría de chimpancé. El consumo es incompleto, abandonan gran parte de los restos en la selva.
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Watts, Mitani & Sherrow (2000)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - No se observó Conducta durante el ataque - No se observó Conducta durante el consumo - No se produjo consumo. El cuerpo fue abandonado en el bosque.
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Sherrow & Amsler (2007)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - Los machos formaban parte de una patrulla fronteriza Conducta durante el ataque - Encuentro con una hembra extraña y su bebé. La atacan dando golpes, mordiscos, patadas y arrebatan el bebé a la madre. Conducta durante el consumo - El consumo se inicia por el abdomen, el macho alfa es quien se apodera del bebé, comparte la carne con los otros miembros del grupo. No consumen todo el cadáver, se alejan al escuchar los gritos de un grupo vecino de chimpancés.
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Sherrow & Amsler (2007)	Infanticidio intercomunitario sin canibalismo	Conducta previa al ataque - No se observa Conducta durante el ataque - Dos machos atacan a dos hembras, una de ellas es juvenil. Ataque violento con patadas, golpes y mordiscos. No consiguen agarrar a la cría Conducta durante el consumo - No se observa consumo. Pero la cría presenta heridas graves de difícil curación.
Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania	Kenji Kawanaka (1979)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - Parte del grupo estaban alimentándose de fruta Conducta durante el ataque - no se observa. Conducta durante el consumo - Se observa como el macho dominante comparte carne con otros miembros del grupo. Hay algunos enfrentamientos por hacerse con el cadáver. La carne la acompañan con hojas secas de <i>Aframomum</i> . El cadáver fue consumido en su totalidad.
Parque Nacional de Gombe, Tanzania	M. Wilson, W. Wallauer, A. E. Pusey (1998)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - desplazamiento por su área de distribución Conducta durante el ataque - Ataque violento contra dos hembras con crías dependientes. Una de las crías fue lanzada a metros de distancia, la otra cría la retuvo uno de los machos Conducta durante el consumo - El macho mata a la cría de un mordisco en el abdomen. Se observa reparto de la carne, conducta similar a la que se produce después de una cacería de colobo rojo. Se consumió el cuerpo en su totalidad
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Sherrow & Amsler (2007)	Exocanibalismo	Conducta previa al ataque - Los machos formaban parte de una patrulla fronteriza Conducta durante el ataque - Ataque violento a cuatro hembras extrañas con sus crías, consiguen agarrar una de las crías. Conducta durante el consumo - Uno de los machos inicia el consumo de la cría desde el abdomen, el resto de individuos intentan conseguir trozos de carne pero no lo consiguen. El macho no comparte la carne y se va con el cadáver, más tarde vuelve pero ya no lo lleva con él. No se observa si el consumo ha sido completo.

Además de los casos de violencia intergrupala que resulta en infanticidio y canibalismo. En este trabajo describe ocho casos de violencia intragrupal. Goodall (1977), Nishida y Kawanaka (1983), Nishie (2014), Leroüx (2018) y Murray (2004) han descrito estos eventos. Murray (2004) describe solo el caso de un infanticidio sin canibalismo (Tabla 3).

A diferencia de los ataques intercomunitarios, en los ataques intracomunitarios no se observó una causa concreta que pudiera ser el origen de dicho estallido de violencia. En la mayoría de los ataques informados, los chimpancés participan en actividades sociales como acicalarse, jugar y alimentándose. El único factor común a estos ataques es que los perpetradores son generalmente individuos que ocupan un lugar elevado en la jerarquía dentro del grupo, mientras que las víctimas son generalmente hembras de menor rango o pertenecientes a un grupo vecino y transferido al grupo actual. Un comportamiento de transferencia que corresponde a la estructura social de los chimpancés de fisión-fusión.

La agresión intracomunitaria, como la agresión intercomunitaria, refleja una violencia extrema. Estos actos violentos suelen ser patadas, golpes, mordiscos y persecuciones. En estos ataques, los agresores pueden ser tanto hembras como machos (Goodall, 1977; Nishida y Kawanaka, 1983; Murray, 2004; Nishie, 2014; Leroüx, 2018). El ataque se lleva a cabo hasta que el bebé es sustraído de la madre, el ataque continúa mientras que el individuo que ha capturado con éxito al bebé se aleja del lugar del ataque. En tres ocasiones se ha observado cómo mataban a la cría antes del consumo (Goodall, 1977) y en otros cinco casos, la víctima estaba con vida. En la mayoría de los casos los cuerpos no fueron consumidos completamente.

