



**SOCIALITZACIÓ TECNOLÒGICA: L'ARQUEOLOGIA PREHISTÒRICA I
L'ESTUDI DE LA SINGULARITAT HUMANA**
Joan Ignasi Pastó Marín

Dipòsit Legal: T. 883-2012

ADVERTIMENT. L'accés als continguts d'aquesta tesi doctoral i la seva utilització ha de respectar els drets de la persona autora. Pot ser utilitzada per a consulta o estudi personal, així com en activitats o materials d'investigació i docència en els termes establerts a l'art. 32 del Text Refós de la Llei de Propietat Intel·lectual (RDL 1/1996). Per altres utilitzacions es requereix l'autorització prèvia i expressa de la persona autora. En qualsevol cas, en la utilització dels seus continguts caldrà indicar de forma clara el nom i cognoms de la persona autora i el títol de la tesi doctoral. No s'autoritza la seva reproducció o altres formes d'explotació efectuades amb finalitats de lucre ni la seva comunicació pública des d'un lloc aliè al servei TDX. Tampoc s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant als continguts de la tesi com als seus resums i índexs.

ADVERTENCIA. El acceso a los contenidos de esta tesis doctoral y su utilización debe respetar los derechos de la persona autora. Puede ser utilizada para consulta o estudio personal, así como en actividades o materiales de investigación y docencia en los términos establecidos en el art. 32 del Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual (RDL 1/1996). Para otros usos se requiere la autorización previa y expresa de la persona autora. En cualquier caso, en la utilización de sus contenidos se deberá indicar de forma clara el nombre y apellidos de la persona autora y el título de la tesis doctoral. No se autoriza su reproducción u otras formas de explotación efectuadas con fines lucrativos ni su comunicación pública desde un sitio ajeno al servicio TDR. Tampoco se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al contenido de la tesis como a sus resúmenes e índices.

WARNING. Access to the contents of this doctoral thesis and its use must respect the rights of the author. It can be used for reference or private study, as well as research and learning activities or materials in the terms established by the 32nd article of the Spanish Consolidated Copyright Act (RDL 1/1996). Express and previous authorization of the author is required for any other uses. In any case, when using its content, full name of the author and title of the thesis must be clearly indicated. Reproduction or other forms of for profit use or public communication from outside TDX service is not allowed. Presentation of its content in a window or frame external to TDX (framing) is not authorized either. These rights affect both the content of the thesis and its abstracts and indexes.

JOAN IGNASI PASTO MARIN

**Socialització tecnològica: L'Arqueologia Prehistòrica i l'estudi
de la singularitat humana**

TESI DOCTORAL

Dirigida per

Dr. Robert Sala i Ramos

DEPARTAMENT D'HISTÒRIA I HISTÒRIA DE L'ART



UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

Tarragona, 2012

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

SOCIALITZACIÓ TECNOLÒGICA: L'ARQUEOLOGIA PREHISTÒRICA I L'ESTUDI DE LA SINGULARITAT HUMANA

Joan Ignasi Pastó Marín

Dipòsit Legal: T. 883-2012



Departament d'Història i Història de l'Art
Avda. Catalunya. 35. ES43002 Tarragona
Tel. +34 977 55 93 95. Fax +34 977 55 93 86

FAIG CONSTAR que aquest treball titulat *Socialització tecnològica: L'Arqueologia Prehistòrica i l'estudi de la singularitat humana*, que presenta Joan Ignasi Pastó Marín per a l'obtenció del títol de Doctor, ha estat realitzat sota la meva direcció al Departament d'Història i Història de l'Art d'aquesta universitat.

Tarragona, 23 d'abril de 2012

El director de la Tesi Doctoral

Dr. Robert Sala i Ramos
Professor Titular de Prehistòria
Universitat Rovira i Virgili

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

SOCIALITZACIÓ TECNOLÒGICA: L'ARQUEOLOGIA PREHISTÒRICA I L'ESTUDI DE LA SINGULARITAT HUMANA

Joan Ignasi Pastó Marín

Dipòsit Legal: T. 883-2012

(...)"(Diosas) Entre dos grandes bestias, no sé cual más feroz, Naturaleza e Historia, se agolpa, despavorida, la progenie humana. Pero, al igual que sus más primitivos ancestros, sigue alzando por dioses, rindiendo aterrado culto y ofreciéndoles sacrificio apotropaico, a sus más insondables y mortales enemigos. Así adora por madre a la inhumana bestia de la Naturaleza y por maestra a la cruenta bestia de la Historia"

Rafael Sánchez Ferlosio, Vendrán más años malos y nos harán más ciegos. Eds. Destino. Barcelona, 1993.

Resum

Socialització tecnològica: L'Arqueologia Prehistòrica i l'estudi de la singularitat humana

Homo sapiens, l'única espècie actual del gènere *Homo*, comparteix patrons de comportament amb altres membres vivents del nostre llinatge. Amb tot, si ens fixem més en les rellevants diferències que ens separen, que en les similituds, podrem comprendre millor la nostra evolució.

Totes les subseqüents espècies del nostre gènere han incrementat la seva sociabilitat amb l'increment de la seva tecnologia. Aquí mostrem un conjunt de dades arqueològiques publicades per emmarcar la sociabilitat dels primers *Homo*.

Suggerim que al menys des de fa 1.8 Ma el gènere *Homo* va començar a desplegar el seu comportament ultra social tan particular. Equipats amb habilitats tecnològiques, els nostres ancestres van desenvolupar unes formes de socialització sense precedents.

L'ús social de la tecnologia, i específicament la socialització tecnològica, refereix a qüestions sobre l'emergència de noves tecnologies i la corresponent reorganització de les comunitats d'*Homo* que modifiquen comportaments socials, culturals i econòmics que milloren la nostra humanitat.

Resumen

Socialización tecnológica: La Arqueología Prehistórica y el estudio de la singularidad humana

Homo sapiens, la única especie actual del género *Homo*, comparte patrones de comportamiento con otros miembros actuales de su linaje. No obstante, si fijamos la atención en las diferencias que nos separan, más que en las similitudes, podremos comprender mejor nuestra evolución.

Todas las subsecuentes especies de nuestro género han incrementado su sociabilidad a partir del incremento de su tecnología. Aquí mostramos un conjunto de datos arqueológicos ya publicados para enmarcar la sociabilidad de los primeros *Homo*.

Sugerimos que al menos desde hace 1.8 Ma, el género *Homo* empezó a desplegar su comportamiento ultra social tan particular. Equipados con habilidades tecnológicas, nuestros ancestros desarrollaron unas formas de socialización sin precedentes.

El uso social de la tecnología, específicamente, la socialización tecnológica, nos remite a cuestiones sobre la emergencia de nuevas tecnologías y la correspondiente reorganización de las comunidades de *Homo*, modificando comportamientos sociales, culturales y económicos que mejoran nuestra humanidad.

Summary

Social use of technology and human evolution

Homo sapiens, the only extant species of the genus *Homo*, shares common behavioural patterns with other extant members of our lineage. However, if we focus on the differences over the similarities, maybe we can sharpen better the knowledge in our evolution.

All the subsequent species of our genus increased their sociality and cooperation, increasing their technology. Here, we show a set of archaeological published data to frame the increase of cooperation in early *Homo*.

We predict that almost at 1.8 Ma the genus *Homo* begun the development of its very special ultra-sociality behaviour. However, being equipped with technological skills, our ancestors probably created an unprecedented form of socialization based on technology.

Social use of technology, and specifically socialization through technology, raises interesting topics regarding the emergence of new technologies, and corresponding social reorganization of *Homo* communities in changing behaviours, but also social, cultural and economic strategies to enhance our humanity.

Résumé

Socialisation technologique: La Préhistoire et l'étude de la singularité humaine

Homo sapiens, dernière espèce vivante du genre *Homo*, partage certains modèles comportementaux avec les autres membres actuels de notre lignée. Néanmoins si nous prenons en compte les différences qui nous éloignent plutôt que les ressemblances qui nous rapprochent, nous pourrions peut-être comprendre plus finement notre évolution.

Toutes les espèces ultérieures du genre *Homo* ont développé leur sociabilité et coopération à partir d'innovations technologiques. Ici nous montrons un ensemble de données archéologiques déjà publiées afin de mettre en contexte l'augmentation de la coopération chez les premiers *Homo*.

Nous suggérons qu'au moins depuis 1.8 Ma le genre *Homo* avait commencé à développer son particulier comportement ultra-social. Cependant possesseur de compétences technologiques, nos ancêtres ont probablement développé une forme de socialisation sans précédent.

L'usage social de la technologie et, notamment la socialisation technologique, soulève d'intéressantes questions sur l'apparition de nouvelles technologies et la réorganisation des comportements sociaux, culturels et économiques qui leur sont associées chez *Homo*, améliorant sa condition humaine.

Índex General

Portada	
Document acreditació de Director de Tesi	
Resum	<i>i</i>
Resumen	<i>i</i>
Summary	<i>ii</i>
Résumé	<i>ii</i>
Capítol 1.- Introducció	
1.1. Introducció general	5
Capítol 2.- Descripció d'objectius	
2.1. Els temes a abordar	
El model primat	12
Sociabilitat humana	13
Ús social de la tecnologia i 'Socialització tecnològica'	14
Capítol 3.- Metodologia	
3.1. Introducció	16
3.2. Metodologies generals	16
3.3. Metodologies contextuais	18
3.4. Metodologies creuades	20
3.5. Fonts de dades	20
Capítol 4.- Antecedents	
4.1. El substrat comú de la família homínida	24
4.2. Ontogènia de l'ús d'eines	
4.2.1 Introducció	27
4.2.2. Insectes i peixos	30
4.2.3. Ocells	31
4.2.4. Mamífers no primats	36
4.2.5. Primats	
4.2.5.1. Caputxins	37
4.2.5.2. Cercopitècids	41
4.2.5.3. Orangutans	42
4.2.5.4. Ximpanzés	44
4.2.6. Conclusions sobre l'ús d'eines en el món animal no humà	46

4.3. Orígens de la sociabilitat	
4.3.1. Introducció	49
4.3.2. Nivells de sociabilitat	51
4.3.3. Què fan junts els animals?	53
4.3.4. Conclusions generals sobre la sociabilitat	56
4.4. Sociabilitat entre els primats	
4.4.1. Introducció	58
4.4.2. Teoria de la defensa dels recursos	59
4.4.3. Teoria predatòria de la sociabilitat	60
4.4.4. Les femelles	62
4.4.5. Sistemes d'aparellament	64
4.4.6. Aparellaments i dispersió	65
4.4.7. Què hi ha sobre els hominoides (<i>Hominoidea</i>)?	67
4.4.8. Formes bàsiques d'organització social	69
4.4.9. Conclusions generals	70
4.5. Sociabilitat entre els carnívors	
4.5.1. Introducció	71
4.5.2. Hipòtesi de l'ancestre solitari	72
4.5.3. La societat dels licaons com exemple	73
4.5.6. Conclusions generals	76
4.6. Usos del concepte 'Socialització'	
4.6.1. Introducció	79
4.6.2. Socialització al llarg del curs de la vida	82
4.6.3. Una qüestió coetània: Observem en els humans actuals una socialització a través de la tecnologia?	83
Chapter 5. Increasing Early Human Sociality.	
Comparative evidence from Dmanisi and Venta Micena	
5.1. Introduction	86
5.2. The gap	89
5.3. The primate analogy: Common and distinctive features	90
5.4. Presumed hominin environments between 8 and 1'5 Ma	93
5.5. The carnivore analogy	95
5.6. Materials and methods	96
5.6.1. A case study: Venta Micena	96
5.6.2. The other case study: Dmanisi	99
5.6.3. Territoriality, mobility, and human dispersal	100
5.6.4. Results and Implications	101
5.7. Social use of technology and Human Evolution	103
5.8. Socialization process	104
5.9. Socialized technology	112
Capítol 6.- Conclusions generals	
6.1. El model primat	114
6.2. Sociabilitat humana	117
6.3. Ús social de la tecnologia i socialització tecnològica	119
Capítol 7.- Bibliografia completa	121

Índex de Gràfics i Taules numerades per capítols

4.1	Taula. resum sobre ontogènia de l'ús d'eines en el món animal	47
4.2	Gràfic. Ontogènia de l'ús d'eines i evolució de la cultura material	47
4.3	Gràfic. Dues formes de cooperació dins la filogènia humana	55
4.4	Taula. Comportaments cooperatius individuals en diferents espècies de mamífers	57
4.5	Taula. Patrons generals d'aparellament d'alguns primats	64
4.6	Taula. Sistemes generals de sociabilitat humana	69
4.7	Gràfic. Aprenentatge social i socialització	84
5.1	Alguns models teòrics per explicar l'evolució del comportament social	87
5.2	Taula. Jaciments arqueològics excavats en context primari de ≥ 2 Ma	89
5.3	Taula. Patrons de tradicions culturals a poblacions de ximpanzés i humanes	91
5.4	Taula. Elements cognitius i comportamentals de tradicions culturals de ximpanzés i humans	92
5.5	Taula. Mecanismes d'aprenentatge social observats a ximpanzés i humans actuals	92
5.6	Taula. Entorns ecològics de jaciments amb hominins entre 8 i 1.5 Ma	94
5.7	Gràfic. Dispersió coincident de <i>Lycaon lycaonoides</i> i habilins ca. 2 Ma	100
5.8	Taula. Rang estimat de captació de primeres matèries a jaciments olduvaïans i a ximpanzés actuals	106
5.9	Taula. Jaciments olduvaïans. Gona	108
5.10	Taula. Jaciments olduvaïans. Vall mitja de l'Awash	109
5.11	Taula. Jaciments olduvaïans. Formació Shungura	109
5.12	Taula. Jaciments olduvaïans. Formació Nachukui	110
5.13	Taula. Jaciments olduvaïans. Hadar	111
5.14	Taula. Jaciments olduvaïans. Kanjera	111

Índex de Fotografies numerades correlativament

Foto 1	Exemple d'innovació tecnològica a la llúdriga marina de Califòrnia (<i>Enhydra lutris</i>)	28
Foto 2	Cau de la formiga lleó que utilitza com a trampa	30
Foto 3	Peix arquer fent caure una presa	30
Foto 4	Peix <i>Choerodon schoenleinii</i> obrint una cloïssa	31
Foto 5	Peix <i>Choerodon anchorago</i> obrint una cloïssa	31
Foto 6	Gavina comú llençant un múscle contra una roca	32
Foto 7	Voltor egipci obrint un ou d'estruç amb rocs	32
Foto 8	Mico caputxí (<i>Cebus libidinosus</i>) obrint nous de palma	38
Foto 9	<i>Lycaon pictus</i> actual al cau en posició de sentinella	97
Foto 10	El crani asimètric de Venta Micena (VM7000)	98
Foto 11	El crani desdentat de Dmanisi (D3444/D3900)	99
Foto 12	Detall de la mandíbula desdentada de Dmanisi (D3900)	99
Foto 13	Competència actual entre gos salvatge Africà i hienes	102
Foto 14	Reconstrucció de la competència entre homínids de Dmanisi i hienes per una presa d'herbívor	102

Capítol 1. Introducció general

1.1 Introducció general

La tecnologia, en un sentit general, ha estat estudiada des de molts punts de vista. Amb tot no hi ha molta informació sobre la importància de la tecnologia en els contextos de socialització humana, especialment pels primers períodes de la Història humana.

L'objecte d'aquest treball és plantejar la rellevància de la tecnologia en els contextos de socialització humana com a adaptació basal compartida per tot el gènere *Homo*. La socialització és el procés bàsic, desenvolupat per la majoria de mamífers, per interactuar amb altres individus. Els models de socialització refereixen, entre d'altres, a la teoria de l'Aprenentatge Social (*Social learning*), la teoria de la Cognició Social (*Social Cognition*) i la teoria de l'Aferrament (*Attachment theory*)¹.

La socialització actua com un procés educatiu. Al gènere *Homo* les pràctiques, els agents i els contextos de socialització poden haver estat molt diversos, però sempre han estat emmarcats en un context tecnològic. Les conseqüències d'experiències d'aprenentatge en un domini tecnològic van permetre una molt ràpida evolució del gènere *Homo*, canviant de manera irreversible, el nostre recorregut biològic i històric.

Els primers representants del gènere *Homo* o un ancestre seu van desenvolupar unes habilitats tecnològiques diferents de les dels seus ancestres. L'adquisició de noves capacitats va ser un fet social, en el sentit que s'accepta que gairebé tots els *Hominoidea* són socials i viuen en grup, dins el fràgil equilibri entre competició i cooperació on esdevé l'evolució social.

En aquest sentit, les restes que es troben en els primers registres arqueològics requereixen necessàriament d'un conjunt d'adquisicions comportamentals i d'organització social que semblen anar més enllà del que s'ha observat actualment en els primats no humans.

A més, la contextualització d'aquest registre implica l'existència d'un elaborat procés de socialització per herència que ha conduït, en un procés coevolutiu sense precedents, al desenvolupament de les normes socials generadores de la gran diversitat cultural de la nostra espècie. L'ús social de la tecnologia ha estat un element comú en tot aquest procés evolutiu de l'ésser humà.

La vida en grup ha marcat la Història del nostre gènere i en això no ens escapem de la majoria, si no de totes, les lleis bàsiques de reproducció biològica i cultural. Les persones adultes socialitzen els més joves en la major part de les activitats diàries que han de realitzar, facilitant la seva posterior integració. Per exemple, tothom accepta que en els períodes pre-industrials el treball infantil va ser un component essencial de socialització, el context a on la

¹ Per les traduccions al català de conceptes i noms comuns d'espècies s'ha recorregut al diccionari TERMCAT i repositoris com el del Zoo de Barcelona www.zoobarcelona.cat/ca/coneix-el-zoo/animals-per-categories/tots-els-animals/. En general s'ha posat el nom en català si està registrat o l'equivalent més acurat, seguit del nom científic o de l'expressió anglesa.

canalla aprenia els seus rols socials i adquiria les habilitats necessàries per viure en comunitat i desenvolupar el seu cicle vital.

Sembla evident que la Humanitat es desenvolupa en un context cooperatiu de socialització a través de la tecnologia. Però quins processos evolutius, a nivell comportamental i social, van esdevenir en el *clade Homo* per assolir els graus de cooperació social que observem avui dia en els productes col·lectius d'*Homo sapiens*?

Més concretament, quins van ser els grans canvis preadaptatius, al llarg del desenvolupament del gènere *Homo*, que van conduir a la configuració de l'actual *Homo sapiens*, el qual destaca sobre la resta d'éssers vius per fabricar complexes eines hiperadaptatives amb un llenguatge i un pensament simbòlic vinculat a organitzacions socials tan complexes?

El desenvolupament del gènere *Homo* sembla estar associat a una combinació ecològica d'espais en mosaic i oberts d'ambients de sabana. L'adaptació a espais més oberts ens allunya del model bàsic primat, tan a nivell anatòmic (locomoció), metabòlic (canvi de dieta), com comportamental i social (socialització tecnològica).

Els espais oberts tenen uns requeriments d'organització diferents als d'entorns tancats. A més, les diferents pressions ecològiques, obliguen també a canvis en el repertori tecnològic compartit amb els pànids. Tot això porta a *Homo* i/o als seus ancestres més immediats, els que ja s'han separat dels pànids, a modificar bona part dels seus comportaments.

El comportament tecnològic serà modificat, anant més enllà de la tecnologia de percussió (*Percussive technology*) i de l'ús de bastons i pals (*Digging stick*) que s'observa avui dia entre diferents primats no humans, cap a una tecnologia d'ascles de pedra tallada (*Flaking technology*).

L'ús dels espais més oberts va confrontar als homínids amb nous reptes. Nova pressió predatòria, però també noves oportunitats per aprendre a sobreviure a la sabana. En aquest sentit cal comprendre les pressions selectives que van conduir a les diferents adaptacions homínides, específicament en termes comportamentals i socials.

La progressiva evolució d'una espècie omnívora que vivia majoritàriament en ambients forestals cap a un model comportamental similar al d'un carnívor social, però tecnològic com sembla que era l'espècie *Homo ergaster*, es fa difícil d'entendre sense situar l'ús social de la tecnologia com a element adaptatiu.

L'obertura a noves oportunitats de subsistència, que esdevé ja de forma continua a totes les espècies del nostre gènere, va conduir a les diferents espècies d'*Homo* cap al sostre de l'escenari territorial; com un predador de la part alta de la piràmide ecològica (*Top-order predator*), molt específicament a

partir d'*Homo ergaster*. L'allargament de les estratègies vitals (*Life History Pattern*) amb l'augment de l'esperança de vida permet que la dispersió humana adquireixi una rellevància poc usual en el món animal, ja que també implica una dispersió tecnològica i dels usos socials associats als individus que utilitzen aquesta tecnologia, desenvolupant un sistema adaptatiu d'herència no genètica (*knowledge-carrying*) de coneixement acumulat. És el que s'anomena Efecte Trinquet (*Ratchet effect*).

S'han elaborat explicacions biològiques, climàtiques, etc. Però, sembla haver-hi un buit argumental a la majoria de cossos explicatius. Així, en aquesta Tesi Doctoral es vol insistir en els aspectes comportamentals i socials per aportar alguns elements contextuals a les grans innovacions evolutives que van emmarcar el desenvolupament del gènere *Homo*.

El llinatge humà ha portat el seu substrat primat més enllà. Inicialment amb el canvi que suposa la locomoció bípeda i després, incrementant la grandària del cervell. Si ens comparem amb d'altres primats, l'*Homo sapiens*, originat a l'Àfrica fa prop de 200.000 anys; ha afegit un període d'infantesa diferent, una perllongada adolescència i un allargament del seu període vital.

El producte final és un sistema obert, preparat per l'eficiència reproductora i l'aprenentatge d'habilitats tecnològiques, dins d'uns processos de socialització molt específics, derivats de l'alt grau de sociabilitat assolit per la nostra espècie.

En aquest sentit, assumim que un dels components més importants d'aquesta socialització humana és que esdevé en contextos tecnològics. L'arqueologia prehistòrica aporta un cos de dades empíriques per abordar aquesta qüestió, des dels mateixos orígens del gènere *Homo*.

Així es defensa que, al menys des de les primeres ascles de pedra tallada ara fa uns 2'6 Ma (Gona, Etiòpia) i probablement abans, la singularitat humana és en gran mesura un component derivat de processos de socialització tecnològica dels individus, dels grups i de les comunitats de totes les espècies del gènere *Homo*. En aquest sentit, s'assenyala que totes les subseqüents espècies del nostre gènere han incrementat la seva sociabilitat amb l'augment de la seva capacitat tecnològica.

D'aquesta manera es mostren un conjunt de dades arqueològiques i paleontològiques publicades per emmarcar la sociabilitat dels primers *Homo*. A més, es suggereix que al menys des de fa 1.8 Ma el gènere *Homo* va començar a desplegar el seu comportament ultra social tan particular. Equipats amb habilitats tecnològiques, els nostres ancestres van desenvolupar unes formes de socialització sense precedents entre els seus coespecífics.

Aquesta tesi s'ha estructurat de la següent manera: S'inicia amb una introducció general a les qüestions que es tracten (Capítol 1). Seguidament es plantegen els objectius generals del treball (Capítol 2).

El capítol 3 refereix a les metodologies emprades. En el capítol 4 es fa una actualització dels temes que es tracten per contextualitzar el substrat comportamental i social de l'ésser humà dins el Regne Animal.

El capítol 5 és auto-contingut, fruit d'una recerca original a partir de les idees de la revisió dels tòpics tractats anteriorment amb la utilització de dades arqueològiques i paleontològiques publicades per emmarcar la sociabilitat dels primers representants del gènere *Homo*. Aquesta part s'ha redactat en anglès, en tant que estructura continguts ja preparats per a ser sotmesos pròximament com a articles a revistes especialitzades de revisió de parells (*peer review*).

Al capítol 6 s'exposen les conseqüències derivades de les exposicions anteriors, tancant el treball amb el capítol 7 que recull tota la bibliografia emprada, estructurada en els respectius capítols en que es citada.

L'ús social de la tecnologia, i específicament la socialització tecnològica, pot resultar útil per comprendre l'increment de la sociabilitat al llarg de l'evolució humana. Aquest objecte d'estudi refereix a interessants qüestions sobre l'emergència de noves tecnologies i la corresponent reorganització de les comunitats d'*Homo* que evolucionen en les seves estratègies socials, culturals i econòmiques. L'ús social de la tecnologia és un dels factors que ha conduït l'evolució de la Humanitat i necessitem conèixer bé el comportament dels primers homínids per comprendre aquest procés i tenir capacitat per prospectar sobre la nostra ultra sociabilitat com a *Homo sapiens*.

Capítol 2.- Descripció d'objectius

Capítol 2.- Descripció d'objectius

2.1 Els temes a abordar

Homo sapiens, l'única espècie actual del gènere *Homo*, comparteix patrons de comportament amb altres membres vivents del nostre llinatge. Amb tot, si ens fixem més en les rellevants diferències que ens separen, que en les similituds, potser podrem comprendre millor la nostra evolució. L'origen del gènere *Homo* és un tema de molt de debat. La Paleoantropologia indica que les restes d'*Homo* més antigues localitzades fins ara es troben entre un reduït nombre de fòssils datats entre aproximadament 2.5 i 2.3 Ma.

En qualsevol cas és un fet evident que *Homo* va evolucionar de manera diferent a la dels seus darrers ancestres comuns i és també un fet que aquest gènere va desenvolupar des dels seus orígens un conjunt d'habilitats, competències tècniques i patrons de comportament que esdevindran un element basal a tot el gènere *Homo*, evolucionant tecnològicament i socialment, al llarg de les seves diferents espècies. Així cal insistir en que una part molt important del comportament social de tots els membres del gènere *Homo* s'ha desenvolupat en un context d'increment tecnològic, diferent al de la resta de primats.

Les eines lítiques més antigues conegudes fins ara daten de 2.6 Ma (Gona, Etiòpia), tot i que la identitat de l'espècie no està clara. Sigui com sigui hi ha un acord general entre la comunitat científica en que *Homo* és fabricant d'un tipus d'eines basada en la talla d'ascles de pedra amb fils tallants, en front de la tecnologia de percussió i d'ús de pals, probablement ja compartida, amb els nostres ancestres pànids.

En aquest sentit, es plantegen diverses preguntes relacionades:

1. Quines semblances comportamentals poden establir-se i quines no entre els grans simis actuals i els homínids extingits?
2. Què va succeir a la transició arqueològica en que apareixen les primeres eines lítiques al registre arqueològic?
3. Quina repercussió va tenir la tecnologia d'ascles en la sociabilitat humana?
4. El desenvolupament del gènere *Homo* va modificar els models bàsics coneguts de dispersió biològica de primats?
5. Com s'expressa en la dispersió tecnològica el particular sistema de la cultura humana, basat en el coneixement acumulat, transmès per herència no genètica?

Els ximpanzés i els homínids compartim atributs biològics i comportamentals. Però si parem atenció a les diferències tan rellevants que ens separen potser resulti útil focalitzar l'atenció més en les diferències que en les similituds. Potser la història evolutiva del comportament d'*Homo* demani altres tipus d'explicacions que no es poden elaborar només des de les perspectives emprades fins ara.

L'evolució de la sociabilitat humana és un trencaclosques polièdric abordable des de diferents perspectives. La sociabilitat humana té profundes arrels en el nostre substrat evolutiu i és un tema recurrent en la recerca científica per les seves implicacions en el passat, present i futur de la Humanitat. A tall d'exemple, recentment el pare de la Sociobiologia, Edward O. Wilson, ha declarat:

*(...) "Usted también defiende que la evolución sucede en grupos de hormigas, por ejemplo, que triunfan sobre otros. ¿Se aplica lo mismo a los humanos? La próxima primavera publicaré mi nuevo libro, Social Conquest of Earth (La conquista social de la Tierra). En él examino el origen de los humanos, pero también el de las otras criaturas exitosas en crear sociedades. En ellas hay una división del trabajo, unos se reproducen y otros se sacrifican a no hacerlo, y se cuida de los individuos jóvenes. Me pregunto cómo han surgido estos comportamientos en todas las criaturas, incluidos los humanos. **Con datos de arqueología, psicología, historia y genética de poblaciones, creo que puedo mostrar que la razón es la evolución grupal.** Es algo que empezó hace tres o cuatro millones de años y desemboca en que un grupo se queda con el territorio de otro, al que elimina o asimila. Es uno de los rasgos más enraizados del comportamiento humano y también uno de los más peligrosos. Fue lo que creó al ser humano frente al resto de prehumanos. Ahora, lo que nos creó amenaza con destruirnos"²*

Els temes que es volen abordar en aquest treball s'han estructurat a partir d'un esquema senzill presentat a continuació. Intencionalment no s'han posat referències bibliogràfiques perquè aquí només es tracta de presentar un esquema general sobre les qüestions que s'aniran desplegant, i emmarcant bibliogràficament, al llarg del treball.

² Domínguez, N., 2011 *Entrevista a Edward O. Wilson, biólogo y padre de la sociobiología*. Diario El Público, 14 de junio de 2011.

El Model Primat

Alguns aspectes socials de l'evolució dels homínids han estat molt estudiats. Amb tot, sembla que un conjunt de mecanismes específics de socialització han esperonat el nostre gènere d'una manera radicalment diferent a la resta de primats no humans. Voldríem distingir els trets comportamentals que ens vinculen als nostres ancestres primats, d'altres trets compartits amb animals d'altres ordres. En aquest treball es proposa de veure el desenvolupament del gènere *Homo* com un carnívor social amb tecnologia. L'analogia de l'ésser humà com a carnívor social no és nova, però aquí es vol insistir específicament en l'ús social de la tecnologia dins l'evolució de la cooperació humana. Això ens porta a plantejar la socialització humana a través de la tecnologia com una adaptació basal a tot el gènere *Homo*.

- Objectius:

- Assenyalar el biaix comportamental que hi ha entre els humans i la resta de primats
- Situar la tecnologia humana en un context evolutiu d'interacció social
- Emmarcar la sociabilitat humana en relació a l'ús social de la tecnologia i l'adaptació a espais oberts de sabana

- Hipòtesis:

- Hi ha una correlació entre increment de sociabilitat humana i desenvolupament tecnològic?
- El medi tecnològic humà ha promogut una sèrie de noves habilitats per aprendre socialment en un procés integratiu
- L'adaptació a espais oberts va conduir a trets comportamentals de carnívor socialitzat tecnològicament, al menys des d'*Homo ergaster*

- Font de dades:

- Conjunt de dades primatològiques actuals
- Conjunt de dades dels primers jaciments arqueològics

- Metodologia:

- Avaluació dels entorns ecològics on va desenvolupar-se la primera evolució del gènere *Homo*

Sociabilitat humana

El nostre comportament social està molt arrelat a la nostra evolució. Alguns patrons de comportament compartits amb altres carnívors socials poden ser útils per conèixer l'increment de la sociabilitat al llarg de la evolució humana, així com per prospectar sobre el desenvolupament de la nostra posterior ultra sociabilitat. La cura a llarg terme d'individus vells i discapacitats representa un cas extrem de comportament social cooperatiu. Dos exemples del Pleistocè Inferior han estat descrits a Dmanisi (D3444/D3900) per *Homo georgicus* i un a Venta Micena, Orce (VM-7000) pel gos salvatge extingit *Lycaon lycaonoides*. Ambdós cranis fòssils pertanyen a individus discapacitats que mostren patologies similars. D3444/D3900 és un individu eduntulat que només té una dent i que mostra una extensa pèrdua de massa òssia deguda a la reabsorció alveolar, tan al maxil·lar com a la mandíbula. VM 7000 és un crani asimètric que mostra també l'absència d'algunes peces dentàries, incloent el caní superior dret, el qual és fonamental per un carnívor. Ambdós individus van arribar a una edat relativament avançada, la qual cosa fa pensar que altres individus van ocupar-se d'ells.