Tabla 3. Síntesis de casos de violencia intragrupal

Localización	Observador	Tipo	Número de individuos atacantes/ comensales	Número de individuos consumidos	Sexo del individuo consumido	Sexo de los comensales/atacantes	Edad de los comensales/atacantes	Edad de los consumidos o infanticidio
Parque Nacional de Gombe, Tanzania - comunidad de Kasakela	Jane Goodall (1975)	Endocanibalismo	3 individuos	1 individuo	Desconocido	Hembras y macho	Individuo adulto, individuo adolescente y un individuo infantil	3 semanas
Parque Nacional de Gombe, Tanzania - comunidad de Kasakela	Jane Goodall (1975)	Endocanibalismo	3 individuos	1 individuo	Desconocido	Hembras y macho	Individuo adulto, individuo adolescente y un individuo infantil	3 semanas
Parque Nacional de Gombe, Tanzania - comunidad de Kasakela	Jane Goodall (1976)	Endocanibalismo	2 individuos	1 individuo	Desconocido	Hembra y macho	Individuo adulto y individuo infantil	3 semanas
Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania	T. Nishida y K. Kawanaka (1983)	Endocanibalismo	1 individuo	1 individuo	Varón	Macho y hembra	Individuos adultos	3 meses
Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania	Hitonaru Nishie (2014)	Endocanibalismo	5 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos y Hembras	Individuos adultos y adolescentes	recién nacido
Reserva Forestal de Budongo, Uganda. Comunidad de Sonso	Leroux (2018)	Endocanibalismo	3 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos	Individuos adultos	Desconocido
Parque Nacional de Gombe, Tanzania	Murray (2004)	Infanticidio intracomunitario sin canibalismo	1 individuo	---	Varón	Macho	Individuo adulto	3,5 años

Tabla 4. Síntesis de la conducta durante el consumo en un ataque intracomunitario.

Localización	Observador	Tipo	Descripción del comportamiento de los comensales en general
Parque Nacional de Gombe, Tanzania - comunidad de Kasakela	Jane Goodall (1975)	Endocanibalismo	Conducta previa al ataque - Ataque dentro de la comunidad entre dos hembras de diferentes rango Conducta durante el ataque - Mordiscos, patadas, golpes contra la madre de la víctima Conducta de consumo - se inicia con la cría muerta, se reparte la carne entre la familia. Las partes consumidas fueron: cabeza y las cuatro extremidades.
Parque Nacional de Gombe, Tanzania - comunidad de Kasakela	Jane Goodall (1975)	Endocanibalismo	Conducta previa al ataque - Ataque dentro de la comunidad entre dos hembras de diferentes rango. Conducta durante el ataque - Mordiscos, patadas, golpes contra la madre de la víctima Conducta durante el consumo - Se mata a la cría antes del consumo. Se observa reparto de carne. No se consume parcialmente: cabeza y extremidades.
Parque Nacional de Gombe, Tanzania - comunidad de Kasakela	Jane Goodall (1976)	Endocanibalismo	Conducta previa al ataque - Ataque dentro de la comunidad entre dos hembras de diferentes rango Conducta durante el ataque - Mordiscos, patadas, golpes contra la madre de la víctima. Conducta durante el consumo - se mata a la cría antes del consumo. Se observa reparto de carne pero solo con un chimpancé infantil. La madre de la víctima presenta actitud sumisa a la agresora, ésta la tranquiliza con pequeños golpes
Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania	T. Nishida y K. Kawanaka (1983)	Endocanibalismo	Conducta previa al ataque - no se registró. Conducta durante el ataque - No se observó Conducta durante el consumo - El macho adulto sólo compartió algunos trozos de carne con una hembra adulta. El resto de grupo reclamaron trozos de carne pero sin éxito.
Parque Nacional de las Montañas de Mahale, Tanzania	Hitonaru Nishie (2014)	Endocanibalismo	Conducta previa al ataque - Conducta social, grooming, alimentación Conducta durante el ataque - No se observa ningún ataque, el macho se apodera del bebé recién nacido por sorpresa Conducta durante el consumo - Se observa conducta propia de caza, reparto de carne entre algunos individuos adultos y adolescentes.
Reserva Forestal de Budongo, Uganda. Comunidad de Sonso	Leroux (2018)	Endocanibalismo	Conducta previa al ataque - No se observa Conducta durante el ataque - Interacción agresiva dentro del grupo, la densa vegetación no deja vislumbrar con claridad el ataque. Conducta durante el consumo - Se observa reparto de carne entre los miembros del grupo. No se consume en su totalidad
Parque Nacional de Gombe, Tanzania	Murray (2004)	Infanticidio intracomunitario sin canibalismo	Conducta previa al ataque - Conducta social, grooming. Conducta durante el ataque - Uno de los machos coge por sorpresa a la cría y se aleja con él arrastrándolo y dándole golpes en el suelo con la cabeza de la cría. La madre consigue arrebatarse la cría después de recibir golpes, patadas y mordiscos Conducta durante el consumo - No se observa consumo. Pero la cría presenta heridas graves de difícil curación.

Este trabajo también describe dos ataques interespecíficos entre un grupo de chimpancés y un grupo de gorilas, cuyas interacciones violentas tuvieron como resultado la muerte de dos crías gorilas (Tabla 5).

Aunque se pudo observar el consumo de una de las víctimas, esto no puede ser considerado canibalismo al no ser de la misma especie. La víctima fue consumida de la misma manera que se consume una cacería (Tabla 6).

En ambos encuentros, los chimpancés superaron en número al grupo de gorilas y se movieron a lo largo de los límites de su área de distribución, en un comportamiento típico de patrulla fronteriza.

Se observó cómo, en uno de los ataques, el primero en interactuar de forma violenta fue el lomo plateado cuando atacó a una hembra adolescente de chimpancé. El segundo ataque es iniciado por el grupo de chimpancés después de encontrar a una hembra de gorila sola con su cría. Durante la interacción, la demostración de fuerza de los chimpancés hace que el lomo plateado retroceda a unos metros de distancia del ataque y no interviene para proteger al pequeño grupo de hembras de gorilas.

Tabla 5. Síntesis de los casos de violencia interespecífica

Localización	Observador	Tipo	Número de individuos atacantes/comensales	Número de individuos consumidos	Sexo del individuo consumido	Sexo de los comensales/atacantes
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Southern, Deschner & Pilka (2019)	Infanticidio interespecífico sin consumo	8 individuos	1 individuo	Desconocido	Machos y Hembras
Parque Nacional de Loango, Gabón. Comunidad de Rekambo	Southern, Deschner & Pilka (2019)	Infanticidio interespecífico sin consumo	1 individuo	---	Desconocido	Macho

Tabla 6. Síntesis de la conducta durante el consumo en un ataque interespecífico

Localización	Observador	Tipo	Descripción del comportamiento de los comensales en general
Parque Nacional de Kibale, Uganda	Southern, Deschner & Pilka (2019)	Infanticidio interespecífico sin consumo	Conducta previa al ataque - Patrulla fronteriza Conducta durante el ataque - Demostración de fuerza (display) hacia una hembra gorila. Golpes, patadas, mordiscos y persecución. Conducta durante el consumo - El cadáver pasó por diferentes chimpancés antes del consumo. Durante el consumo pasó por diferentes manos, algunos compartieron, otros no.
Parque Nacional de Loango, Gabón. Comunidad de Rekambo	Southern, Deschner & Pilka (2019)	Infanticidio interespecífico sin consumo	Conducta previa al ataque - Patrulla fronteriza Conducta durante el ataque - Demostración de fuerza por parte del gorila, los chimpancés responde al ataque Conducta durante el consumo - Se observa como un chimpancé macho tiene una cría de bebé. Lo golpea, lo arrastra, lo huele y finalmente lo lanza a metros de distancia. No se observa consumo.

El infanticidio parece haber sido perpetrado por machos en muchas especies de primates no humanos (Struhsaker y Leland 1987; Hrdy et al., 1986). Aún no está claro cuáles son los beneficios de los infanticidios observados en grupos de chimpancés. Para ello, se han propuesto algunas posibles hipótesis para explicar esta práctica.

Por un lado, se considera la posibilidad de que este comportamiento promueva la selección sexual, ya que el infanticidio acorta los intervalos de nacimientos y los machos tienden a aumentar sus posibilidades de éxito reproductivo (Watts et al., 2000). Sin embargo, esta premisa no es del todo consistente con el infanticidio perpetrado por los chimpancés durante las agresiones intercomunitarias. Esto se debió a que las hembras agredidas suelen pertenecer a otro grupo vecino y después del ataque huían del lugar del ataque y no se trasladaban al grupo agresor. Si es cierto que la hipótesis de la selección sexual puede explicarse por un beneficio indirecto, ya que las comunidades

atacantes pueden expandir sus áreas de alimentación y con ello las hembras de dicha comunidad se beneficiarán de una mejor nutrición, mejorando así su éxito reproductivo. (Watts et al., 2006). Sin embargo, este beneficio indirecto de la hipótesis del sexo en grupo, propuesta por Watts y colegas, no se ha verificado.

Aunque el infanticidio perpetrado dentro de la comunidad parece seguir los principios propuesto por la selección sexual (Hamai et al., 1992; Arcadi y Wrangham, 1999) se ha encontrado que los ataques están dirigidos hacia aquellos bebés en los que se duda quien puede ser el padre o de madres que se han transferido al grupo recientemente (Nishida y Kawanaka, 1985). Después de la agresión, se observó que la madre se apareaba mayoritariamente con el macho agresor (Takasaki, 1985; Hamai et al., 1992; Arcadi y Wrangham, 1999). El comportamiento observado por los investigadores podría explicarse como un comportamiento adaptativo de las hembras para asegurar la supervivencia de futuras crías, ya que los machos protegen a las hembras de su comunidad del ataque de machos de grupos vecinos.

En segundo lugar, Wrangham y colegas, (1996) desarrollaron la hipótesis sobre el desequilibrio de poder. Esta propuesta intentaba explicar el por qué los chimpancés usan la agresión letal para defender su territorio, al enfatizar en los costos y los beneficios que de las agresiones entre grupos. Los estudios respaldan la opinión de que los animales usan las interacciones agresivas cuando, una vez que se evalúan las posibilidades, consideran que dicha agresión resultará más beneficiosa. (Wilson et al., 2003).