Aquest estudi de cas suggereix que la sociabilitat actual dels caníds hiper carnívors -particularment els gossos salvatges africans- és un model comparatiu per situar un fita en el comportament ancestral del primers humans i emmarcar l'evidència més antiga que tenim sobre la cura humana d'individus vells i discapacitats documentada a Dmanisi.

- Objectius:

- Emmarcar l'evidència més antiga coneguda de cura del vell de Dmanisi (D3444/D3900)
- Evidenciar comportaments altruístics compartits

- Hipòtesis:

- El substrat primat no és suficient per explicar l'evolució del gènere *Homo*

- Font de dades:

- Registre arqueopaleontològic de Dmanisi
- Registre paleontològic de Venta Micena

- Metodologia:

- Estudis de socioecologia animal actual

Ús social de la tecnologia i 'Socialització tecnològica'

La trajectòria de l'ésser humà ens ha portat a un nivell de sociabilitat inèdit en la Història Natural. Alguns parlen de la ultrasocietat de l'*Homo sapiens*. La socialització funciona com un procés educatiu (*upbringing*). Al gènere *Homo*, les pràctiques socialitzadores poden ser molt diferents, però, a diferència d'altres mamífers, han estat des dels inicis del gènere inserides en un context tecnològic, necessàriament social.

La conseqüència d'experiències educatives dins d'un context tecnològic en vida social van evolucionar a un ritme molt ràpid, canviant per sempre l'evolució del gènere *Homo*. Els agents actuals de socialització són ben coneguts i actuen en un procés continu al llarg de la vida dels individus. Es assumible que en els primers *Homo* l'aprenentatge tecnològic (la qual cosa no és només tallar eines) esdevenia fonamental en l'adaptació a nous hàbitats així com en l'èxit de les successives especiacions. En aquest sentit, els primers *Homo*, o un ancestre, van desenvolupar una forma d'aprenentatge i dispersió tecnològica diferent i més intensa que la dels seus ancestres, en el fràgil balanç entre competició i cooperació on esdevé l'evolució social.

- Objectius:

- Comprovar si hi ha una relació entre l'increment de la sociabilitat humana i el desenvolupament tecnològic
- Explicar com la tecnologia humana reproduïx els tres processos bàsics de variació, mutació i fixació com a regles en la seva evolució

- Hipòtesis:

- És la Selecció Tècnica un cas especial de pressió selectiva en els humans?
- Podem parlar de re-socialització humana?

- Font de dades:

- Transport de Recursos
- Captació de Primeres Matèries

- Metodologia:

- Avaluació dels trets comportamentals compartits amb els ximpanzés i dels trets distintius del humans

Capítol 3.- Metodologia

Capítol 3.- Metodologia

3.1.- Introducció

Una part d'aquesta tesi és un estat de la qüestió sobre les preguntes que es fan amb una revisió actualitzada dels respectius tòpics relacionats. Hi ha una metodologia general i aproximacions específiques que s'apliquen a cada un dels respectius capítols.

El plantejament d'arrencada és que l'ús social de la tecnologia ha esdevingut una adaptació basal de tot el gènere *Homo*. A diferència de l'ús d'eines per altres éssers vius, entre els representants del gènere *Homo*, una tecnologia específica basada en l'elaboració d'ascles de pedra amb fractures concoïdals (*Flaking technology*), va evolucionar en un context cooperatiu, essencialment social, que va esdevenir un altre catalitzador en l'evolució humana.

En aquest sentit es tracta d'emmarcar l'estudi de la socialització tecnològica humana com a plantejament ontològic des de l'arqueologia prehistòrica.

4.2.- Metodologies generals

Aquest treball s'ha basat fonamentalment en una tasca de recopilació bibliogràfica de les dades relacionades amb l'objecte d'estudi. Les dades qualitatives s'han recollit bàsicament de fonts primàries, tot i que també de secundàries; tot fent un especial èmfasi en les revisions. Les revisions són molt adequades perquè sintetitzen dades de diferents estudis, donant lloc a dades de conjunt més generals.

L'estudi comparatiu de l'ús d'eines al llarg del Regne Animal aporta un important cos de dades sobre els contextos ecològics, cognitius i socials en els que es desenvolupa l'aparició, variació i transmissió de l'ús d'eines entre diferents espècies.

En un sentit general, tots els aspectes relacionats amb els ambients ecològics són de gran rellevància, en tant que són l'entorn d'interacció en el que es desenvolupen les formes vivents. Com es descriu posteriorment, les condicions ecològiques són fonamentals per contextualitzar les variacions de l'ús d'eines, per exemple entre els pinsans picot o els orangutans.

Es pressuposa que els nostres ancestres, al menys en els moments de divergència (White et al., 2006), van estar sotmesos tan a les pressions a que estan sotmesos els pànids actuals com, posteriorment, a les que estan sotmesos d'alguns carnívors socials actuals que viuen en espais més oberts (Harris, 1993; Shorrocks, 2007).

En aquest sentit, s'ha tractat de fer una revisió dels estudis d'aparellament, predació i entorn que afecten a la sociabilitat de primats i als carnívors actuals per tal de tenir un marc de referència de les pressions ecològiques a les que podien estar sotmesos els nostres ancestres.

L'anàlisi de les evidències dels contextos ecològics en el que es van desenvolupar els homínids resulta de gran rellevància. Aquestes evidències són de diversa mena (per. ex. paleontològiques, palinològiques, isotòpiques, entre d'altres...) i abasten diferents àmbits i escales. Des d'anàlisis concretes de jaciments amb presència d'activitat humana, fins a anàlisis comparatives més àmplies que emmarquen els canvis ecològics de llarg abast que poden haver afectat l'evolució humana.

La recerca en arqueologia es compon de tres parts connectades. La recuperació i tractament de les dades obtingudes en les excavacions i treball de camp en un sentit ampli que permet una descripció sistemàtica (taxonomia i classificació) i l'estudi sistemàtic generador d'hipòtesis, models i teories.

Així, l'estudi de restes obtingudes en un bon context de recuperació genera un primer ordre de cos de dades que permet ubicar els ítems recuperats en un marc cronològic i geogràfic, seguint els diferents indicadors segons la natura de les dades (Henke i Tattersall, 2007).

Les anàlisis de les dades de primer ordre generen un cos d'interpretacions de segon ordre a partir del creuament de l'evidència amb el cos de dades addicional d'altres registres i disciplines com ara la tafonomia, la sedimentologia, la geoquímica i d'altres.

Aquest segon ordre de dades, que requereix d'assumpcions addicionals d'acord amb el creuament de les dades de la informació inferida de tot el conjunt de restes, resulta de l'evidència dels atributs dels ítems i les seves relacions amb la resta d'informació disponible (Clarke, 1968).

Tan el primer com segon ordre de conjunt de dades poden ser examinats amb patrons de llarg abast al llarg del temps i l'espai. La validació de les inferències relacionades amb les evidències arqueopaleontològiques i el comportament de les espècies homínides requereix d'un pas addicional.

Òbviament hi ha una retroalimentació entre els diferents ordres i no els itineraris de coneixement no són unidireccionals ja que tan l'inducció com la deducció es retroalimenten retroductivament.

En aquest treball no s'ha focalitzat en la part de recollida o tractament de dades d'excavacions, sinó més aviat en la posada a punt comparativa d'alguns aspectes que han afectat a la primera evolució humana, amb una visió sintètica i integradora.

3.3. Metodologies contextuais

L'abundància relativa de diferents espècies animals permet una caracterització general de l'hàbitat, assumint que determinats grups taxonòmics es poden correlacionar amb hàbitats concrets, tan en el passat com en el present, utilitzant l'anomenada morfologia funcional com indicador anatòmic per definir un determinat comportament o suggerir un entorn ecològic.

Aquesta aproximació permet la caracterització ecomorfològica del conjunt d'éssers vius d'un indret determinat, sense assumir una correlació particular entre els tàxons i els hàbitats. Aquestes metodologies, contraposades a la caracterització merament taxonòmica, han estat progressivament incorporades de forma explícita o implícita a molts estudis contextuais de jaciments arqueològics i paleontològics dels darrers 6 milions d'anys (Antón et al., 2002; Rodríguez, 2006; Plummer et al., 2008; Belmaker, 2010; o Kovarovic i Andrews, 2011).

En l'avaluació ecomorfològica d'una estructura ecològica o comunitat faunística, cada espècie és classificada a partir d'una combinació de variables ecològiques que inclouen, per exemple, el tamany del cos, la dieta i el substrat (és a dir si són terrestres, arboris o aquàtics). Aquest mètodes han estat emprats, per exemple, per Rodríguez (2004, 2006) per determinar quines variacions ecològiques van esdevenir al llarg dels canvis taxonòmics observats als jaciments de la Sierra de Atapuerca.

Aquests mètodes que classifiquen les espècies per les seves propietats ecològiques són particularment útils per comparar jaciments amb registres taxonòmics diferents i establir, malgrat les diferències taxonòmiques del registre empíric, fins a quin punt els entorns podien ser ecològicament similars. Recentment aquestes línies de recerca han incorporat l'anàlisi geomètrica tridimensional als seus mètodes (Curran, 2012).

L'estudi de l'ecomorfologia d'un animal té tres components principals: (1) l'anàlisi de la seva anatomia funcional, (2) estudis de les seves capacitats biomecàniques (de vegades sota condicions controlades de laboratori o en captivitat) i (3) estudis de camp de la seva dinàmica com espècie al seu hàbitat natural, interactuant amb la resta de la comunitat del seu entorn.

El propòsit és conèixer les regles físiques bàsiques que governen el comportament d'una espècie. Així, es tracta d'identificar les limitacions físiques sobre què poden o no poden fer, avaluant les característiques estructurals que afecten a la realització de les tasques i analitzant els mecanismes responsables de l'assoliment de les tasques que realitzen diferents espècies.

De tota manera, l'aplicació d'aquesta aproximació per comprendre la dinàmica de les espècies extingides és problemàtica. Generalment només es conserven

ossos fragmentaris en el registre fòssil. Amb tot, l'estudi d'aquests ossos pot aclarir-nos sobre les capacitats del sistema esquelètic i muscular d'un animal per aplicar una força i realitzar determinades tasques, és a dir les adaptacions funcionals de l'ós (Ruff et al. 2006).

També els casos patològics ens poden aportar informació addicional, per exemple, constatant els esforços realitzats per determinats individus al límit de les seves capacitats funcionals que malgrat això van continuar amb el seu cicle vital, tal i com suggereixen les restes de Dmanisi (D3444/D3900) i Venta Micena (VM-7000).

En aquest sentit, malgrat que aquesta aproximació ens pot aportar dades sobre determinats paràmetres funcionals d'una espècie, no ens podrà explicar gaire sobre el rang de comportaments potencials que podien desplegar les espècies fòssils, la qual cosa resulta fonamental per entendre com interactuaven amb el seu entorn.

El comportament dels nostres ancestres és un molt bon exemple d'això. Afecta a diverses espècies que han estat interpretades de manera diferent. Per exemple, pel que respecta a la locomoció: Des d'un origen quadrúpede, adaptat a trepar verticalment, a caminar sobre els artells (*knuckle walking*) o a la suspensió dreta del cos i, finalment, a la bipedestació com a forma de locomoció humana.

Un gran factor limitant es que no es pot conèixer fins a quin punt una espècie adaptada a un d'aquests sistemes de locomoció pot també desplegar eventualment les altres formes, sense importants modificacions dels individus.

En aquest sentit, tenim altres eines metodològiques provinents bàsicament de la biologia comparada. Animals que tenen formes esquelètiques diferents poden de fet ser dinàmicament similars, de manera que la diferència en la seva estructura esquelètica pot ser compensada per canvis subtils en la seva musculatura, donant lloc a un ampli rang de variacions que no serien identificables només amb l'estudi de l'esquelet. Un exemple seria l'esforç que fan els micos caputxins (*Cebus libidinosus*) per trencar les nous amb percussors, segons es menciona més endavant.

Inclús sense ser similars a nivell dinàmic, les espècies adaptades a comportaments amb diferents exigències físiques, seran capaces de desplegar un gran seguit de comportaments variables, sense cap modificació dels sistema muscular. Veure per exemple la taula 4.4 sobre la variació individual de comportaments observats a la natura.

Potser, en el marc d'uns paràmetres determinats, hem subestimat la flexibilitat de diferents espècies a molts nivells i fins i tot les capacitats dels individus de determinades espècies. Això ha comportat de vegades models massa limitats i estereotipats.

El resultat, en moltes ocasions, és una reconstrucció mecànica dels comportaments extints per un abús de la perspectiva actualista, sense tenir en compte les pròpies dinàmiques a les que estan sotmesos els ecosistemes i per tant les diferents espècies al llarg del temps.

Pensem, per exemple, en la utilització comparativa de la hiena tacada (*Crocuta crocuta*, Spotted hyaena) com a model comportamental de *Pachycrocuta brevirostris*, criticat per Kay Holekamp (Watts i Holekamp, 2007) o les dinàmiques de poblacions d'herbívors en contextos ecològics canviants (Owen-Smith, 2010).

3.4 Metodologies creuades

La recerca dels orígens humans és un camp en continua ebullició. El fet que pugui ser descrita com “un camp” i no una disciplina ja és en sí mateix un signe de canvi. Tradicionalment, el seu objecte d'estudi ha estat una subdisciplina de diferents disciplines: arqueologia, paleontologia, antropologia, anatomia comparada, biologia molecular, ecologia, etologia, climatologia o lingüística, entre d'altres.

Cada una d'elles en els darrers anys ha contribuït substantivament d'alguna manera i sovint els resultats d'unes es recolzen sobre les altres. De vegades les reforcen, de vegades les debiliten i en ocasions són refutades completament.

Progressivament les recerques sobre els orígens humans han esdevingut un cos de coneixement contextual amb un esforç conscient i deliberat per emprar les perspectives creuades de diferents disciplines.

Així, el coneixement del rol del primer bipedisme o la reducció dels canins o d'altres canvis estructurals, requereix d'un coneixement del context ecològic i de l'entorn en el que van aparèixer, mantenir-se i transmetre aquestes tendències que s'observen en les evidències que es troben a diferents tipus de jaciments i registres fòssils.

Un exemple el tenim en les capacitats potencials per tallar pedres a partir de les capacitats manipuladores de diferents espècies vivents o les inferides a d'altres gèneres fòssils, com els parantrops que no tindrien els primers australopitecs (Susman, 1994).

Però tot i que la integració disciplinar no és senzilla ni automàtica, la tendència és imparabile des de fa molt temps, en tant que aporta perspectives complementàries de diferent ordre que reforcen el nostre coneixement (Fuentes, 2010).

3.5 Fonts de dades

A banda de la literatura tradicional amb fonts primàries i secundàries, citades al llarg del treball, i llistades conjuntament al capítol de bibliografia, s'ha acudit a diferents repositoris de dades en línia per consultar alguns aspectes del treball:

Definició i caracterització d'entorn ecològics actuals

Per la caracterització dels ecosistemes s'ha consultat *EarthTrends Database del World Resources Institute* (<http://earthtrends.wri.org/index.php>). Concretament la part dedicada a ecosistemes terrestres (http://earthtrends.wri.org/searchable_db/index.php?theme=9), *The encyclopaedia of Earth* (<http://www.eoearth.org/>), en els aspectes de les ecoregions (<http://www.eoearth.org/topics/view/49597/>) i també el *Terrestrial Ecoregions Base Global Dataset* (<http://www.worldwildlife.org/science/data/item1872.html#>) de la *World Wildlife Foundation*.

Dades paleoambientals i Estratigràfiques

Les estratigrafies de jaciments africans amb les dades contextuais més recents, poden ser consultades al portal del projecte *Homind Sites and Paleolakes Drilling Project* http://www.icdp-online.org/front_content.php?idcat=1225 de l'*International Continental Scientific Drilling Program* <http://www.icdp-online.org>, específicament a l'apartat dels informes dels programes de sondejos programats i executats.

Primats actuals

Per la contextualització dels aspectes relacionats amb el primats s'ha emprat el portal *The AnthroTree Website* del Professor Nunn de la Universitat de Harvard (<https://nunn.rc.fas.harvard.edu/groups/pica/>) i també s'ha consultat el portal <http://alltheworldsprimates.org/Home.aspx>.

Carnívors actuals

S'ha fet servir la *Large Herbivore Network* (<http://www.lhnet.org/>) i *The Animal Ageing and Longevity Database* (<http://genomics.senescence.info/species/index.html>) que conté dades sobre les estratègies vitals d'un gran nombre d'espècies actuals utilitzades en aquesta tesi, tan d'herbívors, com dels seus predadors carnívors.

Restes fòssils

Per les consultes sobre restes fòssils s'ha fet servir les Base de dades de paleobiologia (*Paleobiology Database* <http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>) i la base de dades Now (New and Old Worlds <http://www.helsinki.fi/science/now/index.html>). Aquestes bases de dades en obert proveeixen d'informació sobre registre fòssil, localitzant col·leccions, grups taxonòmics, espècimens fòssils animals individuals, referències a publicacions, unitats estratigràfiques, escales temporals i intervals temporals.

També s'ha consultat la base de dades del Programa d'Evolució dels Ecosistemes Terrestres de la Institució Smithsonian (*Smithsonian's Evolution of Terrestrial Ecosystems Program* <http://www.mnh.si.edu/ete/>). Es tracta d'un projecte de col·laboració entre la institució nord-americana i la Corporació de Museus Nacionals de Kenya (<http://www.museums.or.ke/>). La base de dades conté actualment unes 16.300 entrades amb informació contextual dels espècimens de mamífers fòssils provinents de les excavacions dels jaciments de Lothagam, Kanapoi, i Turkana (Est i Oest) que contenen un registre fòssil relativament continu que abasta els darrers 8 milions d'anys.

Societats humanes actuals

La col·lecció d'informes etnogràfics coneguda com *Human Relation Area Files* (HRAF) mantingut per la Universitat de Yale (<http://www.yale.edu/hraf/>), amb les diferents actualitzacions dels anomenats *Outline of cultural materials* ubicades a http://www.yale.edu/hraf/Ocm_xml/newOcm.xml i http://www.yale.edu/hraf/collections_body_ethnotopics.htm

Aquesta tesi tracta d'aportar una perspectiva àmplia a l'estudi de l'evolució comportamental dels primers homínids. El focus principal és relacionar les innovadores activitats tecnològiques en un context cooperatiu que transmeses a nivell generacional, van ampliar la ja de per sí gran flexibilitat comportamental que s'observa en la majoria de primats actuals. L'estudi de les transmissions culturals, tal i com són emprades actualment, ens ha de permetre contextualitzar les variacions en les pràctiques culturals actuals. Així es pot avaluar fins a quin punt agents, institucions i processos de socialització en grups humans concrets actuals són adaptatius o formen part d'altres trets relacionats amb les seves circumstàncies ecològiques i/o culturals. Aquesta aproximació aporta una àmplia perspectiva i permet examinar la transmissió cultural en el context de la resta de variables ecològiques i culturals de les que formen part. Finalment, val a dir que cada un dels capítols que segueixen tracta de ser auto contingut en sí mateix. En tant que les disciplines relacionades amb l'estudi dels primers homínids han de ser de consens i de vegades de desacord, aquesta tesi es un exercici de context.

Cap 4 Antecedents

- 4.1. El substrat comú de la família homínida**
- 4.2. Ontogènia de l'ús d'eines**
- 4.3. Orígens de la sociabilitat**
- 4.4. Sociabilitat entre els primats**
- 4.5. Sociabilitat entre els carnívors**
- 4.6. Usos del concepte 'Socialització'**

Capítol 4.- Antecedents

4.1. El substrat comú de la família homínida

Malgrat que a grans trets coneixem la panoràmica dels nostres orígens, encara queden grans interrogants. Un d'ells és com un grup tan particular com el nostre no només va obrir-se camí evolutivament (Fleagle, 1999), sinó que s'ha autoproclamat com la consciència del planeta.

La divergència del darrer ancestre compartit entre *Homo* i *Pan* es situa, segons les diferents interpretacions, entre els 8 i 6 Ma (Hamilton, 2010) o entre el 6 i 5 Ma (Bjork et al., 2011) o fins i tot, segons el mètode, entre 6.2 i 4.2 Ma (Stone et al., 2010).

Per alguns va ser només un altre pas. Però d'altres pensen un altre cosa, especialment pel que refereix a les taxes de mutació genètica, tal com ja deien A.C. Wilson et al., (1975) i Bush et al., (1977), referint-se a l'evolució cromosòmica dels animals placentaris o, més recentment Burt et al., (1999) o, referint-se ja als primats; Marqués-Bonet et al., (2009a). En un altre publicació menys tècnica que la citada anteriorment afirmen:

(...) "Nuestra conclusión principal tras estos estudios es que el genoma de los humanos y otras especies de primates difiere en más de un 1%, lo que ha constituido una creencia común hasta este mismo año. En realidad, difieren hasta en un 10% y la naturaleza de estas diferencias es tal que bien podría haber sido la fuente más importante de novedad evolutiva y adaptación en nuestro linaje" (Marques-Bonet et al., 2009b: 99)

Aquests treballs suggereixen que les diferències entre els genomes dels humans i dels ximpanzés són fins a 10 vegades més grans de les acceptades fins fa molt poc que es fixaven en un 1'24%. Malgrat que el percentatge de poc més d'un 10% no sigui espectacular, les diferències són suficientment rellevants per veure de manera diferent alguns mecanismes genètics de la nostra evolució, dels de la resta d'éssers vius

Però en aquest treball no es pretén parlar de genètica, sinó més aviat de comportament. De fet, potser la diferència no està només en els gens, tal com apunten en Richerdson i Boyd (2005).

Els humans ens distingim dels pànids, els nostres parents vivents més pròxims per una sèrie de trets que d'una manera progressiva han esdevingut el substrat comú de tota la família homínida:

1. Bipedisme, mans alliberades i cervell i cos gran
2. Una anatomia digestiva i dental diferents que permet dietes més variades

3. Una 'estratègia vital' (*Life-History*) lenta
4. Uns patrons d'organització i reproducció social molt singulars
5. Un major rang de dispersió geogràfica
6. Un enorme grau de dependència tecnològica

El bipedisme (o alguna cosa similar) ja estava present al nostre llinatge, la línia homínida (Lorenzo, 2005), al menys fa uns 4 Ma (White et al., 1994; 2006). Potser les evolucions de l'aparell masticatori i l'alliberament de les mans també van evolucionar conjuntament fins a esdevenir gairebé la tendència evolutiva del llinatge homínid als voltants del Pliocè final i el Pleistocè, segons s'entenen actualment (Mascarelli, 2009). Aquesta evolució s'identifica progressivament a partir de les troballes més antigues del gènere *Homo* (~ 2.4 – 1.9 Ma).

L'origen del gènere *Homo* és un tema amb molt de debat. En termes generals, la Paleoantropologia indica que els candidats d'*Homo* més antics es troben entre un reduït nombre de fòssils datats entre ca. 2.5 i 2.3 Ma. (Kimbel, 2009).

En qualsevol cas és un fet evident que *Homo* va evolucionar de manera diferent a la dels seus darrers ancestres comuns i és també un fet que aquest gènere va desenvolupar des dels seus orígens un conjunt d'habilitats, competències tècniques i patrons de comportament que esdevindran un element basal a tot el gènere *Homo*, evolucionant tecnològicament i socialment, al llarg de les seves diferents espècies a una escala logarítmica (Arjamaa & Vuorisalo, 2010).

Les eines lítiques més antigues conegudes daten d'uns 2.6 Ma, tot i que la identitat de la espècie no està clara. Sigui com sigui hi ha un acord general entre la comunitat científica en que *Homo* és un fabricant d'eines. En aquest treball es pretén insistir en que una part molt important del comportament social de tots els membres del gènere *Homo* s'ha desenvolupat en un context tecnològic. En aquest sentit, apareixen al menys dues preguntes relacionades:

1. Què va succeir en la transició arqueològica d'aparició i context del registre arqueològic més antic ?
2. Quines semblances comportamentals poden establir-se i quines no entre els simis (*apes*) actuals i els homínids extingits?

Els ximpanzés i els homínids compartim atributs biològics i comportamentals. Però si parem atenció a les diferències tan rellevants que ens separen potser resulti útil focalitzar l'atenció més en les diferències que en les similituds. Potser la història evolutiva del comportament d'*Homo* demani altres tipus d'explicacions que no es poden elaborar només des de les perspectives emprades fins ara.

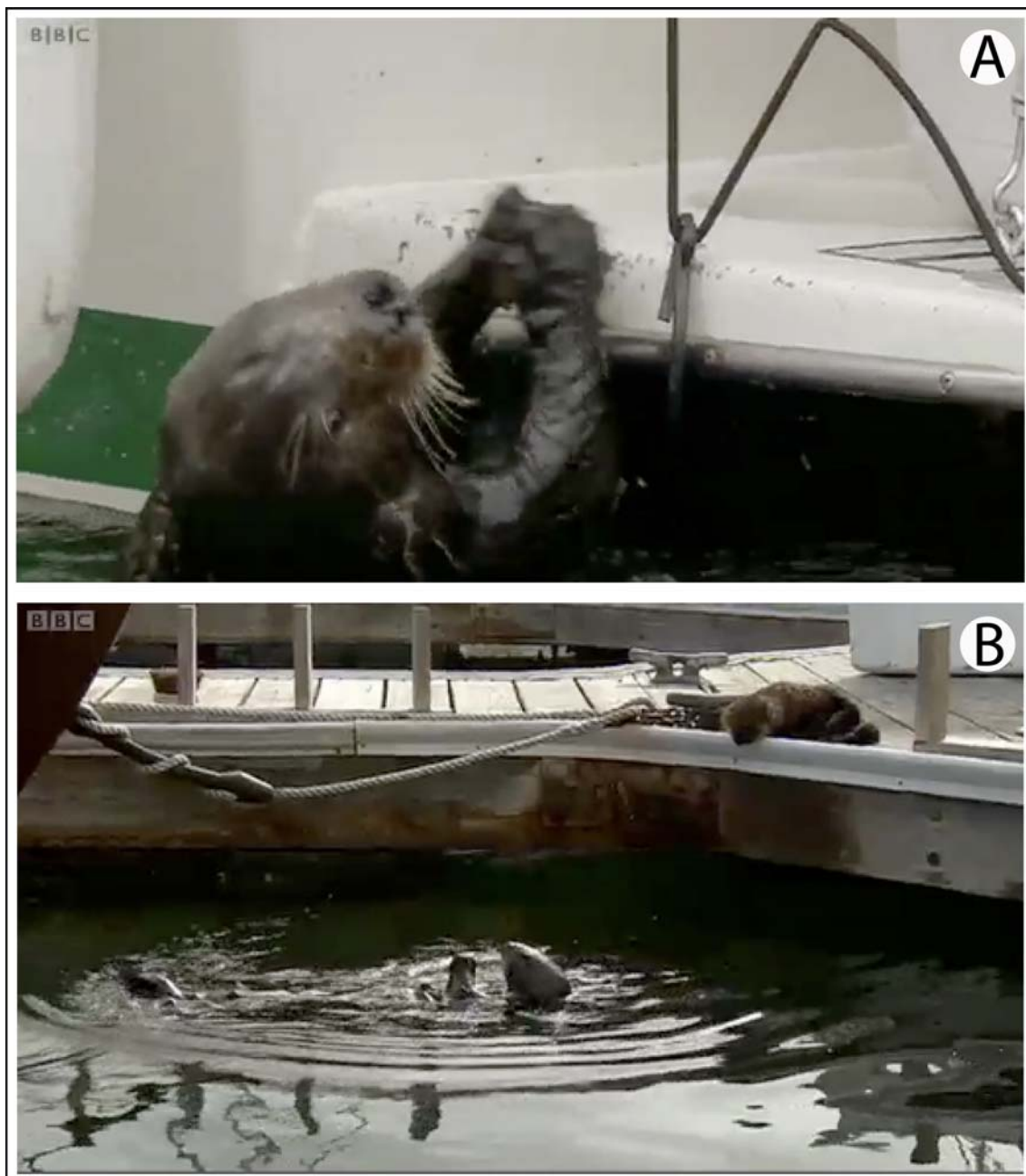


Foto 1. La innovació en l'ús d'eines és contínua a la natura. Aquí una llúdrega marina de Califòrnia (*Enhydra lutris*; California Sea Otter) utilitza el casc d'un veler esportiu com enclusa per obrir una petxina, tot colpejant-la contra el seu casc (A), sota l'atenta mirada de la seva cria (B).

4.2. Ontogènia de l'ús d'eines

4.2.1. Introducció

Fins fa només unes dècades la majoria de la gent pensaven que el humans eren els únics animals que utilitzen eines. Les recerques sobre l'ús d'objectes al món animal han evidenciat que una gran quantitat d'altres espècies utilitzen objectes per realitzar tasques que no podrien fer amb les potes nues, les seves urpes, pinces o mandíbules. L'ús d'eines i la manufactura d'eines es constata àmpliament al llarg de tres *Phyla* i set *Classes* del Regne Animal (Bentley-Conditt i Smith, 2010).

Però mentre l'ús d'objectes no està limitat als humans, la manera en que nosaltres els utilitzem és certament única (Potts, 2004). La Nostra capacitat pel pensament simbòlic ens ajuda a dissenyar eines i tecnologies planificades per ser emprades a llarg terme. Més que extensions del nostre cos, les nostres eines formen part d'un sistema tecnològic que permet fer i planificar tasques que van molt més enllà del que una sola persona podria fer.

De tota manera, malgrat que l'ús d'objectes i també d'eines hagi estat observat, reconegut i acceptat per la comunitat científica en un ampli ventall d'espècies animals, el seu desenvolupament individual en animals en llibertat encara no és del tot comprès.

L'estudi de l'ús d'eines en el món animal, objecte d'observacions, estudis i tests experimentals, mostra diverses variacions a través de les diferents espècies animals. Es pot explicar segons les diferents espècies com a resultat de la transmissió social d'un individu a un altre, com una predisposició genètica transmesa pels progenitors a la descendència o en alguns casos pel desenvolupament individual.

Tota la comunitat científica, però té clar, que l'habilitat per utilitzar eines dona als individus un valor adaptatiu sobre els seus homòlegs que no utilitzen eines, afavorint una millor explotació dels recursos del seu entorn.