Los costos de la agresión pueden provocar lesiones leves o graves y/o pérdida de la vida, así como la pérdida de una gran cantidad de energía y de oportunidades. De hecho, el tiempo invertido en la agresión podría dedicarse a alimentarse o aparearse. Los beneficios que puede traer una interacción agresiva será tener acceso a más recursos y a más hembras. Por lo tanto, una vez evaluado los costos y los beneficios, el hecho de pasar a la acción estará condicionado a varios factores, por un lado, cómo se distribuyen los recursos y, por otro, la evaluación del grupo oponente y cuáles pueden ser sus motivaciones y capacidades (Wilson et al., 2003). Los informes sobre los costes/beneficios argumentan que estas agresiones se realizaron cuando los beneficios superen a los costos (Archer, 1988; Huntingford y Turner, 1987; Wilson, 2003).

La hipótesis del desequilibrio de poder sugiere que los chimpancés realizan ataques para competir por los recursos, Kutsukake y Matsusaka (2002), Williams (1999). La competencia por los recursos predice que los machos atacan a cualquier rival que se encuentren, excepto a las hembras adolescentes, ya que son parejas potenciales (Wolf y Schulman, 1984). En estos ataques, los agresores consideran la posibilidad de reducir a posibles competidores. Aunque en la mayoría de los casos, solo repelen a los posibles rivales y evita que hagan incursiones futuras al lugar donde se produjo el ataque (Pusey, 2001)

Otra consecuencia de la hipótesis del desequilibrio de poder es la reducción de las futuras alianzas de las comunidades rivales (Takahata, 1985; Nishida y Kawanaka, 1985; Newton-Fisher, 1999; Arcadi y Wrangham, 1999; Kutsukake y Matsusaka, 2000). La reducción de futuras alianzas comienza con el exterminio de bebé varones. Sin embargo, se ha constatado que, si bien es cierto que se asesina más varones que hembras, también son víctimas de agresiones fatales. Por lo tanto, se cree que no solo se reducirá el número de machos en el futuro, sino que también demostrará que el infanticidio es una agresión de bajo costo y tergiversar el género de la víctima no es una gran pérdida. (Wilson et al., 2003).

De manera similar, para Kawanaka (1981) el infanticidio puede estudiarse desde una perspectiva ambiental. Los monos langur regularmente practican el infanticidio en un intento de lograr un equilibrio ecológico entre el tamaño de la población y el hábitat (Sugiyama, 1965; 1980; Rudran, 1973; Hrdy, 1974). Goodall (1977) encontró un vínculo entre el comportamiento infanticida perpetrados por los chimpancés de Gombe y el aumento de la densidad de la población de estos grupos, lo que llevó a encuentros frecuentes entre comunidades rivales. (Kawanaka, 1981)

A nivel social, Nishida et al., (1979) sugieren que, en el comportamiento infanticida, el canibalismo es una extensión adicional de dicho comportamiento. En este sentido, el infanticidio transforma a la “madre” en “hembra” por lo que no excluye que esta práctica se vincule con el sistema de transferencia de las hembras. (Kawanaka, 1981).

Como se describe en este artículo, se han observado interacciones violentas entre grupos de chimpancés desde las décadas de 1960 y 1970. Estas interacciones conducen a la hipótesis de que, contrariamente a lo planteado, ni la muerte ni la guerra pueden considerarse dominio exclusivo de los humanos. A través del registro fósil, se puede confirmar que tanto *Homo sapiens* como otras especies extintas cometieron canibalismo.

Uno de los registros más antiguos para encontrar signos de canibalismo se encuentra en el nivel TD6.2 de Gran Dolina en la Sierra de Atapuerca en (Burgos, España). Este yacimiento pertenece al Pleistoceno inferior tardío, donde por el momento se han recuperado 181 especímenes (entre huesos y dientes) pertenecientes a 11 individuos *Homo antecessor* (Saladié et al., 2015; Saladié et al., 2012). Los restos muestran alteraciones realizadas por otros homínidos, lo que sugiere que los individuos de los ancestros humanos habían sido procesados y consumidos por otros individuos de la misma especie. En el mismo nivel donde se encontraron los fósiles de *Homo antecessor*, también se encontraron restos de fauna y herramientas de piedra. Se encontraron huesos en la misma medida que partes de otros animales, lo que significa que el manejo de las presas fue similar, por lo que no se dio preferencia a los individuos que se comían. Por lo que se ha desestimado el carácter ritual o ceremonial del canibalismo.

Investigadores como Fernández-Jalvo y colegas (1999) argumentaron que el canibalismo observado en Gran Dolina no puede atribuirse al canibalismo de subsistencia, ya que los estudios paleoclimáticos y paleoambientales han concluido que las fuentes de alimentos eran abundantes durante este período interglacial y, por lo tanto, debe tenerse en cuenta el canibalismo practicado sobre *Homo antecessor* como canibalismo gastronómico. Sin embargo, Saladié y Rodríguez-Hidalgo rechazan esta clasificación ya que denota un placer en el consumo de la carne que desconocemos si ocurrió.

Saladié y colaboradores (Saladié et al., 2012; Saladié et al., 2014) realizaron un estudio comparativo de los restos encontrados en el nivel TD6.2 de Gran Dolina con los restos hallados en otros yacimientos prehistóricos europeos donde se han identificado modificaciones antropogénicas en los restos analizados.

Las comparaciones entre sitios arqueológicos no mostraron diferencias en las modificaciones antropogénicas, pero sí que se observaron diferencias en cuanto a la edad de las víctimas. A través de los estudios etnoarqueológicos, se ha planteado la hipótesis de que los episodios de canibalismo perpetrados por *Homo antecessor* en la Sierra de Atapuerca se debieron a ataques intergrupales entre distintas comunidades, estos ataques guardan un cierto paralelismo a las interacciones violentas que se han observado entre diferentes comunidades de chimpancés. Se ha planteado que el propósito de estos actos violentos era proteger y expandir el territorio para lograr un mejor acceso a recursos alimentarios (Saladié et al., 2017). La propuesta de Saladié y colegas es consistente con la hipótesis planteada por Wrangham y colegas (1996), en la sugerían que la violencia intracomunitaria entre chimpancés podría explicarse por la hipótesis del desequilibrio de poder donde una de las ventajas es ampliar territorio y por ende acceder a los recursos alimentarios.

7. CONCLUSIONES

Comprender el mecanismo por el cual se producen las agresiones violentas tanto en los humanos como en los grupos de chimpancés, no es fácil. Las agresiones son generalmente un comportamiento complejo causado por una multitud de factores que no siempre es posible identificar. Si a estos episodios violentos se les suma el infanticidio y el canibalismo, la complejidad se amplía.

Los chimpancés realizan ataques letales a los miembros de otras comunidades. Estas agresiones pueden tener como objetivo a otros machos adultos que se perciban como futuros rivales, sin embargo, los ataques contra individuos infantiles y/o juveniles y sus madres son los que se registran con mayor frecuencia. Comprender el porqué de este comportamiento no es sencillo y se han planteado diversas teorías al respecto.

Uno de los objetivos comunes sugeridos en este trabajo es evaluar si estos ataques se limitan a las interacciones entre comunidades o incluso se pueden dar dentro del mismo grupo. Al analizar los 22 casos expuestos, podemos concluir que los ataques de chimpancés han ocurrido tanto dentro como fuera de la comunidad. Sin embargo, se cree que los ataques pueden estar motivados por diferentes causas.

Esto coincide con la hipótesis de que las invasiones letales se dirigen hacia individuos menos resistentes, por lo que el costo de la agresión sería bajo y los beneficios serían altos, no solo a nivel territorial sino también a nivel trófico, ya que el consumo de la víctima le conferiría valor nutritivo.

Autores como Goodall (1986) y Kawanaka (1981) sugieren que la violencia comunitaria también puede haber resultar de un aumento en el número de chimpancés y una disminución en el área que habitan. Esta pérdida de hábitat puede estar relacionada con el hecho de que las sociedades humanas ocupan cada vez más espacio en el bosque donde viven los chimpancés, trayendo diferentes sociedades a sus territorios ocupados, reduciendo la distancia entre las diferentes comunidades. Esta hipótesis parece posible teniendo en cuenta el problema actual de la deforestación, lo que significa que los animales han perdido una gran parte del territorio que antes ocupaban.

Con respecto a la violencia en la comunidad, tales ataques a menudo se confunden, los chimpancés, particularmente los chimpancés machos, tienden a asumir una actitud

protectora hacia las hembras y las crías que pertenecen a su grupo. Pero la característica común de estos ataques es que las hembras atacadas suelen ser hembras recién transferidas. Por lo tanto, pertenecen a un rango inferior en la jerarquía del grupo y la paternidad de los bebés puede ser cuestionada.

La agresión dentro de la comunidad puede ser consistente con la hipótesis de la selección sexual, porque una vez que ocurre el infanticidio, las mujeres dejan de ser 'madres' y se convierten en 'mujeres', como sugieren Nishida y colegas (1979). Esta hipótesis no puede ser verificada.

Comprender el comportamiento social de los chimpancés y qué causó que esta especie interactuara violentamente con grupos vecinos ayudará a comprender qué sucedió con los restos hallados en el nivel TD6.2 en Gran Dolina.

Los restos fueron encontrados en el mismo piso que los restos de animales y varias herramientas de piedra. El orden en que se encuentran muestra que los restos no recibieron un trato preferencial en comparación con los restos de fauna, no estamos en presencia de un período de canibalismo ritual, sino que los individuos fueron consumidos de la misma forma que lo fueron consumidos otros taxones.