Abans de continuar amb l'exposició cal establir l'ús que aquí es farà de l'expressió 'ús d'eines' (*tool use*). Aquí adoptarem una definició proposada recentment (2008) segons la qual:

(...) "Tool use is the exertion of control over a freely manipulable external object (the tool) with the goal of [1] altering the physical properties of another object, substance, surface, or medium (the target, which may be the tool user or another organism) via a dynamic mechanical interaction, or [2] mediating the flow of information between the tool user and the environment or other organisms in the environment" (St. Amant i Horton, 2008: 9)

Hi ha altres definicions una mica més restrictives, com la proposada per Baber (2003) en el sentit que l'ús d'eines és la utilització i/o adaptació d'un objecte en un medi per dur a terme una tasca específica o generar canvis en el medi.

Per tal de ser una eina, l'objecte ha de ser utilitzat per assolir una tasca, però no ser part de l'acompliment de la tasca en sí mateixa. Per exemple, en la construcció de nius, els ximpanzés recullen i entrellacen branques per a fer una superfície més suau per a dormir. Malgrat es modifiqui el medi, no hi ha ús d'eines perquè tots els objectes usats acaben formant part del niu.

Però si, per exemple, el ximpanzé fa servir un pal per fer caure branques que no hagués pogut aconseguir d'un altre manera, tenim una utilització del pal com a eina per recuperar branques.

Històricament, s'havia considerat l'habilitat humana per utilitzar eines com un dels factors que separaven l'ésser humà de la resta d'animals dins l'escala natural. Amb tot, però, s'ha comprovat que això no és cert.

L'any 1964 el matrimoni Van Lawick-Goodall publica la descoberta d'ús d'eines entre els ximpanzés al Parc Nacional del Gombe, a Tanzània, dins d'un context d'altres publicacions i treballs ja fets. Caldria recordar aquí al Professor Sabater Pi que també va contribuir en aquests tipus de treballs, especialment aportant una perspectiva geogràfica de les àrees de distribució dels comportaments tècnics del ximpanzés en llibertat (Sabater Pi, 1974).

Abans que Jane Goodall i el Baró Hug van Lawick, i deixant de banda una tradició d'estudis ornitològics que apuntaven el fet de l'ús d'eines entre altres animals, en Hall (1963) havia publicat els seus treballs sobre el tema, sistematitzant, amb en G.B. Schaller, observacions entorn de la llúdriga de mar de Califòrnia (*Enhydra lutris, California Sea Otter*) (Hall i Schaller, 1964).

Hall va afirmar que el comportament davant els conflictes podia haver jugat un paper fonamental en l'origen de l'ús d'eines. Per ell, l'origen del comportament d'ús d'eines esdevé en el context de situacions agonístiques i, en el cas dels primats, directament com a objectes d'armes per aconseguir menjar.

Poc després J. Alcock (1972) emmarca el comportament d'ús d'eines en tres estadis dins una perspectiva ja evolutiva:

1. L'aparició inicial del tret en una població animal
2. La transmissió inicial del tret a través de poblacions
3. La subseqüent evolució del comportament al llarg del temps

Alcock, a banda d'assenyalar com a vàlides les propostes d'en Hall, assenyala el fet de l'aprenentatge social associat a la transmissió de l'ús d'eines.

Poc després en B.B. Beck (1980), amb la primera gran síntesi sobre el tema, ja inclou la categoria "*social tool' use*", incorporant una de les qüestions més importants d'aquest tema, la transmissió de l'ús d'eines entre els animals, esdevenint durant molts anys el *vademecum* sobre el tema.

S'han fet diverses propostes per establir l'origen de l'ús d'eines a partir de motivació del seu ús i les adaptacions funcionals:

1. K.R.L. Hall (1963) va proposar que l'ús d'eines estava originat com a resposta als estímuls de la por generadors de comportaments ambivalents. Entre aquest comportament s'inclou una manipulació d'objectes per a canalitzar l'ansietat de la que, eventualment, en resulta un ús agressiu d'objectes (*Display behaviour in response to fear*)
2. W.J. Hamilton (1973) va assenyalar que l'ús d'eines està sovint associat amb activitats de cacera i carronyeig d'animals omnívors
- 3.- S.T. Parker i K. Gibson (1977) i Gibson (1986) van refinar posteriorment aquesta hipòtesi proposant que les activitats extractives farratgeres (*extractive foraging*) d'aliments amb clovella (*embedded food sources*) podria ser el factor determinant per explicar l'origen de l'ús d'eines (*Feeding hypothesis*)

Les activitats extractives esdevenen fonamentals per molts tetràpodes, específicament en la coordinació dels moviments de les extremitats superiors, tal i com es descriu actualment, per exemple pels varans arboris, considerats els rèptils cognitivament més avançats (Mendyk i Horn, 2011).

Però, en la mesura en que els factors ecològics per sí sols no podien explicar la distribució de l'ús d'eines en entorns naturals, en van Schaik et al., (1999) van desenvolupar un model relacionant els factors cognitius i socials que afecten la invenció i la transmissió de les habilitats en l'ús d'eines. Amb això van introduir la tolerància social com a element important a considerar en qualsevol procés ontogenètic d'adquisició d'habilitats en l'ús d'eines per aprenentatge social.

Les observacions sobre l'ús d'eines al món animal augmenten continuament i una afirmació com la que es va fer al 1993 ja ha estat actualitzada (Bentley-Condit i Smith, 2010).

(...) "*Tool use by nonhuman mammals is relatively rare, however. Of 175 primate species, only six, 3% of the three great apes, Pan troglodytes, Gorilla gorilla, and Pongo troglodytes [sic], and three species of Cebus, belonging to four genera, have been reported to use tools regularly, while 14 other species,*

*representing seven genera, have occasionally been reported to use tools. Among the 4000 or so species of non-primate mammals, only four (0'1 %), belonging to four genera (the two elephant species, *Loxodonta africana* and *Elephas maximus*; polar bears, *Thalarctos maritimus*; and sea otters, *Enhydra lutris*) have been repeatedly reported to use tools, and 19 species, belonging to 14 genera, have been reported to use tools occasionally" (Chevalier-Skolnikoff i Liska, 1993: 209)*

La descoberta posterior d'ús d'eines en espècies animals d'ordre inferior, tal com insectes i peixos ha mostrat que l'ús d'eines en el món animal és més extens del que es pensava i que no hi ha necessàriament una correlació directa entre la intel·ligència animal i les capacitats per l'ús d'eines.

4.2.2. Insectes i Peixos

Baber (2003) assenyala diferents formes simples d'ús d'eines entre formigues, crancs i vespes. Tots els usos d'eines descrits en aquests animals segueixen un patró similar: un objecte extern és carregat i després llençat, utilitzant la boca o les mandíbules.

Així descriu com les formigues lleó (*Myrmeleonidae*) i el peix arquer (*Toxotes spp.*) llencen contra les seves preses objectes amb la seva boca.

Les formigues lleó són uns artròpodes que fabriquen trampes de sorra per atrapar les seves preses. Excava petites fosses còncaues a on viu i fa servir el cau com a parany per atrapar altres insectes. Per fer-ho llença sorra a les seves víctimes per fer-les caure pel petit talús a on les mata i se les menja. Alguns treballs assenyalen que utilitzar la sorra com a propulsor a distància per atrapar preses podria ser considerat com una utilització d'eines (Baber, 2003).

A la seva vegada, algunes espècies de peix arquer cacen insectes que són a fora de l'aigua disparant xorrets d'aigua que arriben fins als 3 metres d'alçada. Així fan caure a l'aigua la seva presa que estava situada en branquillons de plantes, fora de l'aigua i l'engoleixen.



Foto 2. La formiga lleó viu a sota del con amb forma de forat que utilitza com a trampa per les seves preses³

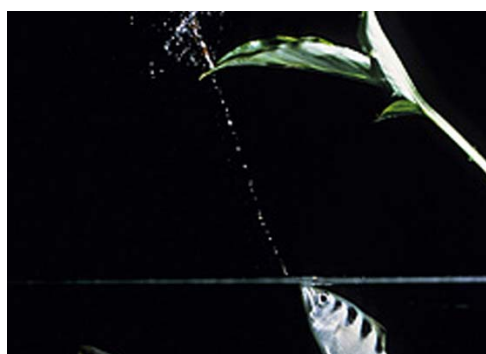


Foto 3. El peix arquer llençant un xorro d'aigua per fer caure una presa⁴

³ Foto 2. http://de.wikipedia.org/wiki/Bild:Ameisenloewe_Trichter_01.jpg Darrera consulta a 1 de març de 2012

⁴ Foto 3. © Peter Arnold <http://news.sciencemag.org/sciencenow/2010/09/scienceshot-archer-fish-see-the.html> Darrera consulta a 1 de març de 2012



Foto 4. Un *Choerodon schoenleinii* (Blackspot tuskfish) amb una cloïssa a la seva boca que colpeja contra una roca per obrir-la⁵



Foto 5. *Choerodon anchorago* (orange-dotted tuskfish). El peix desenterra el bivalve, el pren amb la boca nedant un 5 m. cap a una roca a on la colpeja per obrir-la⁶

Recentment s'han observat alguns peixos fent altres coses, com ara obrint bivalves rasant o aixafant-los contra una roca (Jones et al., 2011; Bernardi 2011). També hi ha documentat algun cas d'invertebrat marí com és el pop (Finn 2009).

Tot i que classificar aquests comportaments com a ús d'eines pot ser considerar dubtós i controvertit, similar per exemple a l'ús que fan orques i dofins de bombolles d'aire per caçar, són exemples molt rellevants pel que refereix a la cognició general dels éssers vius (Mokeichev et al., 2010).

Els moviments que resulten de l'acció de llençar, com ara és el moviment bruscat del cap del peix arquero, són respostes innates. En aquest sentit l'acció conjunta d'utilitzar un objecte de l'entorn com a arma (en la mesura que podem considerar-la com una eina utilitzada per caçar) podria no ser més que el resultat de patrons d'accions fixes separades.

En conjunt, l'ús d'eines entre les espècies animals d'ordre inferior és increïblement especialitzat i la conclusió general és que només és un comportament que emergeix de patrons ontogenètics d'accions fixes preexistents als individus.

4.2.3. Ocells

La majoria d'aus carreteja tiges, branquillons i altres objectes. L'ús més freqüent és per fabricar el niu. Amb tot hi ha ocells que no només seleccionen objectes per tipus de material, sinó que a més el modifiquen per a ser utilitzat com una eina.

⁵ Foto 4. www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-2013498/Diver-Scott-Gardner-takes-photos-wild-fish-using-tool.html#ixzz1q7qskHYt Darrera consulta a 1 de març de 2012

⁶ Foto 5. www.fishchannel.com/fish-news/2011/09/29/wrasse-fish-tool-use.aspx Darrera consulta a 1 de març de 2012

Els exemples d'ús d'eines entre diferents espècies d'ocells mostren significativament més variació i adaptació que en els ja mencionats exemples de peixos i d'artròpodes.

L'ús d'eines entre els ocells pot ser agrupat en dues categories generals:

- a) Llançament d'una peça de menjar, deixant-la caure contra un objecte (o a l'inrevés) per tal d'obrir-la o trencar-la
- b) Utilització d'una eina per obtenir menjar o una presa que d'un altra manera no podria ser aconseguida

El patró de llençar objectes per tal d'obrir-los es troba suficientment documentat entre algunes espècies d'ocells per inferir que és quelcom d'innat, particularment quan es considera la poca contribució que els progenitors de la majoria d'espècies d'ocells tenen en el desenvolupament de les habilitats farratgeres de la seva descendència.

No obstant, pel que refereix als ocells en general, la flexibilitat de molts dels seus moviments amb objectes, implica que no es tracta ja només de patrons d'accions fixes preexistents als individus. Per exemple algunes gavines del gènere *Larus* volen en alçada i després llencen amb els seus pics les petxines contra les roques per tal de trencar i obrir la seva closca. Alguns autors situen aquests comportaments a la frontera de l'ús d'eines, però assenyalen sobre tot les habilitats cognitives i innovadores que impliquen (Lefebvre et al., 2002).

Aquesta tasca és especialment sensible a l'alçada des de la qual es llencen les closques. Massa alt i la closca es destroça i no es pot menjar; massa baix i la closca no es trenca. El refinament d'aquest comportament pot ser fàcilment explicable per estratègies d'assaig i error.



Foto 6. Una gavina comú (*Larus canus*) llençant un muscle des de l'aire contra una roca a Norfolk, GB.⁷



Foto 7. Un voltor egipci (*Neophron percnopterus*) amb rocs que utilitzarà per intentar obrir un ou d'estruç.⁸

Si es tria l'alçada correcta els ocells reben un reforç positiu, és a dir van refinant l'habilitat de menjar allò que estava en la closca. Si no, la gana d'un menjar

⁷ Foto 6. © NHPA / SuperStock

⁸ Foto 7. © Michel & Christine Denis-Huot / Photo Researchers, Inc.

llençat reforça negativament l'alçada incorrecta i no reincideixen en els assajos. Si hi ha escassetat d'altres fonts de menjar, l'habilitat dels individus en aquestes tasques juga un rol important en la seva capacitat per prosperar millor en el medi, convertint-les en genèticament més aptes que els individus que són incapaços d'obtenir menjar del medi d'aquesta manera.

Els voltors egipcis (*Neophron percnopterus*) que obren els ous de pelicans mostren un comportament de llançament similar al de les gavines. Però també presenten el comportament oposat quan obren ous d'estruç. Els rocs són impactats contra l'ou per trencar la closca. El desenvolupament d'aquest comportament invers és interessant ja que pot implicar que el volor comprèn la dinàmica de colpejar dues coses juntes (*Percussive technology*).

Una manera típica per desenvolupar un nou patró en l'ús d'eines és la modificació d'un patró d'acció existent que dona lloc, a través d'assaig i error, a un altre patró d'acció nou. Aquest seria el cas dels voltors egipcis (Thouless et al., 1989).

A la sèrie televisiva *Life of Birds* presentada per David Attenborough es va gravar un interessant exemple d'ús d'eina per un ocell en un campus universitari al Japó⁹.

Els corbs esperaven a la intersecció d'una cruïlla on circulaven cotxes fins que el tràfic s'aturés. Aleshores sense cotxes que circulessin, situaven nous a la carretera i després sortien volant. Els cotxes aixafaven les nous al circular per la intersecció, quan el senyal de tràfic canviava. Quan tornava a canviar el semàfor i els cotxes no circulaven, els corbs baixaven dels arbres des dels quals guaitaven per recuperar les nous trencades i menjar-se-les tranquil·lament fora de la carretera.

Aquest comportament resulta particularment interessant per la manera indirecta en que els corbs aprofiten el seu entorn. Llençar fruits secs contra una superfície dura per obrir-les es un comportament comú entre els ocells. Però les closques de les nous són massa dures per ser obertes d'aquesta manera.

Aquests corbs havien advertit que si passaven cotxes per sobre de les nous, quan aquestes estaven sobre la carretera, els cotxes les trencaven. Aprofitant els cotxes per obrir les nous va portar aquests ocells a utilitzar hàbilment el seu entorn per obrir aliments enclovellats.

El desenvolupament d'aquest comportament difícilment pot ser el resultat d'un patró innat d'acció fixa si considerem el poc temps que fa que circulen automòbils per remetre aquest comportament com instintiu.

Així, aquest comportament s'explica per haver estat desenvolupat conjuntament per un únic grup d'ocells, modificant comportaments habituals de

⁹ <http://www.pbs.org/lifeofbirds/brain/index.html> Darrera consulta a 13 de març de 2012

llançament que després han estat mimetitzats per d'altres corbs de la zona. Un cas d'aprenentatge social similar molt famós va ser documentat i explicat així a la Gran Bretanya amb la mallerenga (*Parus caeruleus*) i les ampolles de llet (Lefebvre, 1995).

Un altre grup d'ocells, els pinsans (*Fringillidae*) són coneguts per utilitzar branquillons i espines per atrapar artròpodes que són a l'interior dels arbres. Amb el seu bec afuat, capturen els insectes amb l'ajut d'un branquilló. Els pinsans no només utilitzen l'eina, sinó que també modifiquen l'objecte per millorar el seu ús.

Aquestes modificacions impliquen retallar les fulles que poden impedir que el branquilló pugui entrar completament dins del tronc i també tallar branquillons que resultin massa llargs. El nivell de preparació i adequació de les eines sembla indicar que aquest ús d'eines no és un patró comportamental estereotipat inherent als individus.

En aquest sentit, alguns experiments de camp mostren que la freqüència d'ús d'eines pels pinsans picot de les Illes Galàpagos (*Cactospiza pallida*) varia segons els entorns. En hàbitats secs el cau de la presa és ben endins del tronc, sota l'escorça, i no és assolible sense l'ús d'eines. Així sembla ser que en medis secs la majoria d'aquests pinsans arriben a obtenir fins el 50% del total de preses utilitzant eines. Al contrari, en els entorns més humits on els insectes es troben fàcilment a les moltes i per tant no fa falta cap eina per agafar-los, gairebé no es documenta l'ús d'eines entre la mateixa espècie de pinsans (Tebbich et al., 2002).

Així, també Tebbich et al., (2001) han tractat de determinar experimentalment la ontogènia de l'ús d'eines entre el pinsà picot. Alguns grups de pinsans salvatges van ser capturats en regions humides i d'altres en seques i van posar-se en captivitat. Els pinsans capturats, que van donar la seva descendència, nascuda i desenvolupada en condicions neutres de laboratori, van ser monitoritzats. D'aquesta manera es van generar condicions per comprovar si l'ús d'eines es desenvolupava i com, amb presència i absència d'altres pinsans que ja utilitzaven eines.

Les diferències observades en l'ús d'eines entre progenitors i la seva descendència va mostrar que, entre aquests pinsans, l'ús d'eines no està correlacionat genèticament, sinó que l'adquisició de l'ús d'eines està fortament influenciada per factors ecològics.

Els progenitors que no practicaven l'ús d'eines havien estat capturats a les zones humides, en les que com s'ha dit, l'ús d'eines no és necessari. La descendència nascuda al laboratori, però, havia estat exposada molt aviat a un entorn en el que l'ús d'eines fos necessari. Una explicació per la disparitat en l'ús d'eines entre progenitors i cries pot ser que tots els pinsans desenvolupen l'ús d'eines a una edat primerenca, però que, sense un reforç per l'ús d'eines, aquest comportament no es desenvolupa. Així els progenitors que haurien

viscut en un entorn que no reforçés positivament l'ús d'eines, no haurien de desenvolupar el comportament d'ús d'eines.

Aquests treballs indiquen que en els pinsans picot l'ús d'eines no havia estat transmès socialment. Pinsans exposats a contextos favorables d'ús d'eines que no utilitzaven eines, van desenvolupar el comportament d'ús d'eines, exactament igual que els pinsans que no havien estat exposats a aquests contextos. Es a dir, aprenen per assaig i error, en un procés d'aprenentatge no social (*Asocial learning*).

En habitats secs aquest aprenentatge d'assaig i error és positivament reforçat i l'adquisició en la utilització d'ús d'eines esdevé essencial per sobreviure. Això explica les diferències entre els pinsans de regions humides i els de les seques. El fet de que el comportament sigui après per assaig i error individual, enlloc de ser transmès de progenitor a cria o transmès socialment entre individus no relacionats, fa pensar que estem davant d'un comportament altament adaptatiu, atès el nivell de modificació i variabilitat de les eines que utilitzen.

Aquests tipus de treballs indiquen que els pinsans a certa fase del seu desenvolupament, tenen una disposició cap a un aprenentatge específic d'assaig i error. Val a dir que entre els primats també existeix un factor d'edat per l'aprenentatge de l'ús d'eines que podria ser també l'element decisiu en els pinsans picot.

Un altra espècie d'ocell coneguda per la seva habilitat per utilitzar eines són els corbs salvatges de Nova Caledònia (*Corvus moneduloides*). Aquests corbs no només utilitzen branquillons, sinó que practiquen un patró estandarditzat de talls esglaonats sobre fulles del gènere *Pandanus* que utilitzen com a ganxo (Hunt, 1996). Hunt indica també que ha observat corbs que transporten eines entre els diferents punts de menjar i fins i tot que les guarden als seus nius.

El valor que aquests ocells atorguen a les eines, així com l'especialització tant avançada en les formes de les eines mostren que l'elaboració d'eines entre aquests corbs no és un comportament social estereotipat o un patró d'acció fixat.

Kenward et al., (2006) han estudiat el desenvolupament de l'ús d'eines en corbs de Nova Caledònia en captivitat. El ocells que van ser aïllats i no tutoritzats van evidenciar un ritme més lent de desenvolupament d'ús d'eines que aquells que als qui se'ls havia demostrat l'ús d'eines. Però cal tenir present que, després d'un temps, fins i tot els individus que no havien estat tutoritzats eren capaços de desenvolupar un nivell d'especialització equivalent a la dels altres individus. En aquests casos l'aprenentatge social és important, però no decisiu.

El desenvolupament individual i espontani d'alguns corbs per un ús avançat d'eines amb branquillons i fulles implica una habilitat inherent per l'ús d'eines. Això contradiu les teories de que l'ús d'eines en els corbs depèn només de

l'aprenentatge social. Els treballs liderats per Kenward amb corbs indiquen que aquesta espècie té una habilitat innata per manufacturar i utilitzar eines que no depèn de cap estímul social. Amb tot però queda molt clar també que l'aprenentatge social fa que les habilitats s'adquireixin més ràpidament.

4.2.4. Mamífers no primats

S'ha comprovat que el dofí mular (*Tursiops truncatus*) de Shark Bay a l'oest d'Austràlia, utilitza esponges com a eines per farratjar. Així s'han observat alguns individus d'aquests dofins trencant esponges fora de la superfície marina i després submergir-se, amb elles a la boca, per ser utilitzades com a sonda manual i localitzar peix pel fons marí (Krutzen et al., 2005; Mann, 2008)

Al contrari que amb l'estudi del corbs de Nova Caledònia, el comportament d'ús d'esponges trobat en els dofins no s'estenia a tot un grup o comunitat, sinó que es limitava a una única línia matrilineal de dofins. Això malgrat que hi havia una significativa interacció intergrup al·l' àrea d'estudi. A més es va comprovar que el comportament amb les esponges el realitzaven gairebé sempre les femelles. De fet només un mascle va ser observat en llibertat utilitzant esponges.

Aquestes observacions assenyalen que el comportament d'ús d'esponges va passar de mare a filla durant l'aixecament (educació) de la cria. El fet que la major part de totes les usuàries d'esponges van ser filles de mascles no usuaris sembla indicar que el comportament d'ús d'esponges probablement no estigui correlacionat genèticament i en aquests casos ja sembla més evident que sigui transmès socialment de mares a filles (Gibson i Mann, 2008).

Les llúdrigues marines de Califòrnia (*Enhydra lutris*, California Sea Otter) són un altre cas rellevant. Aparentment aquest cas que va obrir el debat, pel que refereix als mamífers amb el treball de Hall i Schaller (1964), presenta unes peculiaritats molt rellevants pel que refereix a localització geogràfica (Riedman i Estes, 1990) i a noves innovacions en l'ús d'objectes del seu entorn per accedir a aliments amb clovella¹⁰.

4.2.5. Primats

Hi ha unes quantes espècies de primats que utilitzen eines. A més són espècies relativament allunyades des del punt de vista filogenètic del gènere *Homo*. Això fa pensar en que l'ús d'eines pot ser un tret comportamental ancestral en algunes espècies o que ha tingut desenvolupaments independents.

(...)"**The capacity for tool use (but not necessarily actual tool use in the wild) therefore probably evolved three times: in capuchins, cercopithecines, and apes**" (Van Schaik, et al., 1999: 721)

¹⁰ http://www.bbc.co.uk/nature/life/Sea_otter#p009c4gd Darrera consulta, a 13 de març de 2012

En aquest sentit aquí repassarem alguns trets dels usos d'eines entre els micos caputxins (*Cebus spp.*); els cercopitècids (*Cercopithecidae*); l'orangutan (*Pongo pygmaeus*) i els ximpanzés (*Pan troglodytes*).

Les espècies de *Pan* (ximpanzés i bonobos), junt amb els gorilles (*Gorilla gorilla*) i els orangutans (*Pongo pygmaeus*) pertanyen a la família dels grans simis (*Ape family*) que comparteixen ancestres comuns amb *Homo sapiens* ara fa entre 15 i 6 milions d'anys. Està generalment acceptat que els grans simis són els primats no humans cognitivament més avançats (McGrew, 2010a).

Els cercopitècids han estat emprats nombroses vegades en diferents versions com a model alternatiu i/o complementari al dels ximpanzés pel que refereix al comportament dels primers representants del gènere *Homo* (Jolly, 2001).

D'altra banda, les quatre espècies de *Cebus* pertanyents a la família *Cebidae*, una de les dues (o tres) famílies de primats arboris del Nou Món es deuen haver separat fa uns 30 milions d'anys dels seus ancestres primats del Vell Món. El caputxins mereixen una atenció especial per les seves semblances amb els humans i els grans simis en morfologia, comportament i patrons d'estratègia vital (*life history patterns*) (Fragaszy et al., 2004).

4.2.5.1. Caputxins (*Cebus spp.*)

A més, *Cebus* és un altre gènere de primat que utilitza la tecnologia de percussió (*Percussive technology*). Actualment disposem d'un impressionant cos de dades molt recents sobre les seves habilitats mentals i capacitats per resoldre problemes. Aquí ens centrarem sobretot en l'espècie *Cebus libidinosus*, tot i que n'hi ha d'altres que també són molt rellevants per aquestes qüestions¹¹.

Com ja s'ha esmentat, alguns treballs han suggerit que les habilitats sensoriomotrius i les capacitats per manipular objectes tant similars que es troben entre els micos caputxins (*cebus monkeys*) i els ximpanzés és conseqüència d'un procés d'evolució convergent en l'adaptació a l'extracció de fonts de menjar amb clovella (*embedded food sources*).

El caputxí bru (*Cebus apella*, Tufted capuchin) disposa de poderosos múscles masticatoris i denticions adequades per accedir a diferents fonts de menjar enclovellat (nous, mol·luscs, etc), utilitzant els seus canins i els premolars i/o aixafant el menjar sobre superfícies dures.

D'altra banda, el Caputxí de front blanca (*Cebus albifrons*, *White-fronted capuchins*) no pot obrir completament amb el seu sistema masticatori totes les nous de palma del gènere *Astrocaryum*. Així seleccionen i trenquen nous que

¹¹ Per exemple el Caputxí bru (*Cebus apella*, Tufted capuchin) http://en.wikipedia.org/wiki/Tufted_capuchin

han estat infestades d'escarabats, però que encara contenen part del fruit intacte a l'interior.

De manera molt diferent, el caputxí de l'espècie *Cebus libidinosus* (*Wild bearded capuchins*) en lloc d'utilitzar les tècniques esmentades més amunt, habitualment obre nous d'algunes espècies de palma utilitzant percussors de pedra sobre encluses de pedra o sobre troncs de fusta (Visalberghi et al., 2007).

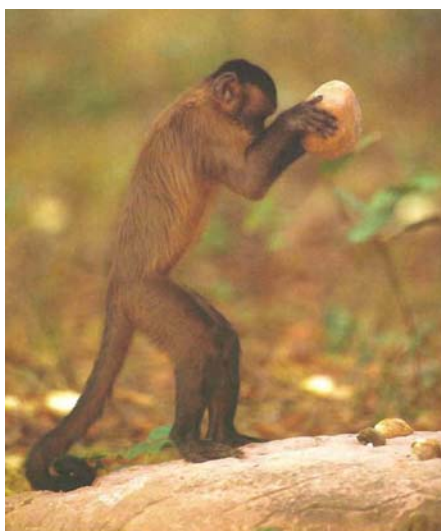


Foto 8. *Cebus libidinosus* obrint nous de palma (© Peter Oxford, (Fragaszy et al., 2004)

L'ús d'eines els permet d'accedir a fonts de menjar que d'altra manera no serien accessibles ja que sembla clar que sense eines no podrien obrir o els seria molt difícil obrir les nous de palma.

En aquest sentit, alguns caputxins mostren un ampli rang de diferents formes d'ús d'eines i també d'ús de jocs d'eines (*tool-kit*) (Mannu i Ottoni, 2009). A més, pel que sembla, quan utilitzen les eines estan comprenent clarament la natura de la tasca que fan i la relació de causa i efecte que hi ha en l'activitat que duen a terme.

Diversos treballs han demostrat que els caputxins, igual que d'altres primats, tenen importants mapes mentals i poden integrar informació sobre la localització espacial i l'abundància de recursos, planificant itineraris i punts fixos de captació d'aliments. Aquesta forma d'habilitat en l'orientació, integrant la informació espacial i dels recursos està àmpliament representada en el regne animal (Milton, 2000).

Al 2003 es va descobrir una població de caputxins de l'espècie *Cebus libidinosus* (*Wild bearded capuchin monkeys*) a Boa Vista (Estat de Piauí, Brasil) que utilitza percussors de pedra per colpejar nous de palma sobre encluses de pedra i de troncs. Aquests caputxins que tènen una massa

corporal d'entre 2 i 4'4 Kg de pes fan un esforç descomunal pel seu cos, utilitzant percussors d'un kilogram de pes de mitjana, amb els que colpegen la nou sobre una enclusa de pedra o de fusta. Agafen el percussor amb les dues mans i l'aixequen sobre la seva espatlla en una postura bípeda per obrir aquestes nous de palma tan resistents.

Els percussors majoritàriament són còdols rodats provinents dels pocs dipòsits de conglomerats presents en els afloraments locals. Aquests percussors són molt més durs que la majoria de roques sedimentaries presents a la zona. Atès que les pedres dures disponibles per utilitzar com a percussors són escasses en l'entorn del caputxins i més abundants les encluses a l'àrea circumdant es suggereix que els caputxins transporten els percussors a les encluses (Visalberghi et al., 2007).

Els caputxins seleccionen bé la primèria matèria per les funcions que les fan servir, segons la duresa i friabilitat de les pedres. Segons experiments de camp publicats per Visalberghi et al., (2009b), els caputxins *Cebus libidinosus* seleccionen preferentment les pedres més dures quan tenen opcions d'escollir entre diferents percussors, inclús quan la pedra més dura té un volum més petit que l'altre pedra més toba.

Les recents recerques sobre els caputxins indiquen que les espècies que utilitzen eines tendeixen a generar comportaments que els permeten distingir les propietats dels objectes que utilitzen com és la massa o la duresa i la posició dels objectes a colpejar (Liu et al., 2011). En canvi les espècies que no utilitzen eines són menys propenses a explorar els objectes d'aquesta manera. La precisió en que els individus poden captar algunes de les propietats dels objectes poden variar considerablement, fet que també pot ajudar a predir la preponderància en l'ús d'eines al llarg de diferents espècies.

A més fan un transport eficient de la primera matèria. Els primers moments de selecció d'eines són particularment importants perquè indiquen l'anticipació sobre l'ús de l'eina. Per exemple, el trencament de nous implica que cal fer coincidir les nous, el percussor i l'enclusa. Això es particularment exigent quan els tres elements no es troben uns al costat dels altres i, un o dos dels tres elements han de ser transportats.