Por lo tanto, los chimpancés que lanzan ataques a las comunidades vecinas en un intento de expandir sus territorios y obtener más acceso a los recursos pueden darnos pistas sobre por qué los primeros humanos han consumido a otros miembros de la misma especie. Si bien es cierto que las observaciones etnoarqueológicas pueden darnos pistas, pero nunca confirman estas hipótesis.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Alexander, R. D. (1989). Evolution of the human psyche. The human revolution: Behavioural and biological perspectives on the origins of modern humans, 455-513.
- Anderson, D. N. (2002). Factors influencing fission-fusion clustering in chimpanzees in Tay National Park, Ivory Coast. En C. H. Boesch, Behavioral diversity in chimpanzees and bonobos (págs. 90-101). Cambridge: Prensa de la Universidad de Cambridge.
- Arcadi, A., & Wrangham, R. (1999). Infanticide in chimpanzees: review of cases and a new withingroup observation from the Kanyawara study group in Kibale National Park. *Primates*, vol. 40: 337-351.
- Archer, J. (1988). The behavioural biology of aggression. Cup Archive.
- Boehm, C. (1992). Segmental warfare and conflict management: Comparison of East African chimpanzees and patrilineal-patrilocal humans. *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford University Press, 137-173.
- Boesch, C. C. (2008). Intergroup conflicts among chimpanzees in Tai National Park_ lethal violence and the female perspective. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 70(6), 519-532.
- Boesch, C., & Boesch-Achermann, H. (2000). *The chimpanzees of the Tai Forest*. Chicago: Oxford Univ. Press.
- Boone, J. (1991). Comment on "Intergroup aggression in chimpanzees and human" (Manson, J.H.; Wrangham, R.W). *Cur. Anthropol.*, 32:377.
- Boone, J. (1991). Comment on Intergroup aggression in chimpanzees and human. *Cur. Anthropol.*, vol. 32: 377.
- Bygott, J. (1972). Cannibalism among wild chimpanzees. *Nature*, vol. 238.
- Caraco, T. W. (1975). Ecological Determinants of Foraging Lion Group Size. *The American Naturalist*, vol. 109: 343-352.
- CP, V. S. (1983). Why do diurnal primates live in groups? *Behaviour*, 120-144.

- Fernández-Jalvo, Y. D. (1999). Canibalismo humano en el Pleistoceno Inferior de Europa (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, España). *Revista de Evolución Humana*, vol. 37: 591-622.
- Foley, R. (1995). *Humans before humanity: an evolution perspective*. Oxford: Blackwell Publishers.
- forest, C. a. (1971). Suzuki, A. *Journal of the Anthropological Society of Nippon*, vol. 79: 30-48.
- Ghiglieri, M. (1984). *The chimpanzees of Kibale Forest*. New York: Columbia Univ. Press.
- Goodall, J. (1977). Infant Killing and cannibalism in Free-living Chimpanzees. *Folia primatologica*, vol. 82: 259-282.
- Goodall, J. (1986). *Los chimpancés de Gombe: patrones de comportamiento*. Cambridge: The Belknap Press Harvard University Press.
- Goodall, J. B. (1979). Intercommunity interactions in the chimpanzee population of Gombe National Park. En M. E. En: Hamburg D, *The Great Apes* (págs. 13-54). Menlo Park: Benjamin-Cummings.
- Goodall, J. V. (1975). Behaviour of the chimpanzee: in (G. Kurth & Eible-Eibesfeldt, Eds.). *Hominization and Behavior*, 74-136.
- Greengrass, E. (2000). The Sudden Decline of a Community of Chimpanzees at Gombe National Park. *Pan Africa News*, 7(1), 5-7.
- Hamaj, M. N. (1992). New records of withingroup infanticide and cannibalism in wild chimpanzees. *Primates*, vol. 33: 151-162.
- Herbinger, I. B. (2001). Territorial characteristics between three neighboring chimpanzee communities in the Tai National Park, Ivory Coast. *Journal Primatology*, 22(2): 143-167.
- Hitonaru, N. N. (2018). A newborn infant chimpanzee snatched and cannibalized immediately after birth: Implications for "maternity leave" in wild chimpanzee. *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 165:194–199.
- Hrdy, S. (1974). Male-male competition and infanticide among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu, Rajasthan. *Folia Primatologica*, vol. 22: 19-58.
- Hutingford, F. T. (1987). *Animal Conflict*. New York: Chapman and Hall.

- Itani. (1976). Chimpanzee and gorilla. In (Hominization Research Society, Ed.) Animal Sociology: From Monkey to Man. Tokyo: The Nihon Keizai. (in Japanese), 92-105.
- Itani, J. (1972). A preliminary essay on the relationship between social organization and incest avoidance in nonhuman primates. Primate socialization, 165-171.
- Itani, J. (1974). African great apes: A comparative study of ecology and social structure and their future problems. Africa-Kenkyu, 14: 1-13.
- Itani, J. (1977). Savannah Woodland of Chimpanzees: In Search of a Logic of Wildness. Tokyo: Hei-bonsha.
- Itani, J., & Suzuki, A. (1967). The social unit of wild chimpanzees. Primates, vol. 8: 355-381.
- Kawanaka, K. (1981). Infanticide and Cannibalism in Chimpanzees: With Special Reference to the Newly Observed Case in the Mahale Mountains. African Study Monographs, vol.1: 69-99.
- Kawanaka, K. N. (1974). Recent advances in the study of unit group relationships and social structure in wild chimpanzees of the Mahale Mountains. Proceedings of the fifth congress of the international primatological society (págs. 173-185). Tokio: Japan Science Press.
- Kelly, R. (2005). The evolution of lethal intergroup violence. Proceedings of the National Academy of Sciences, 102(43), 15294-15298.
- Knauft, B. (1991). Violence and sociability in human evolution. Curr Anthropol, 32: 391-409.
- Kutsukake, N. &. (2002). Incident of intense aggression by chimpanzees against a baby from another group in Mahale Mountains National Park, Tanzania. American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists, 58(4), 175-180.
- Lehman, J. B. (2004). To fission or to fusion: effects of community size on wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) social organisation (*Pan Troglodytes verus*). Behavioral Ecology and Sociobiology, vol. 56: 207-216.

- Lehmann, J. &. (2004). To fission or to fusion. Effects of community size on wild chimpanzee social organisation. *Ecología del comportamiento y sociobiología*, 56(3), 207-216.
- Lemoine, S. B. (R Soc Open Sci). Group dominance increases territory size and reduces neighbour pressure in wild chimpanzees. 2020, 7: 200577.
- Leroux, M. M. (2021). First observation of a chimpanzee with albinism in the wild: Social interactions and subsequent infanticide. *American Journal of Primatology*, e23305.
- Llorente Espino, M. (2019). Comportamiento social. En M. Llorente Espino, *Primates. Biología, comportamiento y evolución* (págs. 320-387). Barcelona: Lynx Edicions. ISBN 978-84-16728-14-5.
- Llorente Espino, M. (2019). Comportamiento social. En M. Llorente Espino, *Primates. Biología, comportamiento y evolución* (págs. 319-387). Barcelona: Lynx Edicions.
- Lowe, A. E.-F. (2020). Intra-community infanticide in wild, eastern chimpanzees_ a 24-year review. *Primates*, 61(1), 69-82.
- Manson, J. W. (1991). Intergroup aggression in chimpanzees and humans. *Cur. Anthropol.* 32: 369-390.
- Mitani, J. &. (2001). Why do chimpanzees hunt and share meat. *Comportamiento animal*, 61(5), 915-924.
- Mitani, J. (2009). Cooperation and Competition in Chimpanzees: Current Understanding and Future Challenges. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 18(5), 215-227.
- Mitani, J. C. (2005). Correlates of territorial boundary patrol behaviour in wild chimpanzees. *Animal Behaviour*, 70(5), 1079-1086.
- Mitani, J. W. (2010). Lethal intergroup aggression leads to territorial expansion in wild chimpanzees. *Current biology*, 20(12) R507-508.
- Murray, C. W. (2007). New case of Intragroup Infanticide in the Chimpanzees of Gombe National Park. *International Journal of Primatology*, Vol. 28, núm. 1.
- Newton-Fisher, N. (1999). Infant killers of Budongo. *Folia Primatologica*, vol. 70:167-169.

- Newton-Fisher, N. E. (2002). Ranging patterns of male chimpanzees in the Budongo forest, Uganda. Range structure and individual differences. *Nuevas perspectivas en la evolución y el comportamiento de los primates*, 287-308.
- Nishida, T. (1968). The social group of wild chimpanzees in the Mahale Mountains. *Primates*, vol. 9: 167-224.
- Nishida, T. (1979). The social structure of chimpanzees in the Mahale Mountains. En T. Nishida, *The Great Apes* (págs. 73-122). Menlo Park: Benjamin/Cummings.
- Nishida, T. (1990). A quarter century of research in the Mahale Mountains . En N. T., *The chimpanzees of the Mahale Mountains* (págs. 3-36). Tokyo: Univ. of Tokyo Press.
- Nishida, T. H.-H. (1985). Group extinction and female transfer in wild chimpanzees in the Mahale National Park, Tanzania. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, vol. 67: 284-301.
- Nishida, T. K. (1985). Within-group cannibalism by adult male chimpanzees. *Primates*, vol. 26: 274-284.
- Nishida, T., & Kawanaka, K. (1985). Within group cannibalism by adult male chimpanzees. *Primates*, vol. 26 (3): 274-284.
- Norikoshi, K. (1982). One observed case of cannibalism among wild chimpanzees of the Mahale Mountains. *Primates*, vol. 23: 66-74.
- park, N. c. (2007). New case of intragroup infanticide in the chimpanzees of gombe national park. *Revista Internacional de Primatología*, 28(1), 23-37.
- Power, M. (1991). *The Egalitarians: Human and chimpanzee*. Cambridge: University Press.
- Pusey, A. (1979). Intercommunity transfer of chimpanzees in gombe national park. En M. E. En: Hamburg D., *The Great Apes* (págs. 465-479). Menlon Park: Benjamin-Cummings.
- Pusey, A. (2001). Of genes and apes: Chimpanzee social organization and reproduction. *Tree of origin: What primate behavior can tell us about human social evolution*, 9-38.
- Reynolds, V. (2005). *The chimpanzees of the Budongo forest: Ecology, behaviour and conservation*. Oxford: Oxford University Press.