Aquest transport resulta costós en termes energètics, pels importants reptes físics que obliga al carretejar els elements i en quedar al descobert en risc de predació¹². També té importants reptes cognitius, ja que cal anticipar les necessitats futures de tot el procés, amb una representació mental dels elements que no són visibles, planificant l'execució de l'acció,

En aquest sentit, A més seguint els seus mapes mentals fan una selecció del lloc més idoni per trencar les nous. Això significa que practiquen una disposició estratègica sobre el seu espai vital (*Home range*) de nous, percussors i

¹² Resulta impressionant còm foragiten al jaguar <http://www.poetv.com/video.php?vid=72151> Darrera consulta el 13 de març de 2012

encluses, establint punts fixes constants per obrir les nous (Visalberghi et al., 2009a).

Cal recordar que tan el transport d'aliment com les visites reiterades a determinats llocs sobre l'espai vital ha estat associat amb l'origen i la primera evolució del gènere *Homo* i es consideren innovacions comportamentals molt rellevants en l'aparició del primer registre arqueològic.

El transport de menjar i percussors cap a les encluses incrementa les oportunitats pel mateix individu i per altres membres del grup per utilitzar el percussor i l'enclusa en el futur. Aquest patró té importants conseqüències per facilitar l'adquisició de nous comportaments pels joves, tot promovent tradicions (Fragaszy i Visalverghi 2001).

Les agregacions socials de caputxins faciliten un context de facilitació i augment dels estímuls socials. L'augment d'estímuls pot contribuir a que els individus més joves es familiaritzin i aprenguin les habilitats necessàries per reeixir en les activitats d'alimentació.

La gran tolerància exhibida pels caputxins en la proximitat d'individus joves mentre farratgen resulta fonamental ja que sense un context de tolerància social, les condicions d'aprenentatge són més limitades.

Els individus joves fan perdre el temps als adults i fins i tot els gorregen. Amb tot s'ha comprovat com són els individus joves els qui estan especialment motivats per buscar noves fonts d'alimentació o maneres d'obtenir-lo, donant pas a noves formes d'adquisició d'habilitats amb mecanismes d'assaig i error (*Asocial learning*) que després són traspassats a d'altres individus a través d'estímuls socials (Gunst et al., 2008).

Així, en contextos de mancança de recursos s'han observat innovacions tecnològiques en l'ús de pedres cavadores (*Digging stones*) per buscar tubèrculs (Moura i Lee, 2004), així com en entorns amb més pressió ecològica (Ottoni i Izar, 2008).

La gran variació en l'ús d'eines entre els caputxins indica que no esdevé en contextos específics tancats ni estereotipats. Ans al contrari, tot apunta a que una part important de les capacitats dels caputxins en l'ús d'eines i el seu èxit l'explotació d'una varietat de recursos alimentaris és la conseqüència de les seves habilitats manipuladores, del seu interès per objectes externs i de la seva tendència a explorar el seu entorn. En qualsevol cas, les explicacions cognitives per les característiques de qualsevol comportament en qualsevol alguna espècie no pot ser avaluat significativament fora d'un entorn ecològic concret, avaluant els costos i beneficis de dur a terme accions alternatives.

4.2.5.2. Cercopitècids

La gran família dels *Cercopithecidae* inclou 18 gèneres i 81 espècies. Aquests primats estan àmpliament distribuïts pel Vell Món. Ocupen un espectre d'ambients molt diversos, des de selves tropicals fins a sabanes, secarrals i muntanyes. Des de la part més meridional d'Europa (Gibraltar) fins el nord-oest d'Àfrica i l'Àfrica subsahariana; al llarg de l'Àsia Central i el Sud-est asiàtic, incloent el sud de Xina i la majoria del Japó.

Alguns cercopitècids mostren una més gran tolerància al fred que qualsevol altre primat no humà. De fet són famoses les escenes del macacos japonesos que viuen a les regions nevades més septentrionals del Japó.

Les espècies rellevants per l'estudi de l'ontogènia de l'ús d'eines són els babuins (*Papio spp.*), els cercopitecs (*Cercopithecus spp.*), però molt especialment els macacos (*Macaca spp.*). En el context de les discussions antropològiques de 'cultura', els treballs pioners amb els macacos japonesos van trasbalsar la concepció sobre l'aprenentatge social en el primats no humans (Nakagawa et al., 2010).

Els cercopitècids també surten del seu hàbitat habitual i s'endinsen a captar noves formes d'aliments en contextes nous. Així, és conegut com aprofiten les marees per capturar recursos marins de diferent tipus en entorns costers (Malaivijitnond et al., 2007).

Amb tot, de vegades no hi ha un acord general entre una part de la comunitat científica en considerar als macacos com usuaris hàbils d'eines (Macellini et al., 2012). Però la perspectiva canvia si es consideren els estudis de llarga durada sota condicions experimentals controlades o els estudis de tropes (*troops*) en captivitat o semilibertat. De fet els estudis disponibles en aquestes condicions estan ajudant a entendre els factors que faciliten l'adquisició de l'ús d'eines o que estimulen als individus a adquirir nous comportaments (Gumert et al., 2009).

Les sèries contínues d'observacions (Nakagawa et al., 2010) han permès establir clarament els patrons de transmissió cultural dels macacos japonesos en al menys tres activitats, la neteja de patates (*Potato washing, wheat-washing*), el consum de peix i d'altres noves fonts de menjar (*Crab-eating*) i el maneig de pedres (*Stone handling*).

El fet que s'han pogut observar determinats comportaments en algunes tropes (*troops*) de cercopitècids (Oyen et al., 1979), però no en d'altres, mostra que el comportament no és habitual, inclús acceptant les capacitats cognitives de les diferents espècies. En aquest sentit, sembla que les pressions mediambientals tenen una molt important influència en l'expressió d'aquests comportaments.

D'altra banda a llocs en que les condicions de l'entorn són similars però s'observen patrons comportamentals diferents, aquestes diferències poden

atribuir-se a història socioecològica de la tropa (Henzi i Barrett, 2005) o en alguns casos inclús als trets de la personalitat d'alguns individus. En qualsevol cas, mentre que no tot el comportament socialment après és o ha de ser adaptatiu, la propensió a aprendre i adoptar nous comportaments segurament és altament adaptativa en la majoria de circumstàncies.

4.2.5.3. Orangutans

L'orangutan (*Pongo pygmaeus*) és un altre important exemple de l'aprenentatge social en l'ús d'eines entre els primats. Hi ha un acord general en que sembla especialitzat en eines per consumir insectes socials (*specialization on tool-based insectivory*) i té també un repertori molt més ampli pel que fa a l'ús de fulles, de manera que s'ha estudiat atentament aquest ús d'objectes 'no transformats'. De fet el seu repertori cultural és tan ampli com el dels ximpanzés d'Àfrica.

A més degut a la seva estratègia vital intervenen elements d'aprenentatge social molt clarificadors pel que fa al desenvolupament de les habilitats cognitives i tècniques entre els primats. Val a dir que en el cas del orangutans la capacitat d'innovació i la transmissió social dels repertoris ha estat àmpliament estudiada.

(...) "The presence in orangutans of humanlike skill (material) culture pushes back its origin in the hominoid lineage to about 14 million years ago, when the orangutan and African ape clades last shared a common ancestor (28), rather than to the last common ancestor of chimpanzees and humans" (Van Schaik et al., 2003a)

Finalment cal assenyalar que les especials circumstàncies d'aquesta espècie a qui els estem destrossant l'hàbitat, incendiant els boscos per plantar camps de palmera d'oli de Guinea (*Elaeis guineensis*) per fer biocombustible i altres derivats, fa que hagin proliferat orfenats. Així s'han fet molts seguiments d'individus rehabilitats, reintroduïts i resocialitzats en el seu medi (Van Schaick et al., 2009).

Hi ha un treball recent que actualitza els repertoris tecnològics i la variació geogràfica dels comportaments entre els orangutans, amb un especial èmfasi en les seves possibles variants culturals (Which et al., 2009: 280; 304).

En aquest sentit, van fer un estudi comparatiu sistemàtic de la innovació dels orangutans al camp amb una mostra d'orangutans salvatges i un altre d'orangutans rehabilitats retornats al bosc per viure en llibertat. Així tracten d'identificar les innovacions provisionals (*provisional innovations*) entre els orangutans per inferir els processos mentals implicats.

S'utilitzen orangutans rehabilitats com a mesura de validació de les possibles innovacions observades en un entorn salvatge. També són observacions útils com a font d'innovacions addicionals provisionals, que finalment permeten unes

bases comparatives per explorar cómo innoven els orangutans des del punt de vista cognitiu.

Una població d'orangutans de Sumatra, descrita com a subespècie (*P.p. abelii*), manufactura i utilitza bastons de fusta (*stripped stick tools*) que manipulen tan amb les mans com amb la boca. Els fan servir per accedir a insectes, als productes derivats d'insectes com la mel i a les llavors de *Neesia* (*Neesia cf. Malayana*) (van Schaik and Fox, 1994; van Schaik et al., 1996; van Schaik i Knott, 2001). El repertori inclou un equip d'eines (*tool kit*) per extraure les llavors i els insectes (Fox et al., 1999).

Aquesta població ha estat estudiada de manera continuada durant 5 anys a l'estació de Recerca de Suaq Balimbing a la província d'Aceh, assotada per conflictes bèl·lics (Guo, 2008) i famosa pel tsunami de 2004. Amb tot encara s'estan discutint els factors ecològics que contribueixen a la manufactura i ús d'eines pels orangutans de Suaq Balimbing, així com de la resta d'orangutans en el context de les activitats extractives farratgeres (*extractive foraging*) (Wich et al., 2009).

Fox et al., (1999) va proposar que les condicions ecològiques d'un entorn de maresma (*swamp environment*) possibiliten les condicions per l'invenió de l'ús d'eines. Al mateix temps també assenyalen que la gran proximitat i sociabilitat dels orangutans de Suaq Balimbing també possibilita les condicions sota les quals les habilitats de l'ús d'eines poden ser mantingudes i transmeses socialment (van Schaik et al., 2003b; Fox et al., 2004).

Per testar aquesta hipòtesi de Fox et al., (1999) en l'ús d'eines per l'extracció de llavors de *Neesia* van Schaik i Knott (2001) van examinar la distribució geogràfica dels arbres de *Neesia* en relació a l'ús d'eines per alimentar-se de les seves llavors tan riques en lípids. Els seus resultats mostren que malgrat la presència d'arbres de *Neesia* tan a Borneo com a Sumatra, només la població d'orangutans representada a Suaq Balimbing utilitza eines per extraure les llavors de *Neesia* de la seva pel·lofa tan dura i dels irritants pèls que l'envolten.

L'abundància global d'insectes socials arboris a Suaq Balimbing, incloent aquells que habiten els forats dels arbres, poden contribuir a l'invenió d'eines extractives d'insectes a Suaq Balimbing proveint als orangutans de majors oportunitats en les quals l'ús d'eines resulti profitós (Fox et al., 2004).

Així van plantejar que si l'ús d'eines és una funció de la necessitat de maximitzar el consum d'insectes cal esperar que els percentatges més alts d'ús d'eines s'observaran a les femelles, particularment a les femelles prenyades.

Aquest estudi va ser el primer a examinar la dieta de les femelles orangutans a diferents estadis reproductors. En contra de les prediccions plantejades, les femelles alletadores no menjaven més insectes o mel del que ho feien les altres femelles reproductores.

De fet, les femelles alletadores dedicaven significativament menys temps menjant insectes i més temps menjant fruits que les altres femelles paridores (*parous females*). La dieta insectívora era més alta a les femelles prenyades que a les femelles alletadores.

El destorb d'infants petits pot impedir a les femelles alletadores d'alimentar-se d'insectes ja que és una activitat que requereix d'una gran atenció en la manipulació manual (Fox et al., 1999; 2004). Tot i això, les diferències entre les femelles prenyades i aquelles amb un cadell semi dependent no eren significatives.

4.2.5.4. Ximpanzés

Hi han registrats nombrosos episodis d'ús d'eines per part de ximpanzés en llibertat. Dos dels comportaments més comunament reportats són el trencament de nous amb percussors i encluses (*Nut-cracking*) i la captura, metafòricament la pesca, d'insectes amb branquillons i rametes d'herbàcies (*Tool-fishing*). Els aspectes específics d'aquests episodis varien segons la localització del indret. S'observen diferències tan en la dinàmica de l'ús d'eines com en les situacions en les quals s'utilitzen les eines. Biro et al., (2003) van dissenyar una sèrie d'experiments de camp per observar l'ús d'eines en ximpanzés en llibertat.

Biro va trobar una variació en el comportament de trencament de nous (*Panda oleosa*, *Parinari excelsa* i *Coula edulis*) que no pot ser explicada únicament per diferències ecològiques. Una revisió de les històries individuals dels ximpanzés i el seu comportament trencant nous mostren que entre els ximpanzés hi ha una franja d'edat sensible en la qual eren molt curiosos davant nous comportaments. En aquest període és quan adquirien individualment els usos d'eines característics.

A més, es mostren molt selectius triant altres ximpanzés com a model, ignorant els comportaments dels ximpanzés més joves. Després d'adquirir un comportament, sembla que els ximpanzés mostren ja poca variació en el patró, inclús fins el punt de que s'utilitzen a cada moment la mateixa mà. Es com si aprenguessin de memòria (*Learning by heart*) i es conformessin en no aprendre més.

Així, les observacions sobre ximpanzés mostren que existeix una franja d'edat molt receptiva i sensible per l'habilitat d'aprendre. Això està sens dubte relacionat amb la seva estratègia vital (*Life History Pattern*). El període més sensible comença quan tenen entre tres i cinc anys d'edat. Durant aquest període els ximpanzés estan encara sota la propera cura de la seva mare qui és el model per les cries en la primerenca adquisició de l'ús d'eines per trencar nous.

Això es confirma també per l'extrem alt grau de lateralització entre germans. Si un ximpanzé no adquireix el comportament de trencar nous en aquesta fase primerenca, s'ha observat que podria ser que no el desenvolupés posteriorment, tot i que tractarà de gorrejar nous trencades a d'altres ximpanzés. S'ha vist també que l'habilitat per trencar nous s'assoleix completament entre els 8 i els 14 anys d'edat, moment en el que donant pocs cops ja són capaços d'obrir les closques.

El mateix comportament de trencanous va ser observat seguint regles específiques, incloent, tan l'ús de pedres pesades com encluses; com aquelles utilitzades com a percussor. Mostren també l'habilitat per utilitzar eines per crear o compensar altres eines, tal com apuntalar l'angle d'una enclusa que d'altra manera no estaria dreta. S'han observat a ximpanzés prenent cura del lloc de les seves eines, per exemple de les pedres adients per trencar nous que són difícils de trobar. Els ximpanzés memoritzen la situació d'almenys cinc diferents tipus de pedres que han de tenir disponibles prop dels noguers.

Durant els mesos que hi han nous comestibles, els ximpanzés poden dedicar almenys dues hores diàries a trencar nous. La majoria d'episodis de trencanous va ser fet per femelles i va ser refinada al llarg d'un període de diversos anys. El fet mencionat anteriorment de ximpanzés infants que aprenien inicialment el seu comportament trencaclosques de les seves mares és una manera socialment eficient de transmetre les tècniques més refinades de trencar nous a les noves generacions del grup.

De tota manera, cal destacar que no està clar que hi hagi un ensenyament actiu de la mare al cadell (Lonsdorf, 2006; Lonsdorf i Bonnie, 2010). La mare no instrueix a l'infant sobre com realitzar una tasca ni l'ajuda a corregir els errors. Ans al contrari, l'ensenyament esdevé passivament, amb la mare contribuint únicament amb la seva paciència (tolerància) quan l'infant es situa mirant massa a prop i tracta de replicar el comportament o, directament, agafant els objectes implicats en la tasca, ja siguin les pedres o les nous.

El comportament per atrapar tèrmits ha estat estudiat per Lonsdorf (2006) al Parc Nacional del Gombe a Tanzània. Ella tracta d'estudiar sobre tot el rol de la mare en l'adquisició de l'ús d'eines en ximpanzés salvatges amb l'atenció primària sobre l'ús de l'eina requerida per atrapar tèrmits. Aquest tasca requereix una selecció d'objectes, la seva modificació i el manteniment de l'instrument. Els ximpanzés han estat observats podant herbes per assegurar-se estar proveïts d'eines prop de la colònia de tèrmits quan es trenqui l'extrem de la tija, l'eina quedi desgastada per l'ús i calgui reposar-la.

Aquests refinaments comportamentals demostren la gran significació de les tècniques i habilitats adquirides. Lonsdorf intenta determinar els efectes de dos factors de transmissió d'habilitats de la mare cap a la cria: primer, la quantitat de temps invertit amb la mare observant els seus comportaments d'ús d'eines i, segon, l'eficiència de la mare en l'ús d'eines.

Així descriu que cap dels factors té una correlació significativa de com una cria desenvolupa tempranament l'habilitat per agafar tèrmits, ni tampoc la competència de la cria. Aquesta competència, el *know-how*, és mesurada com una combinació tan del nombre de tèrmits obtinguts per capbussada com pel nombre de tèrmits obtinguts en un període de temps. Així s'ha pogut identificar que l'edat i el gènere són els factors amb una correlació més significativa amb les capacitats tecnològiques de les cries (Lind i Linderfors, 2010).

La correlació d'edat sembla apropiada considerant la quantitat de pràctica que requereix aquesta acció. La diferència de gènere, però, no pot ser completament explicada. S'ha observat que les femelles inicien més freqüentment interaccions amb les seves mares durant les fases d'aprenentatge, però les mares no són especialment tolerants entre els gèneres i no té lloc cap procés evident d'ensenyament actiu.

4.2.6. Conclusions generals sobre l'ús d'eines en el món animal no humà

A partir d'aquest breu repàs sobre l'ús d'objectes i eines en diferents animals, es poden traçar algunes conclusions. En els animals més simples, com artròpodes i peixos, l'ús d'objectes és molt estereotipat i, molt probablement, vinculat al resultat emergent de patrons d'accions fixades. Els ocells presenten diferents nivells d'ús d'eines, el més simple dels quals, llençar nous contra superfícies dures, són comportaments mimètics explicables per un procés de reforçament positiu de tasques d'obtenció de menjar reeixides.

L'ús d'eines, observat en pinsans i corbs, però, mostren una més gran variació i adaptació a diferents situacions i sembla ja vinculat a processos cognitius més avançats.

Al nivell dels mamífers, es constata ja clarament una habilitat (receptivitat) per aprendre més marcada durant la infància. Durant aquest període l'individu/a aprendrà socialment determinats comportaments que li resultaran fonamentals per desenvolupar el seu cicle vital. Entre els mamífers, s'accepta que, tal i com s'espera del seu nivell de complexitat més general, l'ús d'eines es correlaciona amb l'aparent intel·ligència d'un animal.

En tots els casos, però, queda sempre molt clar que l'habilitat d'un animal per utilitzar eines li aporta un avantatge natural significatiu, reforçant positivament el tret comportamental d'ús d'eines.

	Ontogenètic	Aprenentatge no social	Aprenentatge social	Après de memòria	Aprenentatge i intercanvi social
Formiga lleó	+	-	-	-	-
Peix arquer	+	?	?	?	?
Peix (<i>Choerodon sp.</i>)	+	?	?	?	?
Gavina (<i>Larus sp.</i>)	+	+	+	?	?
Voltor egipci	+	+	+	?	?
Pinsà picot	+	+	+	?	?
Corb de Nova Caledònia	+	+	+	?	?
Dofí mular	+	+	+	?	?
Llúdriga marina de Califòrnia	+	+	+	?	?
Caputxins	+	+	+	?	?
Cercopitècids	+	+	+	?	?
Orangutans	+	+	+	?	?
Ximpanzés	+	+	+	+	+
<i>Homo sapiens</i>	+	+	+	+	+

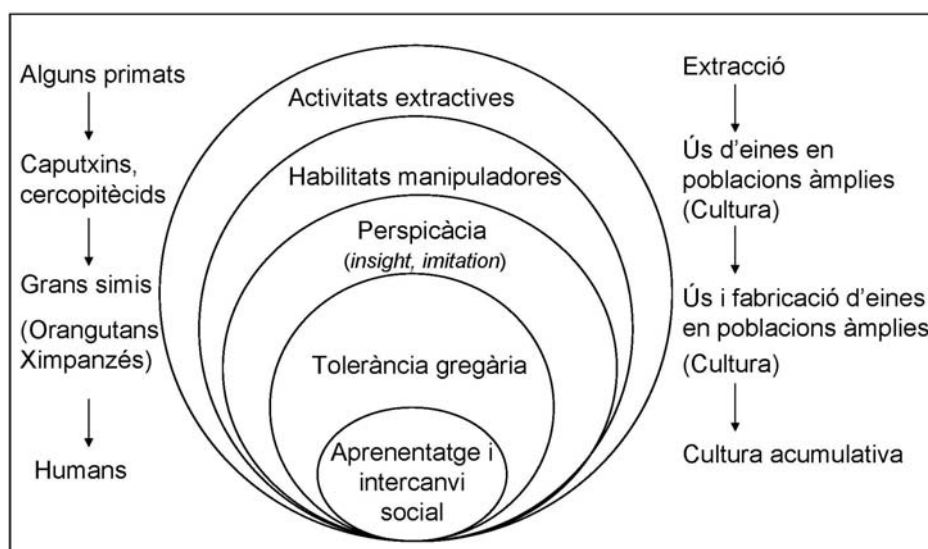
Taula 4.1.- Resum Ontogènia de l'ús d'eines en el món animal

Criteri d'ontogenètic com a patró fixat (Laland et al., 2000)

Categories d'Aprenentatge social i no social (*Social i Asocial Learning*) segons Rendell et al., 2011

Après de memòria (*Learning by heart*). Imitat per reforç sense una comprensió clara del procés

L'aprenentatge i intercanvi socials afecta al procés de socialització que implica fixació de comportaments tecnològics acumulatius. Així, la socialització implica fixació, internalització i transmissió generacional per herència epigenètica (*Insight*)



Gràfic 4.2.- Ontogènia de l'ús d'eines entre alguns primats i evolució de la cultura material (Adaptat de Van Schaik et al., 1999)

Totes aquestes qüestions ens porten a plantejar algunes preguntes:

És possible que l'ús de pals per alimentar-se (*digging stick*) i la tecnologia de la percussió (*Percussive technology*), aplicada al trencament de nous (*nut-cracking*) representin el model d'ús d'eines compartit amb el darrer ancestre comú entre *Pan* i *Homo*?. Compartim l'ús de pals de fusta amb l'ancestre comú amb *Pan*?

El fet de trencar les nous o obrir nous de palma, practicat per primats del Vell i del Nou Món, podria respondre a un procés d'evolució convergent i podria ser un comportament més primitiu que l'ús de pals. Segons això, la percussió sobre enclusa seria anterior en tant que és un tret compartit per *Pan troglodytes* i els caputxins del Nou Món (p.ex. *Cebus libidinosus*).

Són comportaments tecnològics desenvolupats de forma independent o es tracta de comportaments que venen d'un ancestre comú?

Quines pressions selectives van conduir als primers *Homo* a desenvolupar la tecnologia d'ascles, diferent a la que utilitzen els altres primats?

Cóm s'expressa l'aprenentatge social en el valor acumulatiu de la 'Cultura *Homo*'?

A què és degut el biaix positiu de gènere que observa la primatologia?. Té a veure amb la vida social i amb el rol social de les femelles per la reproducció de l'espècie?

En els grans simis la ontogènia de l'ús d'eines sembla una combinació de factors ecològics (p.ex. Patterson i Mann, 2011) i aprenentatge social (*Social learning*). La vida en grup sens dubte ha d'incrementar el segons aspecte. Finalment la tolerància social que es necessita en vida social pot haver afavorit la transmissió social d'innovacions (Van Schaik et al., 1999; Van Schaik i Pradhan, 2003; Van Schaik et al., 2003b).

Però cóm va esdevenir aquesta transició arqueològica en que apareixen les eines lítiques al registre arqueològic?. En quines oportunitats ecològiques, amb quines habilitats manipuladores i cognitives i a través de quins mecanismes d'aprenentatge social, va aparèixer la tecnologia d'ascles (*Flaking Technology*) que no practica cap altre primat?. Hi van d'haver innovacions socials en els ancestres d'*Homo* en el context de la sociabilitat general dels primats?, són les innovacions tecnològiques les que generen la innovació social?

4.3. Orígens de la sociabilitat

4.3.1. Introducció

L'organització d'individus dins de societats és una de les Grans Transicions en l'evolució dels éssers vius (Maynard Smith i Szathmáry, 1995).

(...)“The most complex animal societies, however, are those in which some individuals are permanent non-breeders. Groups are defined as 'eusocial' if they contain sterile workers that help their parents. Predominantly such societies are found among insects, but the naked mole rat and several spiders have evolved a similar system (...) Among insects, eusociality is found in termites and hymenopterans. The termites, which are relatives of cockroaches, are all eusocial, and so probably represent a single origin. There are many solitary hymenopterans, and sociality has evolved many times. All ants are eusocial; sociality has evolved several times among wasps, and many times in the bees” (Maynard Smith & Szathmáry, 1995: 264)

La sociabilitat encara és un trencaclosques per la biologia evolutiva i les disciplines que estudien el món vivent. És conegut fins a quin punt el fet de la cooperació, directament lligada a la sociabilitat, preocupava a Charles Darwin.

(...)“If it could be proved that any part of the structure of any one species had been formed for the exclusive good of another species, it would annihilate my theory, for such could not have been produced through natural selection.” Darwin (1859: 162)

Avui sabem que tan la competició com la cooperació son ambdues fets de la vida i poden ser observades a tots els nivells d'organització biològica (West et al., 2006) i és que la sociabilitat significa relacionar-se amb d'altres individus en el fràgil balanç entre competició i cooperació (Frank, 1998).

La sociabilitat tal vegada incrementi la possibilitat de la cooperació, perquè la cooperació fa la vida social possible. Només els animals que viuen junts tenen el potencial de cooperar amb els altres. En aquest sentit, la selecció per la sociabilitat pot tenir un vincle evolutiu amb l'evolució de la cooperació. De fet és molt possible que hi hagi una coevolució entre cooperació i sociabilitat (Huszár et al., 2009).

Hi ha un acord general en que la sociabilitat ha evolucionat repetidament diverses vegades al llarg de diferents tàxons, de manera que es pensa que si s'analitzen les pressions selectives similars que han afavorit la sociabilitat en els diferents llinatges es podran comprendre millor els orígens del comportament social.

Una monografia recent sobre l'ecologia de l'evolució social (Korb i Heinze 2008) torna a insistir en la importància del parentiu dins l'evolució de la vida social a tot el regne animal (*Kin Selection*). Amb tot, també accentuen el fet de que la variació en la relació genètica per sí sola no és suficient per explicar l'aparició de la organització de la vida social, ni tampoc determinades formes molt específiques de la vida social d'algunes espècies.

Val la pena mencionar d'altres línies d'investigació que treballen per l'establiment d'unes bases biològiques del comportament prosocial. Els efectes de l'oxytocina (*oxytocin*) sobre els mamífers en són un exemple (Kosfeld et al., 2005). Alguns treballs vinculen els efectes perllongats d'aquestes substàncies amb processos epigenètics que fixarien patrons de comportament (Lickliter, 2009).

Amb tot es pot traçar una gran panoràmica entorn de tres tipus de sociabilitat a partir de factors demogràfics i ecològics que afavoreixen la vida social:

- a) POTENCIAL (*Totipotent*): Grups amb individus que poden desenvolupar nivells de sociabilitat (*totipotent individuals*), però que no es prodiguen en una protecció intensa de cura aloparental (*alloparental care*) per defensors altruistes. Gaudeixen de recursos abundants i duradors així com d'un niu segur que els ofereix l'oportunitat d'heretar la posició de criança natal. En aquest grup hi trobaríem, entre d'altres, els pugons (*Aphididae*; *aphids*), trips (*Tisanòpters*, *thrips*), tèrmits menjadors de fusta (carcoma) i com a mamífer, el farumfer (*Heterocephalus glaber*, *naked mole rat*)
- b) EUSOCIAL: Grups amb individus estèrils o subfèrtils, generalment organitzats en castes, caracteritzades per una cura aloparental intensa i altruista que normalment comporta una contribució progressiva a l'aprovisionament de menjar. Tots els himenòpters socials i tèrmits no menjadors de fusta
- c) COOPERATIVA: Vertebrats que practiquen una cria cooperativa, així com els himenòpters socials amb treballadors potencials (*totipotent workers*), (ex, vespes i les formigues sense reina, ex. *Diacamma spp.*). Aquest grup està en una posició intermèdia entre les espècies potencials i les eusocials. Els ajudants 'altruistes' poden beneficiar-se indirectament de la millora de les seves aptituds (*fitness*) mitjançant la cura aloparental, així com accedir a beneficis directes, heretant la possibilitat de criar al mateix niu o dispersant-se per fundar el seu propi niu i, per tant, una nova Unitat Reproductora.

També hi ha força consens en l'estudi del comportament social dels vertebrats en que la reproducció cooperativa (*cooperative breeding*) sorgeix sota unes circumstàncies ecològiques particulars, en les quals està fortament limitat l'accés lliure a una reproducció independent amb èxit (Brockman, 1997). Aquesta idea es coneix com el Model de Restricció Ecològica per l'evolució de la Sociabilitat. Les restriccions inclouen:

1. Un habitat saturat, és a dir que la localització espacial d'alguns recursos crítics està restringida a pocs llocs i per tant hi ha una intensa competició sobre els territoris d'accés a recursos que rarament queden vacants

- 2.- Absència d'aparellaments adequats dels individus d'una població, en el context de les anomenades dispersions retardades (*delayed dispersal*)
3. Algunes condicions mediambientals extremes comporten una reproducció independent tan costosa que la parella no pot aixecar la descendència per sí mateixa i desenvolupa diferents estratègies. En aquest sentit, hi ha grans diferències entre les espècies amb natalitat altricial i les precocials¹³

Aquestes qüestions refereixen a la sociabilitat tal i com s'observa en l'actualitat. Pel que fa al passat, també s'ha investigat sobre la possible sociabilitat entre els dinosaures del Mesozoic (Varricchio, 2008 i 2011; Fastovsky i Weishampel, 2009) i fins i tot es parla de la Hipòtesi de la Banda del Dino (*Dino Gang Hypothesis*), (Currie, 2011).

Recentment també s'ha publicat un jaciment bolivià de mamífers rosegadors d'inicis del Terciari que s'ha interpretat com la evidència més antiga de comportament social de mamífers trobada fins ara (Ladevèze et al., 2011).

4.3.2. Nivells de Sociabilitat

La sociabilitat implica viure en grups (agregacions socials) que inclouen individus adults d'una mateixa espècie (coespecífics, *conspecifics*) amb comportaments identificables en relació al grup. Així, el comportament social, i els contextos socials, involucren a més d'un individu de la mateixa espècie, i es dirigeix cap als coespecífics, presents o absents; incloent també les respostes socials dels altres individus de la mateixa espècie o, en molts casos, també d'altres espècies.