- Rubenstein, D. W. (1986). Ecological aspects of social evolution. *Birds and mammals*, 352-378.
- Saladié, P. & -H. (2017). Archaeological Evidence for Cannibalism in Prehistoric Western Europe from Homo antecessor to the Bronze Age. *Método y Teoría Arqueológica*, 24(4), 1034-1071.
- Saladié, P. H.-H.-N. (2012). Intergroup Cannibalism in the European Early Pleistocene: Range Expansion and Imbalance of Power Hypotheses. *Journal of Human Evolution*, 63(5), 682-695.
- Sanday, P. (1986). *Hambre divina: el canibalismo como sistema cultural*. Prensa universitaria. Cambridge.
- Sandel, A. A. (2021). Lethal coalitionary aggression associated with a community fission in chimpanzees at ngogo kibali national park uganda. *Revista Internacional de Primatología*, 42(1), 26-48.
- Sherrow, H. M. (2007). New Intercommunity Infanticides by the Chimpanzees of Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology*, 28(1), 9-22.
- Southern, L. D. (2021). Lethal coalitionary attacks of chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) on gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the wild. *Nature*, 11:14673.
- Southern, L. M. (2021). Lethal coalitionary attacks of chimpanzees (*Pan troglodytes troglodytes*) on gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) in the wild. *Scientific reports*, 11(1), 1-10.
- Struhsaker, T. L. (1987). Colobines: infanticide by adult males. *Primates Societies*, 83-97.
- Stumpf, R., & Boesch, C. (2010). Male aggression and sexual coercion in wild West African chimpanzees, *Pan troglodytes verus*. *Animal behaviour*, vol. 79 pp. 333-342.
- Surbeck, M. B.-B. (2017). Comparison of male conflict behavior in chimpanzees and bonobos, with specific regard to coalition and post-conflict behavior. *American Journal of Primatology*, 79(6), e22641.
- Sussmann, R. (1999). The myth of man the hunter, man the killer and the evolution of human morality. *Zygon®*, 34: 453-472.

- Takahata, Y. (1985). Adult male chimpanzees kill and eat a male newborn infant: newly observed intragroup infanticide in Mahale Mountain National Park, Tanzania. *Folia Primatologica*, vol. 44: 161-170.
- Takasaki, H. (1985). Female life history and mating patterns among the M-group chimpanzees of Mahale National Park, Tanzania. *Primates*, 26(2): 121-129.
- Terrazas Mata, A. (2011). Potencial del uso de la primatología para interpretar la evidencia paleontológica. *Cuicuilco*, vol. 18, núm. 50, pp. 79-94.
- Thompson, E. N.-F. (2006). Probable community transfer of calved adult female chimpanzees in Budongo Forest, Uganda. *International Journal of Primatology*, 27(6), 1601-1617.
- Waguespack, N. M. (18 de abril de 2008). The Organization of Male and Female Labor in Foraging Societies: Implications for Early Paleoindian Archaeology. Obtenido de *American Anthropologist*: https://anthrosource.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1525/aa.2005.107.4.666?casa_token=z_1TXFZ5X6EAAAAA:ltGHPo2FcYQx3TNJvSZlrqvRBqT_UZPyCELpb6t5t4DDT5jiABdBoYjukJLAWxXGpFvukhvkEmKQw
- Watts, D. &. (2000). Infanticide and Cannibalism by Male Chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates*, 41(4), 357-365.
- Watts, D. (1998). Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Behavioral ecology and sociobiology*, vol. 44: 43-55.
- Watts, D. M. (2002). New cases of Inter-community Infanticide by Male Chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates*, 43 (4): 263-270.
- Watts, D. P. (2006). Lethal intergroup aggression by chimpanzees in Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 68(2), 161-180.
- Watts, D., & Mitani, J. (2000). Infanticide and Cannibalism by Male Chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Primates*, 41 (4): 357-365.

- Williams, J. (1999). Female strategies and reasons for territoriality in chimpanzees: lessons from three decades at Gombe. Ph. D. thesis, Univ. of Minnesota.
- Wilson, M. L. (2014). Lethal aggression in Pan is better explained by adaptive strategies than human impacts. *Nature*, 513(7518), 414-417.
- Wilson, M. W. (2003). Intergroup relations in chimpanzee. *Annual Review of Anthropology*, vol. 32: 363-392.
- Wilson, M. W. (2003). Intergroup relationships in chimpanzees. *Revista Anual de Antropología*, 32(1), 363-392.
- Wilson, M. W. (2003). Intergroup relationships in chimpanzees. *Annual Review of Anthropology*, 32(1), 363-392.
- Wilson, M. W. (2004). New cases of intergroup violence among chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. *International Journal of Primatology*, vol. 25. Núm. 3.
- Wolf, K. S. (1984). Male response to "stranger" females as a function of female reproductive value among chimpanzees. *The American Naturalist*, 123(2), 163-174.
- Wrangham, R. (1999). Evolution of coalitionary killing. *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 42: 1-30.
- Wrangham, R. P. (1996). *Demon Men: Apes and the Origins of Human Violence*. Boston: Houghton Mifflin Harcourt.
- Wrangham, R. W. (2006). Comparative rates of violence in chimpanzees and humans. *Primates*, vol. 47: 14-26.