Les espècies solitàries no formen grups amb individus adults d'una mateixa espècie, però també expressen comportaments socials, per exemple, en el seu comportament territorial o d'aparellament.

La comunicació és un component fonamental del comportament social, en tant que el comportament dirigit cap als coespecífics comporta comunicació a través d'algun tipus de senyal (respostes socials). Per exemple, els animals que utilitzen exhibicions (*displays*) o que marquen el seu territori.

En moltes ocasions, la comunicació no queda només restringida a les relacions diàdiques (*dyads*) d'emissor i receptor, sinó que s'estableixen autèntiques xarxes de comunicació. En aquest sentit, la majoria del temps els animals són part de xarxes de comunicació de composició variada a on es recull i processa

¹³ La natalitat altricial significa que els individus han de madurar després del seu naixement i implica una cura parenteral intensa i processos d'aprenentatge. Per contra les espècies precocials neixen prou desenvolupades i no necessiten tantes atencions.

informació sobre els altres individus de la mateixa o d'una altre espècie, ja sigui per simple recepció, interacció o fins i tot per escoltes furtives (*eavesdropping*):

1. Els senyals han evolucionat per tenir efectes concrets sobre altres animals. Esdevé adaptatiu per l'emissor, pel receptor, i de vegades també pels oients casuals o furtius, com per exemple els senyals d'alarma (*alarm calls*)
2. Els senyals que són processats pel sistema nerviós individual tenen efectes sobre els inputs sensorials i de continguts d'informació de l'entorn
3. En ocasions els senyals tenen un cost sensiblement menor que el mateix comportament expressat directament (economia d'esforç), com per exemple els senyals dissuasoris contra depredadors

L'evolució dels senyals d'alarma (*Alarm Calls*) ha esdevingut socialment adaptativa (Maynard Smith, 1965) i en el cas d'*Homo sapiens* ha donat lloc al nostre llenguatge. Segons alguns treballs, aquest hauria evolucionat de les necessitats comunicatives en espais tancats (bosc) als requeriments en espais més oberts (sabana) (Hurford, 2007; 2012).

Els diferents nivells de sociabilitat es relacionen amb els següents factors:

1. La intensitat de la comunicació a dins dels grups amb un nombre de funcions de senyal diferenciades
2. La longevitat i l'estabilitat temporal o permanent dels grups
3. L'accessibilitat a incorporar-se als grups (oberts o tancats)
4. El tamany i la composició dels grups (individus de parentiu relacionat o no relacionats)
5. Les relacions socials, ja siguin individualitzades o anònimes, de dominància, amb divisió del treball, de cooperació i/o altruistes

Entre els vertebrats, el tipus de grup social més dinàmic és el grup familiar extens. S'han establert com a principals causes de l'evolució de la sociabilitat el tamany i la composició del grup que són, principalment, regulats per factors demogràfics i ecològics:

1. Tipus, disponibilitat i quantitats de recursos
2. Risc de predació
3. Estratègia vital (*Life History Pattern*)

4. Competició a dins i entre els membres (ja siguin individus, grups, poblacions i/o espècies)

5. Condicions ecològiques generals

El tamany i la composició dels grups varia segons les espècies i també en les espècies mateixes. Així, en ocasions, individus no relacionats a nivell de parentiu poden ser acceptats quan són necessaris per la reproducció i manteniment del tamany del grup, establint un intercanvi (*trade-off*) entre costos i beneficis.

Per exemple, en l'ocell alció pigallat (*Ceryle rudis*, *pied kingfisher*) hi ha mascles de parelles criadores que accepten mascles ajudants no relacionats quan les condicions de farratge són dolentes. El mascle ajudador no relacionat contribueix a millorar l'èxit reproductor del mascle criador, donant-li un benefici; però amb el risc (cost) de que pot prendre-l'hi la parella (Koenig i Dickinson, 2004).

4.3.3. Però què fan en vida social els animals?; Què fan junts?; en què cooperen?

Els estudis a llarg terme dels darrers anys han evidenciat les contribucions no maternals en la cura de la descendència. Així s'ha mostrat com pares, germans, oncles i inclús companys no relacionats poden contribuir substancialment a la cura dels cadells.

Recentment la majoria d'estudis de camp en mamífers amb cura de mascles han ampliat el seu interès cap la cura de mascles potencial (Kentner et al., 2010). Els mascles mamífers no humans no poden mai carretejar sols cries perquè depenen de la llet materna. De tota manera sí poden contribuir a aixecar la descendència, assistint a les femelles a aixecar les camades més eficientment. Teòricament, la necessitat de la contribució de cada mascle cuidador contribueix al desenvolupament d'una monogàmia social obligada o a una reproducció comunal (*communal breeding*), també obligada.

Només aproximadament el 3% de mamífers practiquen una cria cooperativa (Russell, 2004) un dels casos de sociabilitat. La majoria de primats crien cooperativament i en alguns casos amb la participació dels mascles. El comportament paternal, tan comú entre peixos i ocells, només s'observa en un grupat de mamífers i la majoria d'ells són socialment monògams.

Entre els mamífers, la cura de mascles és més abundant entre els carnívors, rosegadors i primats, tot i que només s'observa en un reduït nombre d'espècies d'aquests grups (Clutton-Brock, 1991).

La cura masculina (*male care*) pot ser definida com qualsevol comportament de mascles adults que beneficia als joves, encara que això no impliqui carretejar amb ells. Entre algunes formes de cura masculina o no maternal cal destacar:

Alimentació (*Feeding*): Els mascles poden portar menjar als joves o conduir-los a agafar menjar en les activitats farratgeres [p.ex. la mangosta ratllada (*Mungos mungo*, banded mongooses); la mona de nit septentrional (*Aotus trivirgatus*, night monkeys); o el tití de cap bru (*Saguinus fuscicollis*, saddle-back tamarins)]. Els mascles poden també invertir esforços en els joves abans que siguin deslletats o inclús abans de néixer, ajudant en l'alimentació de la mare [p.ex. licaons (*Lycaon pictus*, African wild dogs)]

Aclucament (*Huddling*): Alguns mamífers recent nascuts poden tenir dificultats per mantenir la temperatura adequada del seu cos i requereixen ser aclucats [p. ex. el hámster nan de Campbell (*Phodopus campbelli*, Campbell's dwarf hamster); el ratolí de Califòrnia (*Peromyscus californicus*) o la mussaranya comuna (*Crocidura russula*, greater white-toothed shrews)]

Cacera en grup (*Group hunting*): La cacera cooperativa és probablement, després de la reproducció cooperativa, el tipus de comportament cooperatiu més àmpliament distribuït entre les espècies actuals; fins el punt que és considerada com un dels factors rellevants en l'evolució de la sociabilitat. La cacera en grup no és practicada només per mamífers, sinó també per algunes espècies d'aranyes, altres insectes, peixos i ocells.

Cangurs, mainaderes, sentinelles (*Babysitting, Nanny, Guarding, Sentinel*): En absència de femelles, els mascles poden restar amb els joves fent de cangurs [p. ex. la orca (*Orcinus orca*, killer whales)] o protegint-los de depredadors i salvant-los si és necessari [p.ex. la mangosta nana africana (*Helogate parvula*, dwarf mongooses)]

Cria cooperativa (*Cooperative Breeding*): És el tipus de comportament cooperatiu més àmpliament distribuït entre les espècies actuals i, tot i haver opinions contràries, no sembla tenir cap relació causal amb el desenvolupament cognitiu de les espècies, però sí estimulants la prosocialitat (Burkart et al., 2009; Burkart i Van Schaik, 2010)

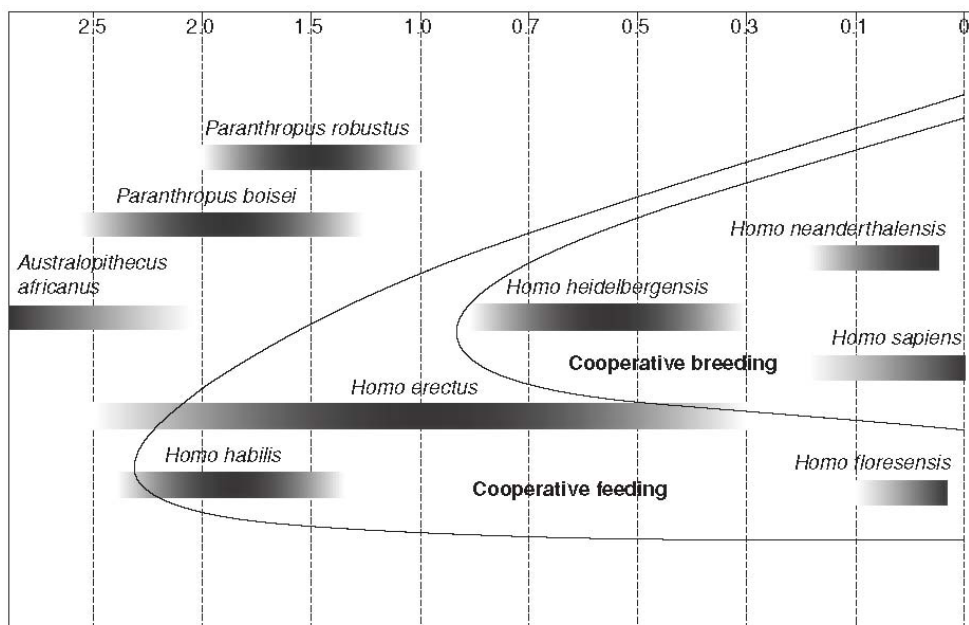
Defensa (*Defence*): En moltes espècies, els mascles defenen activament als joves contra els predadors [p. ex. l'indris (*Indri indri*, Indri, babakoto)]

Empolainament (*Grooming*): A les espècies susceptibles de tenir ectoparàsits, els mascles poden empolainar als joves [p. ex. el ratolí de Califòrnia (*Peromyscus californicus*); el tití de cap de cotó (*Saguinus oedipus*, tamarindo de cabeza de algodón, cotton-top tamarins) o la Mona de Barbaria (*Macaca sylvanus*, Barbary macaques)]

Ensenyament (*Teaching*): Els mascles d'espècies que viuen en grups (*Group-living*) poden contribuir a ensenyar diferents habilitats als cadells. Això genera l'establiment d'importants vincles a llarg terme entre adults i cadells que seran un dia adults i mantindran el lligam amb els seus majors que els van ensenyar [p. ex. Mona de Barbaria (*Macaca sylvanus*, Barbary macaques) o el llop (*Canis lupus*)]

Transport (*Carrying*): A espècies en les que el cadell viatja amb la mare, els mascles poden ajudar en el transport dels cadells [p.ex. el tití comú (*Callithrix jacchus*, common marmosets); la mona de nit septentrional (*Aotus trivirgatus*, night monkeys) o el tití gris (*Callicebus moloch*, titi monkeys)]. En el cas dels humans l'estudi de les capacitats de càrrega (*Carrying capacity*) ha estat un element d'anàlisi i valoració molt rellevant (Lancaster, 1978)

Un treball recent sobre homínids antics insereix l'alimentació cooperativa i la cria cooperativa en un esquema de filogènia humana (Dubreuil 2010: 86), tot i que algunes línies d'evidència suggereixen que aquests comportaments es poden inferir ja en els australopitecins (DeSilva, 2011).



Gràfic 4.3. Dues formes de cooperació dins la filogènia humana (Dubreuil, 2010)

Al llarg d'aquest treball es retornarà sobre aquestes qüestions en tant que sorgeix una pregunta obligada: La vida social dels primers representants del gènere *Homo* incloïa l'elaboració d'eines d'ascles de pedra (*Flaking technology*) com a activitat cooperativa?

4.3.4. Conclusions generals sobre la sociabilitat

Per concloure cal assenyalar novament que l'agregació social està molt representada a diferents grups taxonòmics. Algunes espècies formen grups estables de membres amb una composició no atzarosa. Aquest fet contrasta amb altres espècies amb composicions de grup que fluctuen temporalment (Whitehead, 2008).

Els membres de les agregacions amb composicions estables tendeixen a tenir interaccions socials contínuament i, com a resultat, les històries d'aquestes interaccions socials donen forma a relacions socials estables (Hinde, 1976). La sociabilitat en aquests grups és considerada com un sistema autònom en el que cada membre del grup fa servir estratègies socials individuals per maximitzar la seva aptitud (*inclusive fitness*).

Resulta fonamental recordar que aquestes estratègies individuals sorgeixen de la relació amb les estratègies dels altres individus del grup. Així, cada agregació social permanent funciona com un complex sistema adaptatiu que genera diferents pressions selectives i promou la formació de dinàmiques socials i relacions que no es desenvolupen en les espècies amb composicions de grup no estables. Val a dir, però, que també hi ha importants variacions entre els individus d'una mateixa espècie i fins i tot d'una mateixa unitat social.

En aquest sentit a les espècies actuals, i també a les extintes, la sociabilitat ve definida per l'efecte combinat de factors ecològics (p.ex. la pressió predatòria i l'accés als recursos) i evolutius (p.ex. els límits de l'estratègia vital) en el que les relacions entre dos individus d'un grup estaran sempre sota la influència de la resta dels altres membres del grup. De fet en els darrers anys s'investiga en la reacció dels individus front el comportament cooperatiu (Bergmüller et al., 2010).

Així, cal insistir en que les dinàmiques socials que regulen les relacions entre els individus resultaran fonamentals en els processos d'aprenentatge social que esdevenen en la vida en grups més o menys estables (Danchin et al., 2004; Galef i Laland, 2005).

Espècies	Context	Diferències individuals observades	Referències
Dofí mular, <i>Tursiops truncatus</i>	Cacera cooperativa	Rols ben definits dels individus	Gazda et al. (2005)
Lleó, <i>Panthera leo</i>	Reacció davant la intrusió al territori	Alguns individus ràpidament s'acosten als intrusos, d'altres hi van a la saga	Heinsohn i Packer, (1995)
	Tasques compartides en cacera cooperativa	Alguns individus encerclen preses, d'altres esperen a la presa al centre	Stander (1992)
Marmota, <i>Marmota flaviventris</i>	Salutació i empolainament dels altres	Tendències cooperatives relacionades amb els trets d'història vital dels individus i el comportament de risc associat	Armitage (1986)
Mona verda, <i>Chlorocebus pygerythrus</i>	Interaccions socials	Diferències individuals en les competències socials, en part relacionades amb el rang	McGuire et al. (1994)
Macaco rhesus, <i>Macaca mulatta</i>	Interaccions socials	L'amabilitat genera interaccions vinculants	Goslin (2001)
		El caràcter i la calma dels infants prediu el nombre de relacions socials posteriors	Weinstein i Capitanio, (2008)
Ximpanzé, <i>Pan troglodytes</i>	Cacera en grup	Rols definits en la cacera en grup	Boesch (2002)
		Individus més decidits acceleren i provoquen les reaccions en cadena dels altres en un procés 'catalític'	Gilby et al. (2008)
Humans actuals, <i>Homo sapiens</i>	Experiments de Jocs Econòmics dels Béns Comuns (<i>Public Good Games</i>)	Diferències individuals en la propensió a cooperar	Roca i Helbing (2011)
	Experiments de Jocs del Dictador (<i>Trust Game</i>)	S'observa una variació en la propensió a cooperar que esdevé heretable	Cesarini et al. (2008)

Taula 4.4. Alguns exemples de comportaments cooperatius individuals en diferents espècies de mamífers (Compilat a partir de les referències citades)

4.4.- La sociabilitat entre els Primats

4.4.1. Introducció

Els primats, ja se sap, som mamífers. La majoria de primats haplorins, i alguns estrepsirins, són socials: Viuen en grups. Recentment s'ha fet una nova proposta filogenètica sobre els camins cap a la sociabilitat estable entre els primats (Shultz et al., 2011).

Gairebé tots els mamífers presentem algun nivell de sociabilitat, encara que sigui només en l'aparellament i l'atenció maternal a la descendència. Però els mamífers socials presenten diferents nivells de sociabilitat. Hi ha espècies amb individus que interactuen fins al punt de viure junts en societats completes, formant relacions duradores amb els altres membres del seu grup. Així podem veure els llops, les lleones o els elefants.

Però alguns mamífers, potser la majoria, no viuen en grups. Això vol dir que la 'societat' es redueix a la mare i la descendència que està aixecant i que els mascles i les femelles adultes només s'associen durant el període de zel. Així podem veure en un extrem oposat a lleopards, llúdrigues, esquirols... Perquè?.

El fet que molts mamífers no visquin en grups suggereix que esdevenir social deu tenir alguns costos per l'èxit reproductiu. Aquest fet també és d'aplicació als primats. Una major competició pel menjar, perill d'infanticidi o una major vulnerabilitat a malalties infeccioses. Amb tot sembla evident que, en moltes espècies, hi han d'haver alguns beneficis per haver seleccionat i desenvolupat diferents graus de sociabilitat.

Modern views of primate socioecology focus on factors that influence different components of social systems, particularly the size and composition of groups, relationships among individuals, and intergroup dispersal. Four main ecological forces have been proposed as key drivers of primate social evolution: resource competition, predation, inter-sexual conflict, and infectious disease" (Nunn and Altizer, 2006: 9)

Altres cossos explicatius sorgeixen de la Hipòtesis del Cerebell Social (*Social Brain Hypothesis*) que tot i dirigir-se primàriament a l'estudi del tamany del cervell, ha establert connexions amb la sociabilitat, els entorns ecològics amplis i els trets d'estratègia vital (*Life-History traits*) de cada espècie (Dunbar i Shultz, 2007a).

La majoria de les variacions en els comportaments animals representen respostes a les diverses condicions ecològiques o de densitat de població. Alguns exemples inclouen les variacions en la dieta, l'ús del territori i les estratègies d'aparellament de mascle i femella. Cal tenir present però que aquí es pretén repassar com s'explica la sociabilitat (formació de grups) en espècies, grups i/o poblacions. En moltes espècies això comporta diferents tipus de segregació sexual en els patrons d'agrupament (segregació social), així com en els patrons de dispersió i els espais vitals (segregació territorial i/o

de l'hàbitat). Ambdós aspectes són parts importants de la sociabilitat i ecologia de la majoria de les espècies, de manera que de vegades es fa difícil de diferenciar-ho a nivell expositiu (Ruckstuhl i Neuhaus, 2005).

Com es cita més amunt, hi ha al menys quatre grans propostes per explicar els orígens de la sociabilitat entre els primats (Nunn i Altizer, 2006). Aquí tractarem d'agrupar-ho en dos aspectes molt bàsics; la competició pels recursos i la predació.

4.4.2.- Teoria de la defensa dels recursos

La Teoria de la defensa dels recursos (*Resource defense theory of sociality*) assenjala que viure en grup afavoreix un millor accés a recursos que si es viu solitàriament. Específicament, viure en grup millora l'habilitat de les femelles per defensar els seus recursos contra altres competidors, usualment de la mateixa espècie. Això és més difícil de fer si es viu sola amb els cadells. Un exemple serien les manades de lleones (*pride*) (Packer, 1986; Packer et al., 1990 i Mosser i Packer, 2009).

Les femelles sempre són al centre de l'assumpte perquè l'èxit reproductiu de les femelles depèn molt més del seu accés als recursos que l'èxit reproductiu dels mascles.

- a) La Teoria de la defensa dels recursos probablement s'acompleix si:
 - a. El menjar és relativament escàs i d'alt rendiment nutritiu i el seu control és altament beneficiós (avantatge adaptatiu)
 - b. Les fonts d'aliment es distribueixen en petits mosaics distribuïts en clapes (*patches*) suficients per a que puguin ser defensats
 - c. Els mosaics proveïdors de recursos són suficientment grans per suportar alguns individus en el grup (*group size*)

Aquestes condicions són habituals en la fruita com a recurs alimentari, una part important de la dieta dels primats.

- b) Evidència en contra de la teoria de la defensa dels recursos
 - a. Certament els grups més grans tenen millor accés a la distribució de recursos, però els individus d'aquest grup s'enfronten a una gran competició amb altres membres del seu propi grup pels recursos dins les àrees d'aprovisionament

- b. Sovint hi ha més competició a l'interior dels grups que entre els grups: L'estudi de Janson (1990) sobre el mico caputxí bru (*Cebus apella*; mono maicero; brown capuchin monkey) ha mostrat que les calories ingerides pels individus dins del mateix grup varien un 37%, mentre que el percentatge de calories ingerida per comunitats senceres només difereix un 3%

Els treballs d'en Janson i Goldsmith (1995) han mostrat patrons de variació a diferents nivells en una mateixa espècie distribuïda per diferents regions, de manera que el vincle entre ecologia i comportament sembla menys directe del que s'havia pensat.

En aquest sentit, en contra del que es podria esperar de la teoria, sembla que no hi ha una correlació neta entre sociabilitat i la distribució dels recursos:

- I. Molts primats altament socials són folívors, mengen fulles que no són molt irregulars en la seva distribució
- II. Els primats frugívors, que haurien d'estar fortament afectats per les necessitats de defensa de recursos, presenten tot el rang de sociabilitat possible, des de social fins a solitari

Els primats frugívors tendeixen a viure en grups més grans que els folívors degut a la major importància de defendre les fonts de fruites distribuïdes de forma irregular (Müller i Soligo, 2005; Snaith i Chapman, 2007; Harris et al., 2010; Parr et al., 2011)

- c) Evidència que suggereix que la teoria de la defensa dels recursos és correcta en alguns casos:
 - a. On les àrees d'aprovisionament de recursos es solapen, els grups més grans generalment s'imposen als grups més petits en la competició per l'accés als recursos
 - b. Les femelles en els grups més grans tendeixen a tenir un major èxit reproductiu que les femelles de la mateixa espècie de grups més petits
 - c. Això implica que la tendència a viure en grups grans ha d'haver estat seleccionada positivament

4.4.3. Teoria predatòria de la sociabilitat

La Teoria predatòria de la sociabilitat (*Predation theory of sociality*) defensa que viure en grup ofereix una millor protecció dels predadors. Naturalment, la predació afecta directament a l'èxit reproductor, de manera que la selecció natural presumiblement ha d'haver afavorit trets físics o comportamentals que

minimitzin les possibilitats de ser mort per un predador. La vida en grup seria un d'aquests trets comportamentals ja que ofereix una major protecció dels predadors al menys per tres motius:

- a) Detecció de predadors: Viure amb altres fa més probable que alguns membres del grup puguin detectar l'acostament de predadors, de manera que cada individu pot dedicar menys esforç a la vigilància
- b) Dissuasió: Alguns grups primats poden dissuadir alguns predadors, tot i que això s'aplica més a altres tipus d'animals. Alguns predadors poden optar per no atacar primats si estan en grup, preferint objectius solitaris com a estratègia més eficient
- c) Dissolució: Com més gran és el grup, més disminueix la probabilitat de que algun membre del grup sigui víctima d'un predador quan ataca

Els predadors dels primats actuals són molt diversos (Shultz i Noë, 2002; Fam i Nijman, 2011) i variats: Serps, aus rapinyaires, cocodrils, lleopards, lleons, tigres i també altres primats:

Ximpanzés que cacen colobes (*colobus monkeys*) i Galagos (*Galago senegalensis*) (Pruetz i Bertolani, 2007)

Bonobos que cacen *Cercocebus aterrhimus* (black mangabey) (Surbeck i Hohmann, 2008)

Orangutans que cacen loris lent (*Nycticebus coucang*; loris lento; slow lorises) i gibons (*Hylobates sp.*) (Hardus et al., 2012)

Babuins que cacen mones verdes (*Chlorocebus pygerythrus*; *mono verde*; *vervet monkey*) i Galagos (bushbabies) (Enstam, 2007)

Diversos lèmurs que es mengen d'altres lèmurs (Jolly et al., 2000; Saucier 2008)

I per descomptat l'ésser humà

El primats terrestres tendeixen a viure en grups més extensos que els primats arborícoles, presumiblement perquè hi han més amenaces de predació a terra ferma. Algunes de les espècies primats menys socials són de gran tamany, més hàbils per defensar's sense la necessitat d'un grup per dissuadir a predadors. Aquesta seria una evidència que dona suport a la teoria predatòria de la sociabilitat.

Els primats diürns tendeixen a viure en grups més grans que els nocturns potser perquè les estratègies diürnes per resistir a la predació funcionen millor en grups grans que les estratègies nocturnes d'amagar-se dels predadors que funcionen millor en grups petits.

Alguns primats viuen en grups extensos en llocs amb predadors i en petits grups en llocs sense predadors. Això suggereix que l'amenaça de la predació estimula la sociabilitat. Per exemple, els macacos que viuen en illes lliures de predadors formen grups més petits que els de terra ferma on la predació és més probable (Poirier i Smith, 1974b; Gursky i Nekaris 2007; Wang 2011).

La teoria de la predació suggereix que el risc més alt de predació, hauria de tenir lloc en els grups més grans. Això és, allà on es poden observar percentatges elevats d'individus morts per predadors, hauriem de trobar grups extensos. Però no hi ha evidència que els primats que viuen en grups grans pateixin pèrdues més altes de predació (Zuberbühler i Jenny, 2002).

Així doncs, sembla que no hi ha una clara associació entre el tamany del grup i les pèrdues reals d'efectius per predació. Tot i que la sociabilitat és efectiva per preveure les pèrdues per predació, ambdues teories (la defensa dels recursos i la de la predació), probablement juguin algun rol i no són mútuament excloents.

En aquest sentit sembla més probable que el tamany del grup i la sociabilitat estigui primàriament en relació a la competició pels recursos i l'aparellament (Muller et al., 2007), tot i que també s'ha evidenciat recentment la seva relació amb les activitats d'empolainament i el desenvolupament cognitiu (Lehmann et al., 2007 i Sueur et al., 2011).

Com a la resta d'espècies, el tamany de grup entre els primats ha de resultar d'un balanç equilibrat entre els beneficis de viure en grup i els seus costos (Xiuhui et al., 1997). En aquest sentit, l'aproximació econòmica resulta essencial en l'estudi del comportament per comprendre el seu valor de supervivència, tal i com es treballa a l'ecologia comportamental amb els models de selecció de presa. Els models d'optimització permeten establir prediccions quantitatives contrastables i alguns d'aquests models són d'abast universal.

Els animals doncs intercanvien (*trade-off*) els beneficis del comportament (p.ex. alimentació en espais oberts o en clapes) amb els seus costos (p.ex. ser víctima de predació) (Székely et al., 2010).

4.4.4.- Les femelles

En qualsevol cas, sembla clar que els beneficis teòrics de la sociabilitat afavoreixen més a les femelles que als mascles (Clutton-Brock i Lukas, 2011).

Ambdues teories de la sociabilitat suggereixen que les femelles tenen més avantatges de viure en grup que els mascles.

Al viure en grup, les femelles maximitzen els èxits reproductors amb un millor accés als recursos de menjar, però és menys important pels mascles.

La protecció dels predadors també afecta més a l'èxit reproductiu de les femelles que al dels mascles.

- a) Probablement afecta als mascles adults i a les femelles de la mateixa manera, tot i que certament afecta més a juvenils i infantils que a adults i les pèrdues de fillada per un predador afecten potencialment més a una femella mare que a un mascle pare.
- b) Les femelles només poden tenir un nombre limitat de fillades al llarg de la seva vida, de manera que han d'invertir molta energia en cada fillada
- c) Així, cada pèrdua afecta molt al seu èxit reproductiu, mentre que els mascles poden potencialment tenir una gran nombre de fillades al llarg de la seva vida de manera que no cal que inverteixin tan en cada fillada.
- d) En aquest sentit, la pèrdua de cadells no és necessàriament un gran trastorn per l'èxit reproductiu dels mascles.

Els mascles maximitzen l'èxit reproductiu aparellant-se tant com els hi és possible: Per un mascle, el compte de resultats (*pay-off*) per millorar la supervivència de la descendència depèn d'aparellar-se quantes més vegades millor. De fet molts mascles intenten ser infanticides per a que la femella torni a estar en zel i, en molts casos, ho aconsegueixen (Schaik i Janson, 2000).

I segurament els avantatges de viure en grup també són satisfactoris per les femelles. La majoria dels grups primats generalment es componen d'un nucli permanent de femelles adultes i la seva descendència jove més un o alguns pocs mascles que poden ajuntar-se o separar-se al llarg del temps.

La composició del grup pot variar enormement, particularment en el nombre de mascles que s'associen amb grups de femelles. També varia molt l'estabilitat de la pertinença al grup en moltes comunitats primats. A la majoria d'espècies, els mascles es dispersen en arribar a la maduresa sexual, tot i que en alguns casos, també es dispersen les femelles.

Les aparents disparitats entre els diferents models de sociabilitat entre els primats són de fet el reflex de la seva pròpia diversitat i història evolutiva. Els primats som, en termes generals, més gregaris que cap altre Ordre mamífer.

En aquest sentit, la diversitat en els sistemes d'aparellament que comporten un determinat grau de cohesió social amb patrons de comportament definits,

permeten distribuir la composició sexual i el tamany dels grups per donar lloc a les relacions socials entre els individus que viuen en grup.

Una vegada més cal recalcar que la flexibilitat comportamental per afrontar diverses condicions ecològiques i situacions socials, de vegades utilitzades com a fita comportamental humana, és de fet compartida amb la majoria de la resta dels primats actuals.

4.4.5. Sistemes d'aparellament

La organització social inclou tres elements: Un sistema social, un sistema espacial i un sistema d'aparellament. El sistema social afecta a l'organització del grup en tamany i composició sexual, així com a les relacions entre el grup (Müller i Thalmann, 2000).

Sistema social	Sistema Espacial	Sistema d'aparellament		Organització social		Estructura social
		Patrons de comportament d'aparellament	Paternitat genètica coneguda	Tamany de Grup	Composició sexual	
Sistema d'aparellament	Grau de cohesió (*)	Patrons de comportament d'aparellament	Paternitat genètica coneguda	Tamany de Grup	Composició sexual	Relacions socials entre individus
Solitari	Dispersada	Poligínia Poligàmia Monogàmia	Diversos	1-15 (lèmurs nocturns)	Biaix de femelles als voltants	Els individus poden dormir junts
Monogàmia	Cohesionada o dispersada	Monogàmia	100%	2-5 (titís)	Un mascle Una femella	Vincles de parella
Poliàndria	Cohesionada	Poliàndria	50%	3-15 (titís)	Una femella Diversos mascles	Vincles de parella
Mascle únic	Cohesionada	Poligínia	100%	8-20 (goril·les)	Un mascle Diverses femelles	Vincles de mascle amb femella i de femella amb femelles
Diversos mascles	Cohesionada	Poligàmia	Diversos	7-53 (cercopitècids)	Múltiples mascles i femelles	Vincles femella amb femella i mascle amb mascle
Mascles vinculats	Fissió amb fusió	Poligàmia o Poligínia	Diversos	15-140 (ximpanzés)	Múltiples mascles i femelles	Vincles entre els mascles
Multi nivell	Fissió amb fusió	Poligínia	100% a la unitat més petita	≥ 800 (babuins)	A la unitat més petita: Un mascle i diverses femelles	Vincles entre els mascles o diverses femelles vinculades amb un mascle

Taula 4.5. Patrons generals de sistemes d'aparellament entre alguns primats

Taula compilada a partir d'Eisenberg, 1981; Fleagle et al., (1999), Kappeler i van Schaik, (2002), Campbell et al., (2010), Muhlberger (2011), Swedell (2011)

(*) Grau de cohesió definit a partir de la proximitat espacial en que estan associats els membres del grup

(**) Es distingeix Poligínia (relació no estable d'un mascle amb múltiples femelles), Poliàndria (relació no estable d'una femella amb múltiples mascles) i Poligàmia, entesa com a relació estable, sigui multi femella o multi mascle.

4.4.6. Aparellaments i dispersions

Els treballs germinals d'en Greenwood (1980) van definir la filopatria natal i d'altres aspectes relacionats. Les formes d'agregació i de vida social tenen conseqüències directes en les formes de dispersió i un element fonamental és la filopatria femenina (*female philopatry*).

Al model general ancestral dels primats del Vell Món (Di Fiore i Rendall, 1994), les femelles nascudes al grup es queden al grup o en un veïnatge proper. Els mascles que han nascut al grup es mouen quan assoleixen la maduresa, dirigint-se cap a un grup compost majoritàriament per femelles relacionades amb alguns mascles no relacionats genèticament.

- Perquè marxen més els mascles que les femelles?
- Perquè no hi ha gairebé mai filopatria masculina?

Tan els mascles com les femelles tenen un alt èxit reproductiu si s'aparellen amb individus no relacionats genèticament. Però les femelles augmenten el seu èxit reproductiu amb la pertinença a un grup. Anar vagant els hi reduiria l'accés al menjar i posaria els seus cadells en un alt risc de predació.

Els mascles no es beneficien massa de pertànyer a un grup, de manera que poden tractar de deixar-lo per buscar aparellaments genèticament no relacionats a un cost baix. Pels mascles el benefici d'abandonar un grup es més gran que el seu cost.

A banda de que si no marxen, es reduiran les opcions de les femelles (generalment relacionades) per aparellar-se de nou. Les femelles necessiten nous mascles i el sistema de dispersió de mascles permet la rotació en aparellaments nous no relacionats genèticament.

L'èxit reproductor dels mascles està molt fortament influït pel nombre de vegades que s'aparella. L'èxit reproductor dels mascles depèn de com maximitzen els seus propis aparellaments, minimitzant els aparellaments d'altres mascles amb les mateixes femelles.

En aquest sentit pels mascles, les femelles esdevenen recursos per ser defensats d'altres mascles de la mateixa espècie. Els mascles simplement van allà a on es troben les femelles no relacionades genèticament.

En petits grups de femelles (fins a cinc), un mascle típicament pot vigilar altres mascles fora de les femelles que formen el petit grup multi femella amb un únic mascle.

En els grups més grans de femelles (més de deu), típicament hi han múltiples mascles. Poden haver-hi mitja dotzena o més amb una marcada jerarquia dominant ja que els mascles tenen una intensa competició per accedir a les femelles i els mascles dominants poden tenir mascles subordinats apart de les femelles (p. ex. goril·la).

Tan bon punt la cursa competitiva pel menjar condueix a l'establiment de jerarquies dominants en les femelles, la cursa competitiva per les femelles porta a l'establiment de jerarquies de dominància entre els mascles. Amb això s'estableixen gran quantitats de reptes entre el mascle dominant i els de rang més baix dins del grup que poden tenir fins a cinc o sis mascles. A més hi ha els mascles externs que volen accedir a les mateixes femelles que el mascle dominant del grup.

Això comporta una gran quantitat de mascles solters (*bachelor males*) que no poden ajuntar-se en un grup de femelles perquè elles prenen les seves opcions per maximitzar els seus aparellaments. Així tenim que els intents dels mascles solitaris o de grups de mascles que tracten de tenir accés a les femelles comporten gran quantitat d'encontres hostils.

D'aquesta manera l'ecologia i el sistema de reproducció dels primats genera una cadena de causes que en termes generals explica la sociabilitat primats en les seves variants.

L'ecologia de les espècies de primats, especialment la distribució dels recursos i el risc de predació en un entorn dona com a resultat general una distribució òptima de femelles en els grups.

Aquest equilibri millora l'accés al menjar i la protecció de la predació amb uns costos incrementats de competició en el sí del grup, transmissió de malalties, etc. Aquesta dinàmica creada i mantinguda per la filopatria femenina amb algun grau de dominància jeràrquica femenina, ve determinada per la freqüència en la cursa competitiva establerta per l'escassetat, distribució i tamany de les zones de recursos de menjar, en el que la distribució de femelles dona lloc a una corresponent distribució de mascles.

El nombre de mascles a cada grup de femelles està relacionat amb el nombre de femelles que es queden juntes vivint amb algun nombre de mascles solters. Aquests desenvolupen comportaments per accedir a les femelles. En aquest sentit, desenvolupen jerarquies de mascles dominants i altres comportaments depenent de la cursa competitiva per les femelles entre els mascles del grup i l'habilitat dels mascles per excloure altres mascles del grup.

Totes aquestes opcions donen lloc a un rang de tamany de grup i organització majoritàriament definits pel comportament de les femelles, el qual a la seva vegada està influenciat per les seves circumstàncies ecològiques.

Cada tipus de composició de grup generalment es correlaciona amb una particular combinació de:

- a) Un comportament territorial específic de les femelles
- b) Un comportament territorial específic dels mascles
- c) Un sistema d'aparellament específic que resulta dels dos primers aspectes

Naturalment això és una descripció idealitzada de caire general. El món real és més complex. Els individus i grups difereixen i en algunes espècies són comunes les “violacions” de les regles, com ara es aparellar-se amb d’altres individus diferent al que prediria el sistema general (Clutton-Brock, 1989).

4.4.7.- Què hi ha sobre els hominoides (*Hominoidea*)?

La superfamília dels hominoides (*Hominoidea*) inclou a les famílies *Hylobatidae* (amb 4 gèneres i 12 espècies de gibons) i la dels *Hominidae*, col·lectivament coneguts com a ‘grans simis’ (orangutans, goril·les, ximpanzés, bonobos i humans).

Tots els hilobàtids (micos petits com gibons i siamangs) són monògams i viuen en parelles vinculades a llarg terme amb descendència juvenil.

Orangutans: solitaris

La femella farratja només amb la seva descendència immadura

Els mascles mantenen un territori que inclou els territoris d’una o més femelles

Però rarament es troben excepte per aparellar-se

Goril·les: variable, però majoritàriament poligínia d’un mascle

Petits grups multi femella amb un o pocs mascles

El mascle dominant pot monopolitzar l’accés a les femelles, però no en tots els casos

Ximpanzés i bonobos tenen complexes organitzacions socials que no entren dins els esquemes generals del model ancestral dels primats del Vell Món. Els ximpanzés solen associar-se en agrupacions temporals (partits, *parties*), ben diferents als grups estables de la majoria de grans primats. Aquests partits sorgeixen des de dins d’unitats de grup estables (*unit-groups*) o comunitats formades per membres que comparteixen un territori comú en el que els mascles típicament inverteixen molt en la descendència (Goodall, 1986; Nishida i Hasegawa, 1987; Newton-Fisher et al., 2010).

Les femelles i els individus juvenils tenen el seu propi territori i dediquen una gran quantitat de temps a sí mateixos

Els mascles formen grups i tracten, junts, de defensar un àrea que inclou els territoris de diferents femelles

També els bonobos, tot i ser diferents dels ximpanzés en molts aspectes socials i sexuals, formen agrupacions temporals dins de comunitats. La tendència recurrent a formar agrupacions temporals dins de comunitats de llarg abast només s'ha observat en un altre gènere de primats, les mones aranya del Nou Món (*Ateles geoffroyi*, Spider monkey) i en molts pocs altres mamífers com el dofí mular (*Tursiops truncatus*) o la hiena bruna (*Hyaena brunnea*) (Lehmann i Boesch, 2004).

Les societats humanes tradicionals són similars a d'altres primats en uns aspectes, però molt diferents en d'altres (Chapais, 2011; Hill et al., 2011). A diferència d'altres primats monògams, majoritàriament arborícoles, les parelles reproductores humanes no viuen aïllades, sino organitzades en grups de tamany moderat, però altament variables, en els que els individus sovint farratgen separatament o en petits subgrups que tendeixen a ser territorials.

La majoria d'aparellaments són monògams amb vincles de parella a llarg terme, tot i que també hi ha poligínia i poliàndria. Val a dir que 'llarg terme' no significa necessàriament parelles permanents. Aquest sistema de parelles a llarg terme en grups és rar entre els primats i tampoc no es troba gaire representat entre els mamífers, donant lloc en els humans actuals a uns vincles parenterals que no tenen equivalent a la natura (Immerman, 2003; Burkart et al., 2009).

Hi ha qui sosté que la monogàmia es un tret ancestral entre els homínids (Lovejoy 1981, 2009), però les transicions socials a l'evolució humana poden haver tingut un recorregut molt variat (Foley i Gamble, 2009), incloent sistemes monògams, poligínics o de multi nivell (*multi-partner mating systems*). Aquest darrer sistema dins d'agregacions multi nivell, tal i com es dona entre els papions actuals (Swedell et al., 2011), ha estat utilitzat també com a model pels sistemes d'aparellament dels australopitecins (Arsuaga et al., 2000), tot i que hi ha moltes controvèrsies respecte d'això (per ex. Di Fiore i Rendall, 1994).

En qualsevol cas, sembla una obvietat que la sociabilitat humana no pot dissociar-se del substrat mamífer i primat. Però els humans actuals sembla que hem anat més lluny que cap altre espècie; articulant l'actual connexió entre sociabilitat i cultura simbòlica. Però quin pas previ hi va haver?, Va ser inicialment l'ús d'eines el que va donar un valor afegit a la sociabilitat humana?

Cal integrar totes aquestes qüestions dins dels comportaments d'aparellament i reproducció; dels comportaments de supervivència amb cura dels altres (*caretaking*) i d'altres trets com són la locomoció (Randic et al., 2012) i en l'assoliment de noves oportunitats ecològiques, amb nous comportaments de subsistència desenvolupats pels primers homínids. Malgrat que la competició i l'agressió formin part de la vida social, aquests comportaments juguen una força dominant menor quan les espècies vivents s'organitzen socialment.

4.4.8. Formes bàsiques d'organització social

Però quines són a grans trets aquestes formes d'organització social ?. Una síntesi de l'antropologia social, la primatologia i la sociobiologia humana desplegada per Rodseth et al., (1991) en ajuda a comprendre les variades relacions de la 'comunitat' humana com a societat primat.

Els tres grans sistemes de relacions de la sociabilitat humana, tal i com són estudiats tradicionalment per les Ciències Socials, responen de fet a l'expressió humana de fenòmens biològics sobreposats, similars als estudiats per la biologia evolutiva per la resta d'éssers vius. Aquests fenòmens socials poden ser analitzats a través de la selecció natural i les pressions selectives a la que estan sotmesos els grups (Alexander, 1977; Alcock, 2009).

Alguns autors, referint-se al grau de sociabilitat expressats per la nostra espècie, inèdits a la natura, tracten d'explicar de diferents maneres el llindar traspasat per la nostra espècie (Richerson i Boyd, 1997; Tomasello, 1999; Fehr i Fischbacher, 2003; Carter et al., 2005; Bowles i Gintis, 2011).

		Intercanvi		
		Parentiu		
Matrimoni				
Prohibició de l'incest				
Consanguinitat (<i>Inbreeding</i>) i Exogàmia (<i>Outbreeding</i>)	Sistemes d'aparellament (monogàmia, poliginia, poliàndria...)	Comportament parenteral	Nepotisme extra parenteral	Reciprocitat
Dimorfisme sexual	Competició sexual i selecció sexual			
Sexualitat	Composició de grup		Vida en grup	
	Incertesa ecològica	Concentració de recursos	Protecció predatòria	Activitats cooperatives

Taula 4.6. Relacions sobreposades dels tres grans sistemes de la sociabilitat humana investigats per les Ciències Socials que poden ser analitzats a través de la selecció natural i les pressions selectives a la que estan sotmesos els diferents grups (Adaptat d'Alexander, 1977)

Amb tot, ja que darrera les adaptacions sempre hi han els processos evolutius, cal preguntar de nou quins processos evolutius a nivell social i comportamental van succeir en el *clade Homo* per desenvolupar el grau de cooperació social derivat dels productes col·lectius que genera la nostra espècie?

4.4.9. Conclusions generals

La natura social d'*Homo sapiens* té les seves arrels en la biologia i el comportament de primats i mamífers. La vida social humana és en gran part una continuació del sistema de cura (*caretaking*) dels mamífers; en el qual les femelles produeixen llet, els infants alleten i les femelles i els cadells mantenen un contacte a través de modes de comunicació olfactius, tàctils o vocals.

La sociabilitat, la preferència per viure en una comunitat més que en aïllament, ha estat fonamental per la supervivència, reproducció i especiació del gènere *Homo*. Sembla quelcom més que un producte de l'evolució, com ara la postura bípeda o un cervell gran. La sociabilitat és un prerrequisit necessari pel desenvolupament de 'cultura', de manera que la vida social forma les bases per mantenir les tradicions i la cultura humanes.

(...)“The behavioral plasticity of vertebrates makes possible the transmission of culture in some bird and mammal species. Culture is behavior common to a population, learned from other members of the group and transmitted from one generation to another. Culture is not inherited. It is maintained by social learning—for example, through imitation or teaching” (Solomon et al., 2008: 1122)

La nostra base social com a mamífers es refina des de la nostra ascendència primat amb l'ampliació dels nostres períodes vitals. La nostra visió primat en color i la vocalització milloren la comunicació interindividual i faciliten la cohesió de grup. Així, una més llarga infància i joventut, una posterior maduració i una existència vital més duradora que, sens dubte, incrementa la interacció social a llarg terme entre els individus. Mantenint el contacte amb els infants que carregen, les femelles continuen mòbils i integrant-se en grups socials de tots els sexes i edats amb els qui s'associa al llarg de la seva vida.

El control i manteniment d'organitzacions socials tan complexes resulta de l'evolució coadaptativa d'alguns trets fisiològics i morfològics combinats amb processos comportamentals. El producte final es un sistema obert preparat per l'eficiència reproductora i mantingut per processos de socialització, un component derivat d'un alt grau de sociabilitat.

El llinatge humà ha portat tot aquest substrat primat més enllà. Inicialment amb el canvi que suposa la locomoció bípeda i després, incrementant la grandària del cervell. Si ens comparem amb d'altres primats, l'*Homo sapiens*, originat a l'Àfrica fa prop de 200.000 anys; ha afegit un període d'infantesa diferent, una perllongada adolescència i un allargament del seu període vital. El registre arqueològic i paleoantropològic ens aporta la dimensió temporal i el context per estimar l'emergència de les actuals fases de vida humana, activitat simbòlica, cultural material abstracta i modes de vida en comunitat.

Cal doncs tractar de respondre per què els humans tenim aquesta organització social tan particular en el món dels primats, quines pressions selectives ens hi han portat i quins efectes ha pogut tenir en la nostra evolució (Kappeler i Silk, 2010).

4.5.- Sociabilitat entre els carnívors

4.5.1. Introducció

Entre els mamífers, l'Ordre *Carnivora* és un grup molt intrigant, atesa la gran varietat de característiques fisiològiques i adaptacions ecològiques que presenta. El seu ampli espectre de comportaments socials, combinat amb el gran nombre d'espècies emblemàtiques a l'Ordre, ha donat lloc a un enorme cos de dades per explorar l'evolució de la vida en grup entre els mamífers (Kruuk, 1972; McDonald, 1983; Bekoff et al., 1984; Gittleman, 1986; 1996 i Creel i Creel, 2002).

La majoria de treballs s'han dirigit a l'estudi de l'evolució i la formació d'organitzacions socials, insistint en les diferents distribucions dels individus sobre un territori que donen lloc al desenvolupament de les diferents unitats socials (Macdonald, 1983).

Tots els carnívors socials estudiats fins avui cacen més eficientment en grups que quan van sols. Aquest és l'avantatge adaptatiu generalment acceptat que més afavoreix la sociabilitat entre els carnívors. La cooperació millora l'èxit de la batuda de dues maneres. Permet abatre peces més grans i augmenta el percentatge de peces abatudes. La protecció de les peces abatudes i les carcasses, la reducció del risc de ferides durant la cacera i la defensa cooperativa contra altres predadors, són els altres principals aspectes dels que tots els carnívors socials poden beneficiar-se potencialment amb la cooperació (Xihui et al., 1997). La importància de cada avantatge, però, varia segons les diferents espècies de predadors i predats.

La biologia que estudia els carnívors socials s'ha preguntat perquè els animals viuen en grups socials estables i com són mantingudes aquestes unitats socials. Les explicacions poden ser agrupades en dues proposicions fonamentals (Ewer, 1973; Eisenberg, 1981; Dalerum, 2007).

1. Els carnívors han mantingut una organització social solitària que, en absència de pressions selectives, els han fet evolucionar cap a estructures socials més elaborades
2. La distribució de recursos generalment limita les capacitats d'agregació en moltes espècies

Dues hipòtesis fonamentals s'han plantejat per explicar com el factor limitant dels recursos pot portar a la formació de grups socials en l'actualitat:

1. La cacera cooperativa sovint millora l'èxit de la caça dels individus (Creel i Creel, 2002)

2. La defensa de la distribució dels recursos en clapes (*patchy*) incrementa si els animals s'agreguen i cooperen en la seva defensa (Macdonald, 1983)

4.5.2. Hipòtesi de l'ancestre solitari

Un model de consens sobre l'organització social dels carnívors assumeix una selecció direccional des d'una espècie basal solitària que evoluciona progressivament cap a formes de sociabilitat més avançades (Packer, 1986). Aquest model conceptual ha estat expressament desenvolupat per l'estudi de l'evolució de grup de les societats animals actuals, tot i que la principal assumpció d'aquest model no ha estat mai del tot contrastada (Dalerum, 2007).

Les correlacions evolutives des de societats solitàries, així com d'espècies que presenten una gran variació en termes de sociabilitat, són difícils d'encaixar en aquest model. Una proposta alternativa passa per assumir l'existència d'un ancestre de carnívor socialment flexible (és a dir un ancestre amb unes habilitats bàsiques per viure sota diverses formes d'organització social) i que les estructures socials presents haurien evolucionat a través de la radiació d'aquesta forma basal flexible.

Aquesta darrera perspectiva és més apropiada per dues raons: El primer model no pot explicar perquè s'han mantingut estructures socials solitàries i, en segon lloc, el model de radiació assumeix que les espècies estan capacitades per viure sota situacions socials molt variades. Aquesta perspectiva de variació intraespecífica no és assumida pel model de selecció direccional que tampoc pot explicar bé les espècies que presenten variacions en termes de sociabilitat, tan a dins com entre les diferents poblacions d'una mateixa espècie.

Al llarg dels diferents ecosistemes s'observen patrons molt dispars entre les diferents famílies de carnívors (Goswami i Friscia, 2010). Atès que en aquest treball es plantegen possibles convergències amb el desenvolupament del gènere *Homo* amb els licaons, uns dels carnívors més eficients que hi ha (MacDonald i Sillero-Zubiri, 2004), a continuació s'exposa el funcionament bàsic d'un grup de licaons.

En els darrers anys estan emergint dos temes a la literatura relacionada. Un, l'analogia dels primers homínids amb altres carnívors socials, no és nou. L'altre és més recent i tracta sobre la possible convergència evolutiva entre els humans moderns i els cànids domèstics pel que refereix a l'evolució de la cognició (Lindsay, 2000-5; Miklósi, 2007; Morell, 2009 i Topal et al., 2009). Per aquestes raons a continuació es perfilen alguns detalls bàsics de la societat dels licaons.

4.5.3. La Societat dels licaons com exemple

Els gossos salvatges Africans (*Lycaon pictus*) són animals molt socials. Realitzen la major part de les seves activitats en grup. Per això resulta una espècie ideal per a estudiar el comportament social entre els carnívors en general i dels cànids en particular. Hi ha també recents i interessants estudis sobre el llop, un altre cànid social emblemàtic (Muro et al., 2011 i MacNulty et al., 2012).

La manada (*pack*) que també podem anomenar 'canilla' (*jauria*) es compon bàsicament d'una parella criadora (*breeding pair*), un nombre d'adults (< 18 mesos), inhibits temporalment per reproduir-se i ajudants joves primals (*yearling helpers*) (~10 – 18 mesos) amb més o menys cadells dependents. Però què determina la vida social de la manada, el seu tamany i la seva composició?

Els grups grans són més eficients per a caçar i els adults i joves (*yearlings*) cacen en manada a la carrera: Fan curtes persecucions, aïllen la presa, distrauen a la mare de la cria, ataquen i maten a esquinçades (*Tearing bite vs. Killing bite*). De manera coordinada són capaços d'abatre peces molt més grans que ells, protegir-les d'altres predadors, obrint les carcasses, que són esquarterades i espedaçades ràpidament.

En la societat de licaons, la cooperació i l'ajuda esdevé essencial per la reproducció, de manera que es pot parlar d'una cria cooperativa obligada (*Obligate cooperative breeding*) que sembla ser que regula el tamny del grup.

Val a dir que només es reproduïx la parella dominant. La resta d'adultes i adults tenen una supressió reproductora hormonal

Una part de la matança es porta al cau ja que la femella prenyada o que alleta i també les cries (fins als tres mesos) s'alimenten per regurgitació (fins a 1 kg per adult que hagi participat a la matança)

De vegades les cries van a les batudes i tenen prioritat de menjar en les matances

Molt sovint, un adult o un ajudant jove vigila les cries o fins i tot fa de cangur (*Pup-guarding; baby-sitting*) fins al punt que la guarderia de cadells és essencial per la reproducció i la sostenibilitat de la manada.

- Beneficis de disposar de cangurs de cadells:
 - Alerten als cadells d'un perill i els obliguen a resguardar-se al cau
 - Mouen els cadells allunyant-los de grans predadors

- Protegeixen els cadells de petits predadors o d'individus de la mateixa espècie
 - Mouen els cadells quan, per exemple, la pluja pot inundar el cau
 - Faciliten que les mares, caçadores experimentades, recuperin la seva condició vital més aviat després de ser mares i puguin tornar aviat a participar en les batudes de caça
- Despeses de disposar de cangurs de cadells:
 - No poden participar a les batudes i per tant es va amb una manada més petita
 - Pot disminuir l'eficiència de la cacera de preses grans
 - Més temps per fer les parts al lloc de matança i menjar les carcasses
 - Més probabilitats de perdre preses per cleptoparasitisme
 - El cangur consum una part de la carn regurgitada i per tant hi ha d'haver cacera extra amb els riscos i despesa d'energia que comporta

Alguns treballs han analitzat quan un pack es pot permetre la figura del cangur, estudiant el tamany del grup a partir del nombre mínim d'adults que necessita menjar per donar a un nombre de cadells i al cangur en una cacera. Les manades petites no es poden permetre individus cangurs.

El nombre mínim d'adults és 5. Aquest simple model assumeix que la eficiència en la cacera és independent del tamany del grup (Malcolm i Marten, 1982; Courchamp et al., 2002).

- Segons dades empíriques de Tanzània el llindar del tamany del grup per tenir cuidadors de cadells i alimentar un nombre sostenible de cries

Llindar per cuidadors: 2 cries/adult

Amb un tamany de 10 cries: Això és una manada de 5 membres amb 4-5 adults, sense juvenils

- Segons dades empíriques de Zimbabwe el llindar del tamany del grup per tenir cuidadors de cadells:

- Manada de 8 membres (≤ 5 individus) tenen un vigilant en el 34.7 % de les batudes
- Manada de 5 membres (> 5 individus) tenen un vigilant en el 88.5 % de les batudes
- En ambdós casos sempre hi ha vigilància durant les batudes nocturnes

Aquests treballs assenyalen la importància decisiva del tamany del grup pel seu funcionament i per tant pel manteniment de la vida social. En aquest sentit, el tamany del grup per sobre de 5 resulta essencial per la cacera cooperativa, la defensa del cleptoparasitisme, l'alimentació i la vigilància dels cadells.

Per a mantenir un tamany del grup per sobre d'aquests llindars cal:

1. Que els cadells tinguin prioritat per menjar (són els contingents futurs del grup)
2. Que els individus ferits i fins i tot vells que no cacen siguin tolerats a les matances
3. Possibilitar l'adopció de cadells i juvenils de parentiu no relacionats
4. Permetre l'acceptació d'individus adults no relacionats si ho requereixen les circumstàncies

Així, el manteniment reproductor amb èxit dels grups de licaons en un tamany mínim de la manada entorn de 5 passa per:

1. Eficiència en la cacera i protecció de les carcasses
2. Alimentació dels cadells i vigilància dels cadells (*pup-guard*) per part de la mare o una cangur (*baby-sitter*)

El tamany del pack rarament excedeix de 20 adults, usualment és menor, en tant que la manada requereix d'un equilibri amb els recursos disponibles en el seu espai vital (*Home range*).

De fet, la majoria d'estudis comparatius de cànids (*Canis lupus*) i lleons (*Panthera leo*) indiquen que no hi ha una relació entre el tamany del grup i l'increment de recursos assolits per cacera. De fet, els grups reduïts són més eficients ja que incorporen molt aviat a la prole en les batudes. Aquestes batudes formen part de la seva educació, fins que en arribar a la maduresa es dispersen, havent estat socialitzades en els requeriments bàsics per sobreviure i acomplir el seu cicle vital, incorporant-se a una nova canilla o fundant la seva pròpia manada.

4.5.4. Conclusions generals

L'existència d'un ancestre socialment flexible amb unes habilitats bàsiques per viure sota formes d'organització social molt diverses i les diferents condicions ecològiques i d'estratègia vital han marcat l'evolució de l'ampli espectre de comportaments socials observat entre els carnívors actuals.

En qualsevol cas sembla que una part molt important d'aquest comportament en les espècies socials passa pel comportament cooperatiu.

El comportament cooperatiu en primats no humans només es pot plantejar en un context de sistemes socials amb la formació d'intensos vincles entre els individus que evolucionen cap un elaborat rol de relacions socials convencionalitzades. Aquest vincles han d'estar caracteritzats per un alt grau de capacitat de resposta entre els coespecífics.

La transició cap el grau d'organització social inferit del desenvolupament del gènere *Homo* requereix gaudir dels subtils atributs d'aparent control comportamental observat en alguns grups de carnívors caçadors. També requereix un elaborat sistema de comunicació que condueix a la simbolització del món exterior, sobreposat a les característiques bàsiques dels primats. Aquest desenvolupament probablement no va començar fins l'aparició dels australopitecins i no es va completar fins a *Homo ergaster*.

Alguns dels trets que poden haver contribuït a configurar les bases d'un comportament cooperatiu més elaborat requereixen de l'adquisició d'una sèrie de trets comportamentals que no deixen evidència directa en el registre arqueològic:

1. Les activitats cooperatives requereixen d'un sistema avançat de comunicació. Els carnívors que cacen en grup tenen un sistema d'expressió més desenvolupat que els que no cacen en grup. L'adaptació dels homínids a nous ambients ecològics va possibilitar l'evolució cap a formes de comunicació més elaborades.
2. L'ampliació del repertori de senyals gestuals probablement van precedir al llenguatge simbòlic, derivant al desenvolupament d'habilitats mentals per expressar instruccions indicatives que haurien de ser presents abans de desenvolupar la parla.
3. El desenvolupament del sigil (*stealth*), entès com la inhibició de respostes immediates, en favor d'una motivació controlada i persistent, va incrementar la coordinació dels individus dels grups per l'assoliment d'objectius comuns. Aquest comportament controlat és omnipresent en els carnívors actuals i també en les batudes de caça d'alguns dels primats no humans actuals.

4. Desenvolupament d'una atenció diferent sobre els objectes externs.

Mentre els ximpanzés en experiments d'aprenentatge mostren molta atenció al coneixement sobre els objectes com a tals, en els carnívors com els cànids o els fèlids els hi resulta més significativa la situació o el desplaçament dels objectes. Els homínids haurien d'haver desenvolupat aquest tret comportamental en el seu substrat bàsic primat per tal de donar forma objectiva a un entorn adaptat a les necessitats de la cacera o del carronyeig en grup en els espais més oberts fora dels entorns forestals.

Així doncs, el grau d'organització social necessari per explicar els primers registres arqueològics requereix d'un conjunt d'adquisicions comportamentals que semblen anar més enllà del que s'ha observat en els humans no primats. Això ha conduït al desenvolupament de les normes socials que han donat lloc a la gran diversitat cultural de la nostra espècie, la qual cosa requereix d'un elaborat procés de socialització per herència.

Els graus d'organització social, dels quals depenen en gran mesura els diferents patrons de sociabilitat de les espècies, estan íntimament vinculats als entorns ecològics en els que es desenvolupen les poblacions. Aquests darrers són en darrer terme el marc on esdevenen les pressions selectives més importants que fan evolucionar els trets comportamentals.

El desenvolupament de dos tipus de societats de primats no arboris (*ground-dwelling monkeys*) generalment es vincula amb l'increment de l'aridesa a Àfrica d'inicis del Pleistocè i el desenvolupament de la sabana i de condicions semi desèrtiques. En ambdós casos, les condicions ecològiques d'aquests entorns obliguen a desplegar progressivament nous comportaments.

Com el gènere *Homo*, els gèneres *Papio* i *Theropithecus* apareixen al registre paleontològic als voltants de fa 2.5 Ma, coincidint també amb una expansió del bioma de la sabana africana. Aquests cercopitècids i també els homínids que van evolucionar sota condicions similars, probablement mostren algun paral·lelisme amb el seu desenvolupament. A la sabana oberta de l'Àfrica al Pliocè i Plistocè la biomassa de grans mamífers herbívors donava noves oportunitats a l'explotació pels predadors i/o carronyaires capaços.

La sortida obligada dels ancestres d'*Homo*, cap a espais més oberts o semi oberts (Cerling et al., 2011), amb un nivell de capacitats i habilitats tecnològiques similar a la dels pànids, va obligar a desplegar noves adaptacions a un entorn diferent al dels arbres fruiters (*fruit-bearing forests*) o el bosc semi obert (*open woodland*), combinant la destresa primat en l'ús d'eines amb les formidables tendències cooperatives dels carnívors que cacen en grup.

En els espais de sabana la tecnologia de percussió (*Percussive technology*) i l'ús de pals cavadors (*Digging stick*) no resultaven tan rellevants com la tecnologia d'ascles (*Flaking technology*) per extraure ràpidament la carn de les carcasses animals. Amb tot, la tecnologia de percussió continuarà sent majoritàriament emprada per la facturació dels ossos i l'accés al moll de l'ós. De tota manera aquesta suposició no és gens clara en els primers moments d'aparició del registre arqueològic (Domínguez-Rodrigo i Martínez-Navarro, 2012).

El procés pot estar també relacionat amb canvis en l'estructuració social amb la participació de tots els mascles ("*all-male groups*") (conegut entre ximpanzés, babuïns gelada, p.ex.) a les batudes de caça (*hunting parties*) i la institució de llocs per dormir tranquil·lament anteriorment abandonats durant el dia en les activitats de merodeig (*day-ranging*). Això donaria lloc al Campament Base.

La cacera cooperativa és probablement, després de la reproducció cooperativa, el tipus de comportament cooperatiu més àmpliament distribuït en els animals actuals. No és practicat només per mamífers, sinó també per algunes espècies d'aranyes, insectes, peixos i ocells (Packer i Ruttan, 1988).

En els mamífers actuals, alguns carnívors tendeixen a formar manades (*packs*) allà on les preses formen ramats (*herds*). Els licaons, la hiena tacada (*Spotted hyaena*) i les lleones formen manades, clans o grups (*pack, clan, prides*). Com s'ha dit la sociabilitat és molt avantatjosa per trencar l'estructura de ramat de les seves preses, tal com son l'antílop, el bisó, el caribú o la zebra, facilitant als carnívors la separació dels individus més febles de la protecció de la resta del ramat i un cop aïllats ser abatuts. També es més fàcil i menys perillós per nombrosos individus abatre i matar una presa gran. En aquest sentit s'assenyala que hi ha una correspondència molt clara en les dinàmiques socials de les interaccions entre presa i depredadors i que és el grup social, més que no pas l'individu, el que manté l'estabilitat d'un ecosistema com la sabana africana actual (Fryxell et al., 2007).

Els homínids haurien de tenir el seu nínxol ecològic en aquest escenari perquè sinó no hauríem evolucionat com ho varem fer. En aquest sentit es planteja que els processos de socialització per herència no genètica dels homínids van resultar decisius per la nostra evolució.

4.6. Usos del concepte 'Socialització'

4.6.1. Introducció

El desenvolupament d'hemisferis cerebrals de gran volum amb una escorça cerebral molt convulhada és un tret característic dels mamífers. Aquest desenvolupament està associat, entre d'altres, a l'augment de la capacitat per resoldre situacions noves (Allman, 1999).

A més, la nostra base biològica com a mamífers es refina des de la nostra ascendència primat amb l'ampliació dels nostres períodes vitals. La nostra visió primat en color i la vocalització milloren la comunicació interindividual i faciliten la cohesió de grup. Així, disposem d'una més llarga infància i joventut, una posterior maduració i una existència vital més duradora que, sens dubte, incrementa les interaccions socials a llarg terme entre els individus. Mantenint el contacte amb els infants que carregen, les femelles continuen mòbils i integrant-se en grups socials de tots els sexes i edats amb els qui s'associa al llarg de la seva vida.

El control i manteniment d'organitzacions socials tan complexes resulta de l'evolució coadaptativa d'alguns trets fisiològics i morfològics combinats amb processos comportamentals (Pryce, 1996). El producte final es un sistema obert preparat per l'eficiència reproductora i mantingut per processos de socialització, un component derivat d'un alt grau de sociabilitat.

El llinatge humà ha portat tot aquest substrat primat més enllà. Inicialment amb el canvi que suposa la locomoció bípeda i després, incrementant la grandària del cervell. Si ens comparem amb d'altres primats, l'*Homo sapiens*, originat a l'Àfrica fa prop de 200.000 anys; ha afegit un període d'infantesa diferent, amb una perllongada adolescència i un allargament del seu període vital.

Les tècniques cladístiques aplicades al registre paleoantropològic i arqueològic poden aportar-nos el context i la dimensió evolutiva per estimar l'emergència de les actuals fases de vida humana, cultura material, activitat simbòlica i modes de vida en comunitat (Nunn, 2011).

La 'socialització' és un procés epigenètic (Francis, 2011; Gintis, 2009) que ha transformat irreversiblement l'evolució dels mamífers en general i la dels humans en particular.

El concepte 'socialització' té diferents usos a les Ciències Humanes i Socials. En part degut a que moltes disciplines reivindiquen el concepte com un procés central en el seu objecte d'estudi. Moltes línies de recerca de disciplines com l'Antropologia, la Sociologia, la Criminologia (especialment en els comportaments antisocials) i totes les àrees de la Psicologia utilitzen el concepte amb el seu metallenguatge propi o més o menys similar.

En el seu ús més comú i habitual, el terme 'socialització' refereix al procés d'integració a través del qual un individu (novell) adquireix les normes, valors, creences, actituds i llenguatges característics del grup al que pertany. En el curs de l'adquisició d'aquests elements culturals, es conformen l'individu mateix i la seva personalitat. 'Socialització' a més s'adreça a dos importants qüestions de la vida social: la continuïtat cultural d'una generació a l'altre i el desenvolupament humà.

Com s'ha dit, diferents disciplines han emfatitzat diversos aspectes d'aquest procés. L'Antropologia Social i la Cultural tendeixen a considerar primàriament la socialització com a mecanisme de transmissió cultural d'una generació a l'altra. Habitualment s'utilitza el concepte 'enculturació', però ve a ser el mateix (Schwartz, 1976). De vegades s'utilitza també com a sinònim d'aculturació.

L'interès de l'Antropologia en la socialització o enculturació coincideix amb els treballs de l'escola de "Cultura i Personalitat" de la dècada de 1920 i 1930. Els treballs d'en Malinowski (1927), Margaret Mead (1928) i Benedict (1934) es van centrar en com les pràctiques culturals afecten l'educació dels infants, als valors transmesos i al desenvolupament personal, donant forma a l'aproximació antropològica del procés de socialització.

La major part dels treballs de l'escola de "Cultura i Personalitat" va rebre influència de la Teoria Psicoanalítica. L'Antropologia Cultural contemporània es guia menys per la teoria psicoanalítica i més per les teories del constructivisme social, com ara l'interaccionisme simbòlic. Aquest veu la socialització com un procés col·lectiu d'interpretació de la realitat que afecta a la reproducció de la cultura. Aquesta orientació ha marcat molt els treballs de Geertz (1973), el qual ha influenciat notòriament en alguns treballs sociològics sobre socialització (Corsaro i Fingerson, 2006).

La Psicologia tendeix menys a emfatitzar els aspectes relacionats amb la transmissió cultural i es centra en diferents aspectes del desenvolupament individual. Hi ha una gran diversitat en els estudis de psicologia pel que fa als aspectes de la socialització que estudien (Grusec i Hastings, 2007).

Per la Psicologia del Desenvolupament, particularment la influenciada per Piaget (1926), la socialització és una matèria de desenvolupament cognitiu, la qual es veu típicament com una combinació d'influències socials i de maduració personal.

Per la Psicologia del Comportament, 'socialització' és sinònim de patrons de comportament apresos. Per la Psicologia Clínica i diferents versions de la Teoria de la Personalitat es centra en l'establiment dels trets que donen lloc a la personalitat dels individus, usualment en el context de les primers experiències infantils. El subàmbit del Desenvolupament Infantil és més proper a l'aproximació de la socialització que fa la psicologia i 'socialització' s'equipara en un sentit ampli amb educació infantil (*child rearing*). St. Martin (2007) aporta una revisió històrica del concepte 'socialització' en aquestes disciplines.

La Sociologia, per la seva banda, treballa amb el concepte 'socialització' sobre dues grans orientacions. En la primera es concep la socialització primàriament com l'aprenentatge de rols socials (institucions). Des d'aquesta perspectiva, els individus són integrats com a membres d'una societat, aprenent i internalitzant els rols rellevants i els estatus dels grups als quals pertanyen (Macionis, 2008). Aquesta perspectiva és habitual d'alguna manera des dels començaments de la Sociologia com a disciplina, tot i que ha estat molt vinculada a les perspectives funcionalistes i estructuralistes.

L'altre orientació predominant a la Sociologia veu la 'socialització' com un concepte d'autoformació de la persona. El desenvolupament d'un mateix i la seva identitat en el context de relacions recíproques i íntimes es considera el nucli de la socialització. Aquest punt de vista està molt associat a la perspectiva de l'interaccionisme simbòlic, una síntesi de diferents tendències de pragmatisme, behaviorisme i idealisme que van emergir entre 1920 i 1930 entorn de la Universitat de Xicago, especialment amb els treballs d'en George H. Mead (1934). En els escrits de Mead, el jo és un reflexiu, un fenomen social exhaustiu que es desenvolupa a través del llenguatge o l'interacció simbòlica.

El llenguatge permet el desenvolupament de rols amb els quals l'individu pot veure's a sí mateix des de la perspectiva d'un altre persona. Això esdevé un dels fonaments de la individualitat i de la interacció del 'jo' amb la societat. Mead i d'altres interaccionistes simbòlics han argumentat que el 'jo' i la societat són les dues cares d'una mateixa moneda. Les bases per aquest punt de vista estan en les autoconcepcions derivades de la 'identitat'. Aquesta no deixa de ser un reflex del procés social en el que l'individu està immers a través de la internalització dels rols identitaris, valors i creences. Aquesta internalització reproduïx a la seva vegada la societat. Des de la perspectiva interaccionista, tan el jo com la societat depenen del mateix procés d'interacció social amb el qual les 'realitats' són creades i constantment negociades (Gecas, 1982).

Alguns treballs han emprat també les concepcions subjacents als processos de socialització des de l'anàlisi històrica. Així, el valor del joc com element enculturador (Huizinga, 1944); la perspectiva en que es pot analitzar la 'romanització' durant l'Imperi Romà (Arce, 2000); les transformacions identitàries en el pas de l'Antiguitat a l'Edat Mitjana a Europa (Goetz et al., 2003 i Pohl, 2005) o les construccions de la infantesa a l'Antiga Grècia (Cohen i Rutter, 2007).

La Ciència Política, la Econòmica i també la Organitzativa utilitzen el concepte 'socialització'. Val a dir que, en ocasions, se'n fa un ús groller com a sinònim de 'col·lectivització', en els contextos de propostes de transformació del capitalisme en societats comunistes. Amb tot, per aquest sentit s'empra majoritàriament 'nacionalització' o directament 'col·lectivització'.

John Maynard Keynes en el darrer capítol de *The General Theory of Employment, Interest, and Money* (1936), identifica la socialització de les inversions com un dels elements per salvar el capitalisme de sí mateix.

Resulten tremendament instructives algunes de les qüestions que s'apunten, en relació al paper socialitzador d'estructures aparentment despersonalitzades que no es consideren suficientment des de la seva dimensió social. Aquestes aproximacions keynesianes s'endinsen directament dins de l'Economia Social, entesa com l'estudi dels fenòmens socials amb els mètodes de l'Economia (Bisin, 2010).

També cal destacar els treballs d'en Ikujiro Nonaka sobre nous models de gestió a les organitzacions empresarials, en allò que es podria anomenar Socialització Corporativa i que està directament vinculada a l'emergència de nou coneixement en el context social d'una corporació (Nonaka i Nishiguchi, 2001; Smith i Hitt, 2005; Hunter, 2010).

Així, la majoria de les recerques en socialització humana s'han dirigit a identificar els aspectes de desenvolupament de les persones socialitzades. Això es fa analitzant els processos particulars que es generen en el marc dels agents i contextos concrets de socialització. El focus s'ha dirigit fonamentalment cap el context familiar i escolar, en el qual tenia lloc el procés primari de socialització dels individus a les societats industrials. Però, pel que veiem darrerament a les actuals societats post industrials els agents i contextos de socialització estan canviant molt ràpidament.

4.6.2. Socialització al llarg del Curs de la Vida

La socialització és un procés de canvi continu que esdevé al llarg de tota la vida d'un individu social. Inclús quan un individu és socialitzat per la seva família, al viure en grup o en societat inevitablement té, al llarg de la seva vida, noves experiències socialitzadores.

De fet, les visions canòniques del concepte estableixen al menys cinc tipus de 'socialització' (*Primary socialization, Secondary socialization, Developmental socialization, Anticipatory socialization, Resocialization*).

En aquest sentit, alguns contextos també generen contínuament conseqüències socialitzadores per les persones adultes. Així podem veure la família, les activitats d'oci i esportives col·lectives, les organitzacions polítiques i religioses, o les associacions de voluntariat. La socialització que té lloc en aquests contextos pot ser considerada com un procés de desenvolupament perquè es basteix sobre la socialització prèvia i és de fet una continuació i expansió d'experiències socialitzadores passades (Wheeler 1966; Bandura, 1995; Smith i DeFrates-Densch, 2009).

Així Resocialització refereix a les experiències de socialització que representen un canvi radical en una persona. Ho podríem veure com una nova cargolada dins l'efecte trinquet (*Ratchet effect*) que alguns autors han utilitzat per explicar l'efecte acumulador de l'aprenentatge en l'evolució cultural humana (Tennie et al., 2009).

Una característica important de la resocialització és la substitució d'un conjunt previ de creences, valors i especialment concepcions d'un mateix per un nou conjunt bastit en el sí de la ideologia o visió de món del grup socialitzador. Els contextos de resocialització estudiats habitualment (ex. Hospitals mentals, presons, reformatoris, sessions de teràpia de grup, camps d'adoctrinament polític, entorns de conversió religiosa etc) esdevenen fonamentals en el desenvolupament d'un individu al llarg de la seva vida.

En ocasions això es viu com un procés de mort i naixement simbòlic d'un mateix. Els ritus de pas en diferents cultures que marquen la transició de l'infantesa al món adult són processos resocialitzadors i poden ser altament ritualitzats i institucionalitzats. En ocasions es tracta d'experiències que comporten un considerable estres per l'individu socialitzat, tal i com s'ha documentat, per exemple, en alguns grups dels indis de les praderes (Schlesier, 1985).

4.6.3. Una qüestió coetània: Observem en els humans actuals una socialització a través de la tecnologia?

A les societats tradicionals, relativament estables (encara que cada vegada sigui més rar), la socialització és relativament rutinària i ben definida. Per contra, a les societats modernes, caracteritzades per un canvi cultural i social ràpids, la socialització i la re socialització, tan d'infants com d'adults, esdevé cada vegada més canviant i problemàtica, alhora que més interessant com objecte d'estudi.

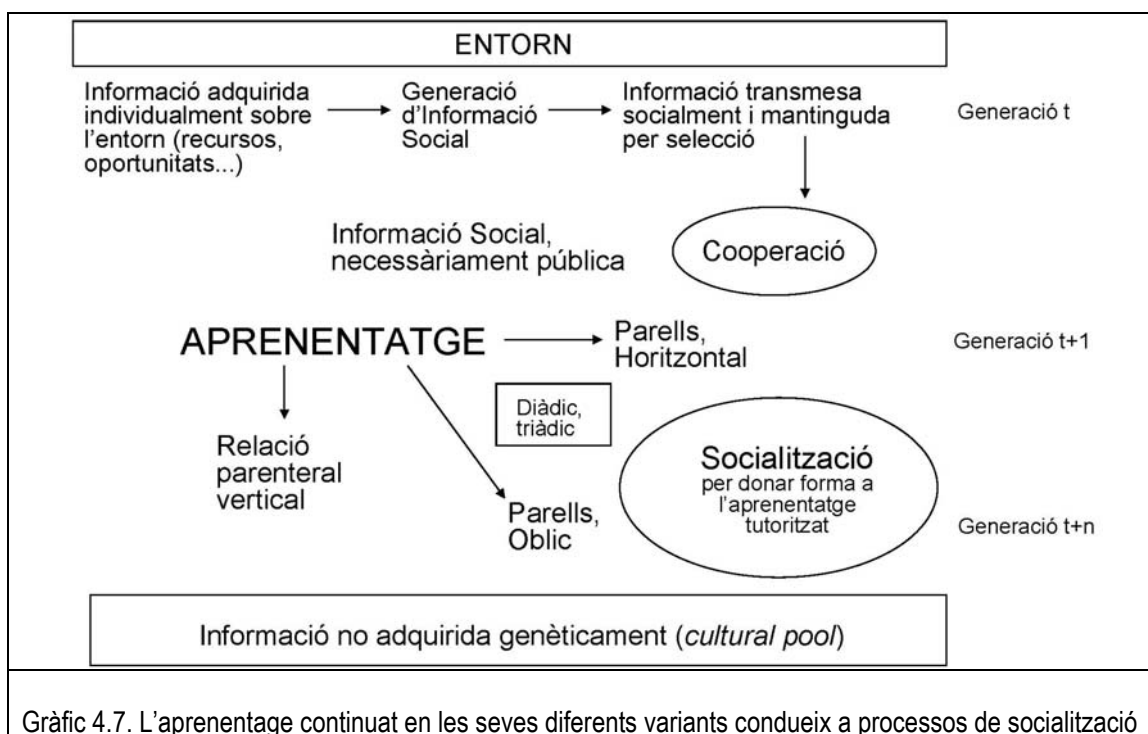
Per exemple, quin efecte té sobre la socialització d'adults i infants la ràpida evolució de la tecnologia informàtica? La presència d'ordinadors, telèfons intel·ligents, xarxes socials... el infants cada vegada estan més envoltats d'aquesta tecnologia a una edat més primerenca. Al contrari que la televisió, principal agent de socialització fins als anys 1990, els ordinadors són una tecnologia més interactiva que probablement contribueixi a desenvolupar noves habilitats cognitives i psicomotores entre els seus usuaris. Aquestes noves adquisicions aniran, molt probablement, en detriment d'altres habilitats anteriors que potser quedaran latents, inhibides o atrofiades.

Així hi ha raons per esperar que hi haurà alguna influència dels ordinadors sobre el desenvolupament dels infants que generarà canvis a molts nivells, tal i com han argumentat alguns estudis (Turkle 1984; Tapscott, 2009). Els ordinadors i les tecnologies de la informació han transformat ràpidament les societats modernes, afectant molts aspectes de la vida de les persones. Segurament encara està afectant al procés i als resultats de la socialització, però la natura d'aquests processos i els resultats és motiu d'anàlisi per una part de les recerques en socialització (Blake i Izumi-Taylor, 2010).

Recentment, l'anomenada *e-science* (Walker et al., 2011) i *e-research* (Dutton i Jeffreys, 2010) han obert nous àmbits de socialització que enllaçen directament amb l'ús que es vol fer del concepte 'socialització' en aquest treball.

Si observem al nostre voltant, potser entendrem que la socialització humana, sigui com sigui, esdevé en contextos tecnològics. En el context d'un ús social de la tecnologia. Això és evident amb les actuals Tecnologies de la Informació i la Comunicació. Val la pena que retinguem la idea perquè hauríem d'analitzar si és la primera vegada que passa això al llarg de la història de la humanitat (Burgess, 1916).

Estem parlant doncs d'Informació Pública que flueix socialment (Danchin et al., 2004) i que s'incorpora a través de diferents mecanismes d'aprenentatge (Reader, 2004; Hoppitt et al., 2010) fins a formar part del cos social d'una població. Aquesta informació conformarà el procés educador en xarxa (Deputte i Quris, 1996, 1997), en un sentit ampli, en que es desenvoluparan les generacions. I és un procés obert que pot estar subjecte o no a canvis.



Gràfic 4.7. L'aprenentatge continuat en les seves diferents variants condueix a processos de socialització

Capítol 5.- Increasing Early Human Sociality

Chapter 5. Increasing Early Human Sociality. A Comparative Perspective from Dmanisi and Venta Micena

- **Summary:** Social behaviour has longer roots in hominin evolution. Some social carnivore behaviour may be useful to understand the increase of sociality in hominin evolution and prospect our later ultra-sociality.

Elderly and disable care is an extreme case of social behaviour. Two examples of this behavior in Early Pleistocene fossil record have been described at Dmanisi (D3444/D3900) for *Homo*, and at Venta Micena, Orce (VM-7000) for the fossil wild painted dog *Lycaon lycaonoides*. Both cranial specimens correspond to old and ill individuals, and show several coincidental pathologies. D3444/D3900 is an edentulous skull, and VM 7000 is an asymmetrical skull with absence of several dental pieces, including the upper right canine, but both arrived to an advanced age, probably thanks to the care and help of their pack.

Both paleontological records suggest main questions for paleoethology. Are they representing a form of care giving behavior with important ecological implications? Or is this conspecific care an example of convergent behavioural evolution? In fact, the evolution of an altruistic behaviour in large carnivores and/or hominins is a prerequisite for prolonging the life of pathologic or disabled individuals, as it favours the survival of the group as a whole.

The sociality exhibited in the extant African Wild Painted Dogs is a comparative model to point out a hallmark in early human ancestral behaviour and to frame the earliest evidence for human elderly care documented in *Homo* at Dmanisi.

The evolutionary consequences of this eco-behavioral pattern in humans may be relevant over the origins of early human sociality. To better know this behavior it is necessary to develop comparative ethological studies of social carnivores as a base to understand the increase of hominin social evolution.

If these assumptions are correct we predict that almost at 1.8 Ma *Homo* has begun its very special ultra-sociality in a similar manner to the extant African wild hunting dogs but, armed with technology, our ancestors probably created unprecedented forms of socialization among individuals within the group.

- **Keywords:** Carnivore social behaviour, Canids, Early Pleistocene, Socioecology, Socialization by Technology

5.1. Introduction

Empirical insights and theoretical methods underlying the evolutionary theory of early human sociality are currently in a new phase of rapid expansion and partial reorientation (for a review see Clutton-Brock et al 2009).

Our main purpose here is to call your attention to two distant and enigmatic fossil remains. His comparison can be useful when thinking about early human sociality, and how it could be concomitant with social carnivore behaviour.

Homo sapiens display a unique way of sociality in the Animal Kingdom. Several anthropologists called this elevated degree of sociality as ultra-sociality and in our opinion it's another human evolution topic rooted in early *Homo* evolutionary history.

We are aware of the lack of data available to test our comparison, but we hope it will be received as a springboard for speculating about one of the most fundamental transitions that occurred in human evolution, our pathway to ultra-sociality.

Sociality is a puzzle for evolutionary theory. Sociality means group-living in a fragile balance between competition and cooperation.

Competition and cooperation are both facts of life, and they can be seen at all levels of biological organization.

Only animals that live together have the potential to help one another. Sociality therefore increases the chance for cooperation, while cooperation makes social life possible. The selection for sociality may have an evolutionary linkage with the evolution of cooperation.

The Descent of Man (Darwin, 1871)

GENETIC MODELS MATHEMATICAL TRADITIONS	EVOLUTIONARY MODELS EVOLUTIONARY BIOLOGY
Genetic-based mathematical models Population Genetics Mechanism <ul style="list-style-type: none"> • R.A. Fisher • J.B.S. Haldane (1955) • S. Wright • W.D. Hamilton (1964) 'Kin Selection' 'Inclusive Fitness Theory'	Beyond 'Kin Selection' (1960) Sociobiology Function <ul style="list-style-type: none"> • G.C. Williams (1966) • R.L. Trivers (1971) 'Reciprocal Altruism' • J. Maynard Smith (1973) Evolutionary Stable Strategy • R. Axelrod & W.D. Hamilton (1981) EES in 'Prisoner's Dilemma Game'

Table 5.1. Some theoretical models explaining the evolution of social behavior

In the debate on human sociobiology, the revolutionary ideas of Williams (1966), Hamilton (1964), Trivers (2002), and Maynard Smith and Price (1973) were of huge importance for the study of animal behaviour. The controversial aspect was the application of sociobiology to human beings. Edward O. Wilson (1975), in particular, received much of the attention –and critics- in this regard.

Sociality and altruism are connected, but they are not the same thing. It's fairly rare for animals of any species to provide special care for their elderly, frail, and sick. However, once a species starts to develop a more sophisticated social order, in which individuals band together to protect the group (especially the youngest), we tend to see this behaviour extended to the older or sicker members of the group.

Homo remains from Dmanisi documented this behaviour almost from 1'77 Ma (Lordkipanidze et al., 2005). The old man of Dmanisi is another case of edentulous similar to other Neanderthal fossils with very different interpretations among paleoanthropologists (Lebel et al., 2001; DeGusta, 2003).

The survival of pathological individual to adulthood implies species that have been developed a complete cooperative behaviour. The senescence in wild life is not easy and to reach old age will be necessary being care for conspecifics. This might succeed in a very benign environment, but more probably the social behaviour and assistance from other members of group might help the disabled individuals to survive.

The care among mammals is common. We can found examples of parenteral care offspring's care; pups care (Key and Aiello 2000). But aged, elderly or disabled care is a very extreme and special case of social behaviour.

May be long-term care for elderly and disabled individuals represents one of the most extreme case of social behaviour and empirical remains about altruism and long-term care for elderly and disabled individuals can represent a hallmark for evolutionary studies. May be only with the study of cases in non-social species we can establish if disabled or handicapped individuals can survive without conspecific care.

But real world data on fossil remains is another matter. However, despite the fossil record is inevitably patchy and limited, there are in the paleoanthropological record some unhealthy fossil human remains. Several cases on human attention of helpless can be found in Craniun 14 at Atapuerca, Sima de los Huesos named Benjamina (Gracia et al., 2009), or ATA SH pelvis 1 (Bonmatí et al., 2010). The neandertal world was also compassionate (Trinkaus, 1983; Hublin, 2009).

Certainly all cases mentioned above can be explained by Kin Selection, but in order to point out an evolutionary history of human compassion we would track it to early *Homo*.

5.2. The Gap

The origin of genus *Homo* is hotly debated. Palaeoanthropologists have found the Earliest *Homo*' candidates in a small group of fossils dated between ca. 2.5 and 2.3 Ma: a still insufficient sample of specimens proposed in some sense as earliest known *Homo*, or as an ancestor of late Pliocene *Homo* species.

It is a fact that *Homo* has evolved differently from their common ancestors and it is evident that they developed a set of distinct technical competences and technoeconomic patterns of behaviour.

The archaeological transition from the lack of evidence of hominin tool use, to the presence of a *Homo* tool maker evidences span an important period of time.

Paleoanthropologists haven't found strong evidence for hominin tool use before 2.6 million years ago (Ma). So, this date is the current limit to establish hominin flaking tool use. After this date, from 2.6 to 2.58 Ma, the evidences for tool manufacture appear in different sites (Rogers and Semaw, 2009).

2.6 – 2.5 Ma	2.5 Ma	2.4-2.3 Ma	2.3-2.2 Ma	2.2-2.1 Ma	2.1-2.0 Ma
Gona: EG10, 12, 13, 24; OGS 7,6 DAN 1 BSN 6	Middle Awash: Hata Member	Omo : FtJi 2, Omo 123 West Turkana: Lokalalei 1, 2C Hadar: AL 666 AL 864 Gona: WG 1	Gona : DAN 2		Kanjera South: Excavation 1 Gona: OGS3 (OGN 3)

Table 5.2. Excavated, primary context archaeological sites ≥ 2.0 Ma

So, the first archaeological record suggests important questions for the earliest *Homo* evolution:

- a) How to explain the large gap between the earliest hominin's appearance and the first flaked tools for instance at 2.6 Ma?
- b) Why do we differentiate *Homo*'s technical development if at the moment of the split the technical skills of our ancestors were similar to those of current chimpanzees?

Furthermore, some lines of evidence show us that in the first 600 Ka of archaeological record the functional links between lithic remains and the bone assemblages is not clear (Domínguez-Rodrigo, 2009).

- a) Did there exist a training period between 2.6 and 2 Ma in which flaked technology was used above all on stick tools as ancestral behaviour?

Primatological comparative studies suggest that probably the percussive technology and stick tools technology were the ancestral technical behaviour of Last Common Ancestor shared with panins (hereafter LCA).

If the assumption of anything that a chimpanzee can do today, the LCA could have done 6-7 Ma ago (McGrew, 2010b), how do explain the behavioural shifts that led to extinct hominids?

5.3. The Primate Analogy. Common and distinctive behaviours

For several reasons chimpanzees is just a starting model to study human evolution. The primate analogy has some limitations in different aspects (King, 1980; Immerman, 2003; Arcadi, 2006; Chapais, 2008; Brosnan et al., 2009).

The primates are the main source of data to establish models in early human behaviour. This led to a great interest in using primates to understand human evolution and the evolutionary basis of human nature. However, as others point out should take this with caution (Chapman and Rothman, 2009) and other social models behaviour may be useful to study the behaviour in early hominin evolution.

The human brain is not simply an enlarged chimpanzee brain. The critical gap between human and non-human cultural species demands a further, peculiarly human explanation, in accounting for the frequency and volatility of short-term cultural change in humans.

Certainly, our evolutionary general trends are not so much different of the rest of primates (Montgomery et al., 2010) and we share with them common behavioural patterns. However, in our opinion if we focus on the differences over the similarities, maybe we can sharpen better some aspects of our evolution.

We stress that we do not disagree with the major theoretical developments of previous studies. But we would present here another view in order to point out the implications of social use of technology for further *Homo* development.

The main questions, as the cultured chimpanzees and others cases of cultured animals, are yet studied. But we have some problems with the *Homo* success because the main gap still remains. What the mechanisms are for explain the *Homo* success? How can we track the behavioural *Homo* specificity beyond the biological adaptations?

Curiously the current scholarships more sensitive to point out the primate limitations for study the human behaviour, don't study chimpanzees, but orang-

utans (van Schaik) and lemurs (Kappeler). These authors argue about the social and behavioural gap to understand early hominid evolution (Kappeler et al., 2010).

Tool use is considered for several species as a mark of intelligence. However, this is a loose perspective. Intelligence is an aggregate of special abilities that have evolved in response to specific environments, and that allow individuals to adapt and to be behaviourally flexible in varying circumstances (Roth and Dicke, 2005; Sternberg and Kaufman, 2011). We have observed much intelligence among vertebrates, without using tools as the batoid fishes (Kuba et al., 2010), parrots (Pepperberg and Gordon, 2005), and even in some invertebrates as Cephalopods (Crook and Basil, 2008).

It seems to be clear that where we found intelligence in a group-living animal aggregation, we will find necessarily culture (Pennisi, 2006).

There are many cultures observed among vertebrates as mammals or birds. Culture can be defined as information that may cause variation in behaviour and that is acquired from conspecifics by imitation or learning (van Schaik, 2010).

The use of technology in many animals is broadly extended (Bentley-Condit and Smith, 2010). Some scholars have point out the particularities between different types of tools (St Amant, 2008), tool composites (McGrew, 2010a), or metatools (Sousa and Matsuzawa, 2006).

They are some remarkable examples of evolutionary convergence in primates tool uses. Apparently some of technological behaviours have developed independently by processes of convergent evolution (McGrew and Merchant, 1997; Van Schaik et al., 2003a).

A review of the shared features versus distinctive features between chimpanzees and humans can help us to frame the behavioural similarities and differences. The tables are compiled from the quotations and get into three major features of cultural life (compiled and adapted from Whiten, 2011).

Shared features with current chimpanzees			Distinctive in Humans	
Multiple diverse traditions	Traditions numerous, >40 in both species	Whiten et al (1999)	Traditions numerous ('countless')	Bates et al. (2009)
Communities have unique traditions array	Local cultures include suites of traditions (chimpanzees, 9-24)	Whiten (2005)	Local cultures differ in vast number of ways	Shennan (2009)
Core cultural ideas	Tentative evidence of tradition clustering	Sanz & Morgan (2011)	Occurs, but universality questioned	Jordan (2010)
Cumulative cultural evolution	Existence inferred in technology, yet minimal	Whiten et al (2009)	Extensive, elaborate, progressive and continuing	Tennie et al. (2009)

Table 5.3. Large-scale population level patterning of traditions

Shared features			Distinctive in Humans	
Physical (non-social)	Extensive toolkit and foraging techniques	Nut-cracking using hammer and anvil stones	Vast material culture including tool construction, clothing, medicine, shelters, etc	Laland et al. (2000)
Social	Social customs, tool use, dialects	McGrew (2004)	Includes language and symbolic conventions	Herrmann et al. (2007)

Table 5.4. Behavioural and cognitive contents of culture

Shared features			Distinctive in Humans	
Copying sophistication	Portfolio includes imitation & emulation, with adequate copying fidelity	Marshall-Pescini & Whiten (2008a)	Imitation can be high fidelity, even extending to 'over-imitation'	Nielsen & Tomaselli (2010)
Selective & rational copying	Sensitivity to features both causal and psychological	Horner & Whiten (2005)	'Rational' imitation can be more selective	Lyons et al. (2011)
Conformity	Limited evidence of conformity to majority, discounting personal information	Price et al (2009)	Strong conformity common: essential for communicative conventions	Whiten et al. (2005)
Ratcheting	Existence inferred in technology, yet minimal	Whiten et al (2009b)	Repeated upgrading of repertoire by invention and social learning	Caldwell et al. (2012)
Recognition of copying	Intentional control of copying versus not	Björklund et al (2002)	Extends to education and propaganda	Dean et al. (2012)
Teaching	Minimal, limited to 'scaffolding'	Encouragement of infant crawling by a mother chimpanzee Whiten (1999)	Elaborate and verbal in some contexts	Hill (2010)

Table 5.5. Social learning mechanisms currently observed in chimpanzees and humans

The major goal is to bridge the behavioural gap between humans and other primates. Direct analogies emphasize the behavioural continuities. The best behavioural reconstructions also account for major distinctive features in humans (see tables 5.3, 5.4, and 5.5). To incorporate distinctive human traits into an evolutionary scenario, judgments must be made about the ecological conditions under which such traits were beneficial to hominids.

5.4. Presumed hominin environments for sites between 8 and 1'5 Ma

Certainly, the split around 6 my ago also could be implies different selection pressures and a sort of new ecological adaptations. However, the traditional vision about how hominids responded to the replacement of dense forests of the Late Miocene by open woodlands and savanna in the Pliocene and early Pleistocene is more complex (Bobe, 2006).

Environmental hypotheses of African faunal evolution state that important evolutionary changes during the last ca. 5.3 million years were mediated by changes in African climate. The key junctures in hominin evolution are linked to periods of extreme climate variability and mixed environments (Potts, 2007; Trauth et al., 2009).

Chimpanzees are related closely enough to humans and also cognitively similar enough to them to suppose that the evolutionary pressures on their encephalization may have been similar to our own. However, the ecological pressures for *Homo's* ancestors in the archaeological transition could be very different to current chimpanzee's forest's dwellers.

PRESUMED HOMININ ENVIRONMENTS FOR SITES BETWEEN 8 AND 1'5 MA				
LOCALITY	AGE (MA)	INTERPRETATION	HYPOTHETICAL CONDITIONS FOR EARLY BIPEDALISM	REFERENCES
Cooper's Cave <i>Aus. africanus</i>	1.5 to 1.4	Mixed grassland with woodland	Adaptation to the mosaic	deRuiter et al. (2009)
Malapa <i>Aus. sediba</i>	1.97 to 1'78	Forested woodlands with open grassland	Adaptation to the mosaic	Bamford et al. (2010) Kuhn et al. (2011)
Strerkfontein (Mbrs. 2, 4, 5) <i>Aus. africanus</i>	3.5 to 2.5	Closed vegetation	Climbing adaptation to the forest	Clarke & Tobias (1995) Berger & Tobias (1996) Copeland et al. (2011)
Makapansgat (Mbr. 3) <i>Aus. africanus</i>	3.3 to 3.0	Riparian woodland and bushland with open grassland	Adaptation to woodland – bushland habitat	Reed (1997) Carter (2006)
		Pollen: forest / bush > grass / shrub	Adaptation to forest or forest margin	Cadman & Rayner (1989)
		Pollen: Sub-tropical forest	Adaptation to forest	Rayner et al. (1993)
Omo-Turkana (East & West shore) <i>P. aethiopicus</i> <i>Ken. platyops</i> <i>Aus. anamensis</i>	4.0 to 2.5	Dramatic floral change in gallery forest	Forest mosaic or fluctuation	Bobe (2006) Bonnefille (1995)
		Prevalence of open environments with trees and shrubs	Adaptation to the mosaic	Passey et al. (2010) Levin et al. (2011)
Hadar (SK, KH Mbrs.) <i>Aus. afarensis</i>	3.4 to 2.9	Forest/bush > open grassland > grassy/plain > forest bush	Fluctuation (periodic flooding by monsoon's effect)	Johanson et al. (1982) Bonnefille (1995) Aronson et al. (2008)
Laetoli <i>Aus. afarensis</i>	3.8 to 3.5	Open savannah with seasonal aridity	Adaptation to savannah	Bonnefille & Rioulet (1987)
		Woodlands and wooded savannah	Adaptation to woodland	Kingston & Harrison (2007) Andrews & Bramford (2008)
Kanapoi <i>Aus. anamensis</i>	4.2 to 4.0	Mixed vegetation	Adaptation to the mosaic	Leakey et al. (1995)
		Dry, open vegetation	Adaptation to savannah	Winkler (1995)
Aramis <i>Ardipithecus</i>	4.4	Forest – woodland	Adaptation to woodland	Louchart et al. (2009) WoldeGabriel et al. (1994)
Tugen Hills <i>O. tugenensis</i> Lukeino Ft	6	Open woodland	Adaptation to the mosaic	Pickford & Senut (2001)
Magabet Ft	5.3 to 4.5	Woodland to forested	Adaptation to woodland and forest	Pickford et al. (2004)
Mpesida Beds	7 to 6	Mixed grassy woodland	Adaptation to the mosaic	Kingston et al. (2002) Kingston et al. (1994)
Toros Menalla <i>S. tchadensis</i>	7.0 Ma	Mixed grassy woodland	Adaptation to the mosaic	Blondel et al (2010) Le Fur et al. (2009)
Lothagam <i>Aus. Sp.</i>	7.9 to 4.7	Forested to more open habitats	Adaptation to the mosaic	Leakey & Harris (2003) Uno et al. (2011)

Table 5.6. Compiled from the quotations (for a overview see Walker and Stringer, 2010)

5.5. The Carnivore Analogy

The carnivore analogy in human evolutionary studies is not new and can be traced back to different works (e.g. Schaller and Lowther (1969); Thompson (1975, 1978); King (1975, 1976, 1980); Hall (1977); Rose (1977); Harding and Teleki (1981); Potts (1984); Wrangham et al. (1993); Brantingham (1998b); Leney and Foley (1999); Stanford and Bunn (2001); Stiner (2002); Lewis and Werdelin (2007); Treves and Palmqvist (2007); and Ungar (2007)).

Most authors have focused on different similarities like social and territorial organization, feeding and hunting behaviors, etc. However, researchers have favored primates, arguing for phylogeny over ecology and emphasizing homology rather than convergent analogy.

The lack of real carnivorous dentition in hominids is replaced by the use of flaking tools in a functional role of technology for a human niche. The introduction of this technological behaviour was a successful progression of inter-related compartments ringing around meat consumption (Dominguez-Rodrigo et al 2010).

The main shift experienced by the first hominins was the development of a sequence of simple gestures related with stones (selection and transport of raw materials, tool production) in which technology promoted the action of scraping with flaking tools rather than hammering.

Here we should emphasize on the fact that social behaviour in all members of *Homo* was developed in a technological context.

The archaeological record suggests that all subsequent species of the genus *Homo* increased their levels of sociality and cooperation, always in relation with the increase of technological skills. In fact *Homo* became a socialized technological carnivore.

Socialization is the basic process used by most of the mammal species to interact with their kind and to rule the basic features to be successful in developing his life.

Socialization models arise from social learning theory, social cognition theory, and attachment theory, among others. Socialization works as an upbringing process. In *Homo*, socialization practices may be very different, but are always embedded in a social technological domain.

There cannot be efficient lithic knapping without learning. It requires a multitask process (identification, procurement, selection, transport, etc...). Probably, imitation and emulation are not enough to explain behavioural evolution in *Homo*, and we are thus faced to multi-task procedures that demand active teaching, which is apparently more developed in social carnivores than in primates.

5.6. Materials and Methods

To set out the hypothesis of Early Human Sociality linked to Social Carnivore Behaviour, we call the attention about two findings of pathologic skulls of the Early Pleistocene European fossil record coming from both Iberias, Georgia in the Caucasus and Spain. Both fossil skulls are from disabled individuals that show several coincidental pathologies:

These pathologic skulls correspond to individuals that, in spite of their severe disabilities, survived until an advanced age. In both cases, apparently, only group care sociality can explain their unexpected longevity.

5.6.1. A Case study: Venta Micena

The Venta Micena site lies near the village of Orce, in the eastern sector of the Guadix–Baza Basin (province of Granada, south-eastern Spain). The site chronology, based on magnetostratigraphic and biochronological data, is situated around 1.5-1.6 Ma (Martínez-Navarro, 1991). Specifically, this estimate is reinforced by the presence of the vole *Allophaiomys pliocaenicus*, a former synonym of *A. ruffoi* (Agustí, 2009). However, it is worth noting that an absolute dating carried out in this locality using the US-ESR method yielded an age estimate slightly younger for the layer studied, 1.37 ± 0.24 Ma (Duval et al., 2011).

The analysis of mortality patterns deduced for ungulate species from juvenile/adult proportions and tooth-wearing classes indicates that most skeletal remains were scavenged by the hyenas from carcasses of animals hunted by hypercarnivores such as saber-tooth cats (*Homotherium latidens* and *Megantereon whitei*) and hunting dogs (*Lycaon lycaonoides*) (Palmqvist et al., 1996).

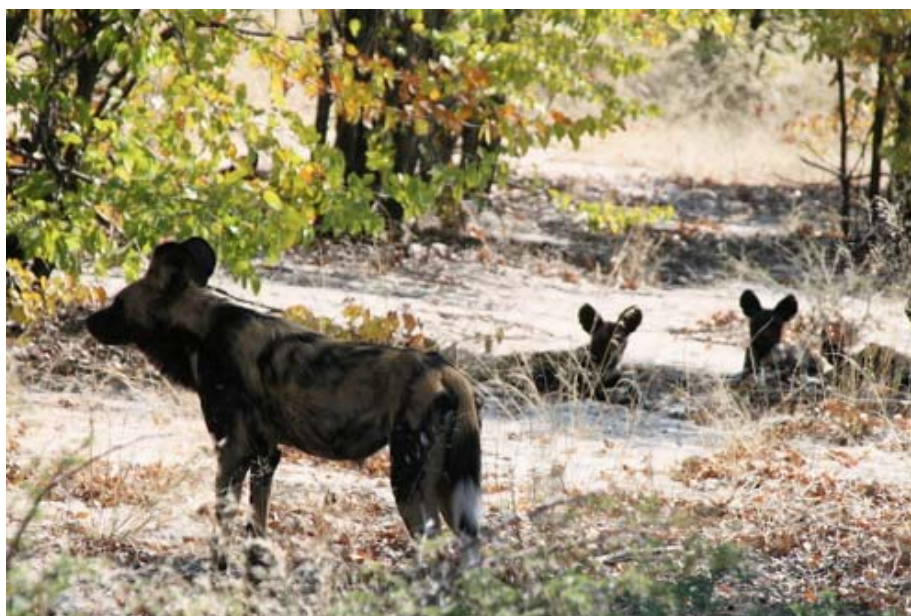
The biogeochemical and ecomorphological approaches suggest that the hyenas were specialized in scavenging the kills of these hypercarnivores in the proportions in which they were available. So, Venta Micena is a locality currently interpreted as an early Pleistocene feeding area of the giant hyena *Pachycrocuta brevirostris* (Palmqvist et al., 2011).

The genus *Lycaon* is characterised because the extant species, the African painted dog, *Lycaon pictus*, has lost the 1st metacarpal, in order to increase the cursoriality in open to intermediate forested country. In the fossil Early Pleistocene form, *L. lycaonoides*, it was described at the site of Pirro Nord that the second metacarpal of this species shows a reduced articular facet to the first metacarpal, which indicates that the latter bone was vestigial if not absent (Rook, 1994).

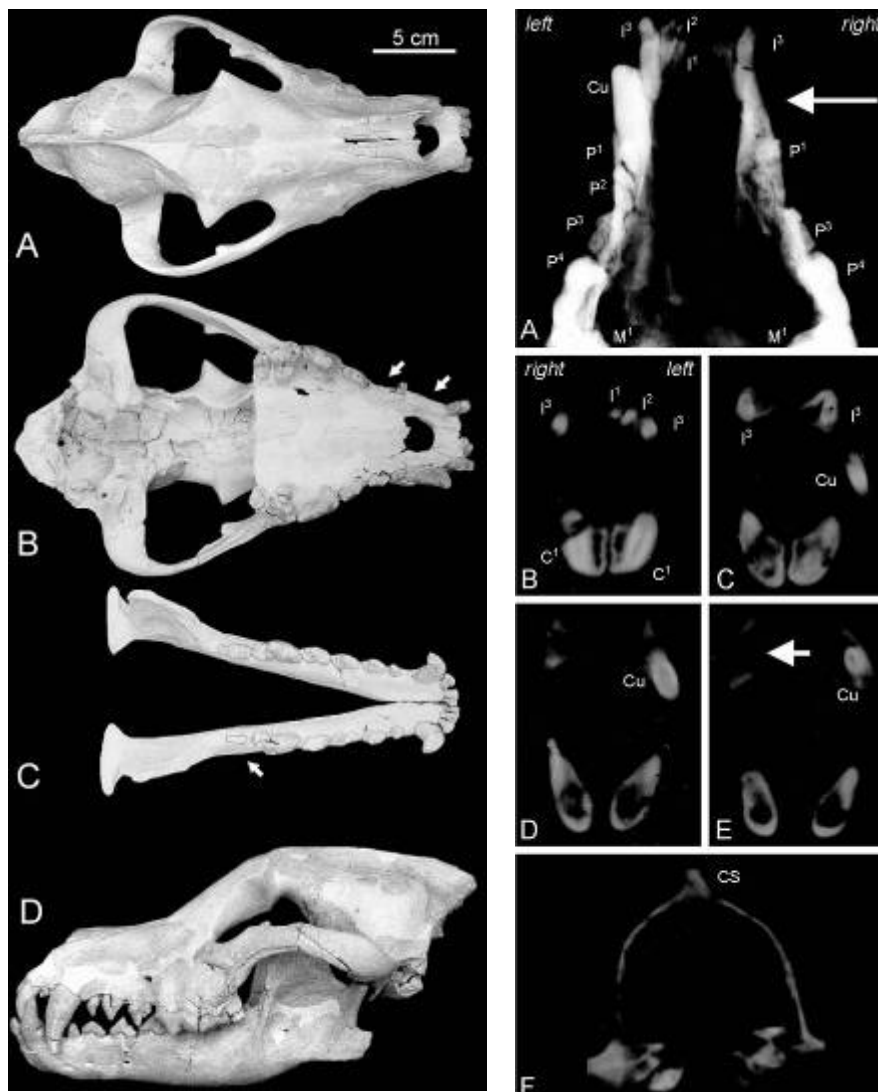
In 1995, a complete cranium with articulated mandible, VM-7000, ascribed to the hypercarnivorous canid with a body mass of 30 kg, *Lycaon lycaonoides*, was recovered from Venta Micena). This specimen corresponds to an adult

individual (~6-7 years old) that shows a high degree of cranial bilateral asymmetry and severe tooth anomalies, including the absence of important teeth on the right side such as the 1st and 2nd upper incisors, the canine and the 3rd premolar, as well as the lower 2nd and 3rd molars. Some of these teeth (e.g., the 2nd lower molar) were lost during the life of the animal, while others (e.g., the incisors) were lost after its death, prior to fossilisation. However, the areas for the alveolus of the upper canine in the premaxilla and the lower third molar in the jaw are closed by dense bony tissue. Serial tomographs of the skull and jaw revealed no traces of alveolar resorption and the absence of non-erupted tooth germs, which implies that the animal never had these teeth. Although the canines are crucial weapons for any hunter carnivore, as they allow grasping and biting the prey, this painted dog was able to survive to adulthood. The cranial asymmetry and dental anomalies of the Venta Micena specimen were probably related to inbreeding in the population that inhabited southeast Spain (Palmqvist et al., 1999).

This individual from Venta Micena arrived to an advanced age, probably thanks to the care and help of their pack. The canine is a crucial element for a predatory carnivore, but this specimen survived to an old age without it and with a pronounced asymmetry in the skull. The survival of such a pathologic individual suggests that collaborative social behaviour, as seen in the extant species *Lycaon pictus*, was already developed as early as the Early Pleistocene (Palmqvist et al., 1999; Martínez-Navarro and Rook, 2003).



Picture 9. Current *Lycaon pictus* at the den in a sentinel position



Picture 10. Skull VM 7000 of *Lycaon lycaonoides* from Venta Micena showing the assymetry and other osteopathologies of the specimen (from Palmqvist et al., 1999).

Left A: upper view; B: lower and occlusal view with the arrows showing the absence of the canine and third premolar; c) occlusal view of the mandible with the arrow showing the absence of the second molar; D) left lateral view of the cranium and mandible.

Rigth: Radiograph of the splanchnocranium (occlusal view) in which the teeth present in the premaxillary and maxillary bones are observed (up to M1). The arrow indicates the absence of the right upper canine (*Cu*). (B–F) Serial tomographs of the cranium (skull articulated with the mandible). (B–E) Sections of the premaxillary bones, maxillary bones and mandible, from the level of the upper incisors (B) to the base of the upper canine (E). The crowns and roots of the preserved teeth stand out in this sequence, and the arrow indicates the absence of both the right upper canine and the dental alveoli of this tooth, and of any sign of osseous regeneration in this region of the maxilla. (F) Transverse section of the neurocranium, in which an evident asymmetry between both sides can be observed (*Cu*: upper canine, *Cs*: sagittal crest).

Finally we can say that the African painted dogs, *Lycaon pictus*, show the most elaborate social behaviour among extant carnivores. Today, this lineage of canids survives only in Sub-Saharan Africa, but the genus has a Palaeartic origin and during the Early Pleistocene was relatively common in most large mammal assemblages of Eurasia, from the Iberian Peninsula to China. Extinct members of *Lycaon* are larger than the living species, showing also a tendency to have tetradactyl forelimb, well adapted for cursoriality and pack hunting. A gradual evolution in the dentition has been described from the early representatives of the genus to extant *L. pictus* (Martínez-Navarro and Rook, 2003). Biogeochemical and ecomorphological analyses have revealed a hypercarnivorous diet for the Early Pleistocene species, *L. lycaonoides*, with small-to-medium sized ungulates as its main prey (Palmqvist et al., 2003).

The specimen VM7000 suggests that it is possible to infer a highly developed social behaviour in *L. lycaonoides*, similar to that of modern painted dogs.

5.6.2. The other studied Case: Dmanisi

The emergence of human sociability during Early Pleistocene times is another intriguing issue that arises from the Dmanisi record. The well preserved hominin remains from Dmanisi (Georgia, Caucasus), a Late Pliocene locality at the gates of Europe dated to 1.77 million years ago, have challenged our views on the chronology of the first human dispersal from Africa. In addition, the recent finding of the skull and jaw of an edentulous individual (D3444/D3900) that lost all but one tooth several years before death, thus being unable of consuming tough foods, suggests that this early human population had developed a cooperative behaviour (Lordkipanidze et al., 2005).



Picture 11. The edentulous skull D3444/D3900
© Georg. Natl. Acad. Sci.



Picture 12. Detail of edentulous mandible from Dmanisi (D3900)
© Luis Quevedo

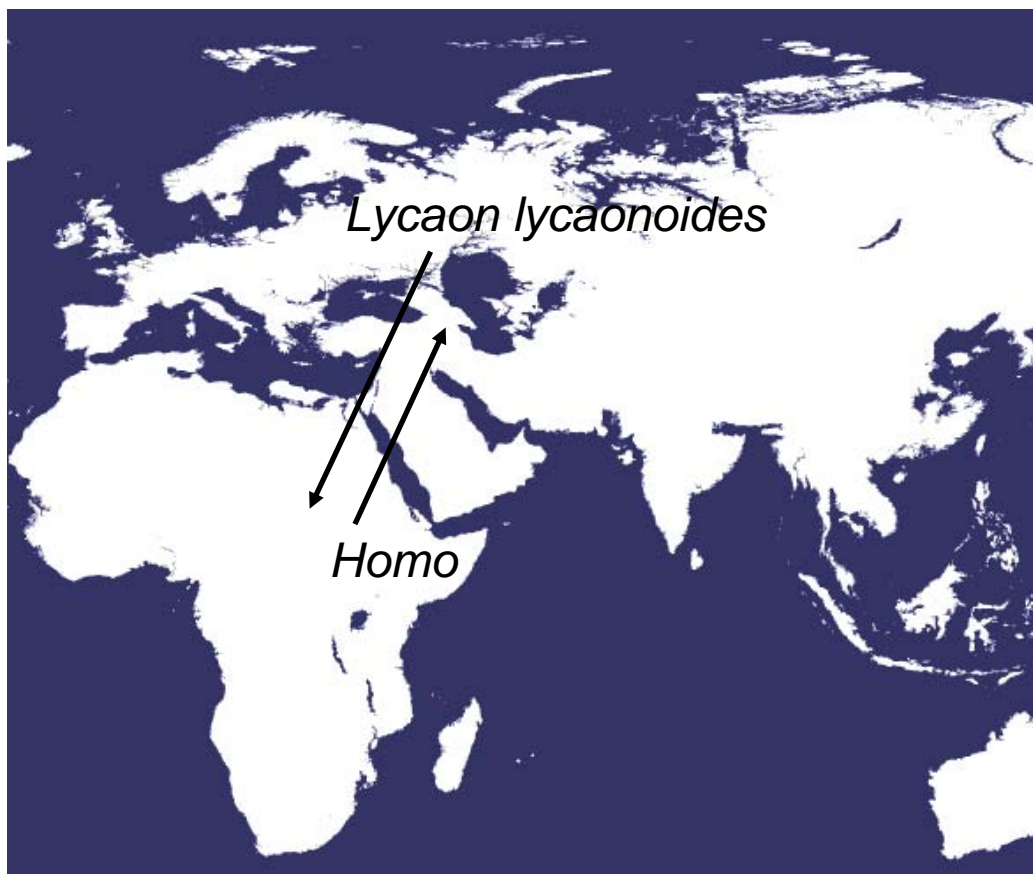
This evidence raises interesting questions about life history and subsistence strategies in early *Homo* and its possible convergence behavioral evolution to that of large social carnivores such lycaons.

Although there are important differences between these individuals (e.g., tooth loss was antemortum in D3444/D3900, while in VM 7000 some of the missing teeth never erupted during the individual's life), it is worth noting that both had a relatively advanced age at the time of death, which argues strongly for group care.

Such behavioral approach opens the possibility of further exploring the changes in life history patterns, subsistence strategies, and ecological environments that allowed the success of *Homo* out of Africa in highly seasonal environments.

5.6.3. Territoriality, mobility and human dispersal

Around 1.8 and 2 Ma there is a faunal turnover with African origin species into the North, that includes genus *Homo*, and Holartic species into Africa that, curiously, includes *Lycaon lycaonoides* (Martínez-Navarro and Rook, 2003; Martínez-Navarro, 2004, 2010).



5.7. Mobility and *Lycaon lycaonoides* and habiline forms dispersal around 2 Ma.

- a) The dispersal of Mode 1 expresses the role of *Homo* (*habiline*) as transitional top carnivore

- b) The dispersal of Mode 2 expresses the role of *Homo (ergaster)* as top carnivore

5.6.4. Results and Implications

The only possibility for a pathological *L. lycaonoides* to survive until a relatively advanced age is that the healthy members of the hunting pack permitted it to feed on their prey.

This suggests that extinct *L. lycaonoides* had a highly elaborated social behaviour, as in the case of modern *L. pictus* was already developed as early as the Early Pleistocene.

Such reasoning probably applies also to the early members of the genus *Homo*, because the Dmanisi edentulous specimen suggests that this hominin population could develop a level of sociability typical of pack hunting predators, sharing the food and helping the ill and old individuals.

These remains suggest that this eco-behavioural pattern was established almost at 1.77 Ma. This paleontological record show us that almost at 1.8 Ma a form of caregiving behaviour has established independently between lycaons and humans. The evolutionary consequences for this eco-behavioural pattern in humans become enormous.

In fact, the evolution of an altruistic behaviour in large carnivores or hominins is a prerequisite for prolonging the life of pathologic or disabled individuals, as it favours the survival of the group as a whole. Is conspecific care another example of convergent evolution?

If our assumptions are correct we predict that almost at 1'8 Ma. *Homo* has begin his very special increase of sociality in a model similar to actual African wild dogs but weaponed with technology.

Social use of technology and specifically socialization by technology open a new way in evolution. This socialization by technology raises interesting questions regarding social structure, life history and subsistence strategies of early *Homo* that warrant further investigation.

We have some open questions:

1. Do they evidence a form of care giving behaviour with important ecological and evolutionary implications?
 - Environmental pressures and social adaptations to savannah-woodlands

- Did *Homo* learn in savannah habitats some behavioural patterns from social carnivores? Did mixed and open habitats favour the emergence of selective scavenging?
- *Homo* specialization in technological social behaviour
 - A well developed social structure beyond the one of non-human primates was fixed embedded in a technological domain, (group activities, foraging, scavenging and or hunting, news landscapes, communal breeding, etc), which facilitated the first and subsequent dispersals out of Africa

Our case studies suggest that the sociality exhibited by the extant hypercarnivorous canids -particularly African hunting dogs- can be a comparative model to point out a hallmark in early human ancestral behaviour and to frame the earliest evidence for human care of elderly and disabled individual documented in *Homo* at Dmanisi.



Picture 13. Current competition between African Wild dogs and hyenas



Picture 14. Reconstruction of competition between Dmanisi hominids and hyenas. © John Gurche

If these assumptions are correct, we suggest that the development of the very special highly social behaviour of the genus *Homo* begun almost at 1.8 Ma. However, being equipped with technological skills, our ancestors probably created an unprecedented form of socialization among the individuals of the group to face up to potential competitors, and growth up his ecological niche.

Is this high sociality a response to biological disadvantages in *Lycaon* and humans? The D3444/D3900 individual represents the further way of human social structure. This is comparable with VM *Lycaon lycaonides* remains. Individuals with not clear social function cared by theirs pairs. This social character is also shared with extant African wild dogs. At this sense social hominin evolution can be regarded / considered as a gregarious weaponed carnivorous. We shared our primate background but with social technology we incorporate a new acquisition transmitted to the group through socialisation. Represent this oldest care in a guild context an adaptive response to guarantee the transfer of group information?

Human prosocial behaviour is a puzzle for evolutionary theory. How to explain the care of sick, disabled or hungry individuals between unrelated members of the group? Does this behaviour represent an exclusive trait of *Homo sapiens*? Or is this behaviour deeply rooted in human evolution?

Some scholars have argued in different ways about “fully ‘modern’ human behaviour” and theoretical explanations to come up against some fossil remains. The habiline grade represents the set of adaptations crucial for socializing the members of the group in a different way from those displayed by other primates, including australopiths. They include the care of conspecifics, may be as a expression of social cohesion.

May be several aspects of the evolutionary history of *Homo*'s behaviour demands other explanations, such as homoplasy arising from an evolutionary convergence of separate ancestors?

In further work we should test if there is a process of social convergence between (some members of the family) *Canidae* and *Homininae*, as suggested here in this comparative view on the fossil record. We need to develop a cross-species comparison.

5.7. Social use of Technology and Human Evolution

The earliest known stone tools are dated from 2.6 million years ago, but the identity of the tool-maker is not clear. Anyway there is a general agreement that *Homo* is a tool-maker, and we would stress that social behaviour in all members of *Homo* has been developed in a technological context.

The most conservative interpretations for the origin of genus *Homo* is placed between ca. 1.7–1.8 Ma, according to the anatomical characters exclusively found in our genus (e.g. *H. habilis* or *H. erectus*).

But very close to these chronologies, ~ 1.7 - 1.6, the Acheulian technocomplex had already originated in East Africa (Konso-Gardula, Southern Ethiopia or West Turkana, Kenya). Acheulian is an unquestionable hallmark in the evolution of human behaviour.

So, what happened in this archaeological transition? And what behavioural resemblances exist and what do not exist between extant apes and extinct hominins?

Chimpanzees and hominins share cultural attributes. But attending the relevant differences maybe we should focus specially on the differences in the attributes. The evolutionary history of *Homo*'s behaviour maybe demands other explanations as homoplasy arises from an evolutionary convergence of separate ancestors.

Chimpanzees (and also some monkeys) use a broad range of tools to accomplish daily subsistence and self-maintenance tasks. The toolkit varies between groups of different territories. The complexity of the duty activates also a diverse manipulation of the raw material (sticks, stones or leaves).

The use of stones is principally related to nut-cracking while wooden sticks might be used for fishing termites or hunting bush babies. Controlled experiments showed the adaptability and cooperation of chimpanzees to use tools for achieving food.

Non-human primates use and transport stones to different places to carry out daily tasks. Their utilization however is more correlated to hammer resistant fruit peel or roots rather than the achievement of cutting blanks.

At the onset of technology, the testing and the differentiation of raw materials favored the generations of chronological memories of contextualized behaviors and consequently contributed to the increasing of the cognitive capacities.

The main shift realized by the first hominins was the development of a sequence of simple gestures related with stones (selection, transport, production) in which technology promoted the action of scraping rather than hammering. The introduction of technological behavior was a successful progression of inter-related compartments ringing around the consumption of meat.

It is possible that some human cognitive capacities have no parallels in extant apes, but that they emerged in extinct hominid species after the human-chimpanzee divergence.

5.8. Socialization Process

Socialization models arise from social learning theory, social cognition theory, and attachment theory, among others. Socialization works as an upbringing process. In *Homo*, socialization practices may be very different but always embedded in a social technological domain.

The consequences of the upbringing experiences in a technological domain evolved at a very fast rate changing for ever the *Homo's* evolution. *Homo* or an ancestor has developed a more intensive form of technological development in the fragile balance between competition and cooperation.

Current agents of socialization are known as a continuous process along the lifespan of individuals. In the pre-industrial societies, adults socialize the youngsters in most daily activities facilitating their posterior adaptiveness. The participation of children in group life was an essential component of socialization, the main place where children learn social roles and skills. In early *Homo* technological apprenticeship became fundamental in the adaptation to new habitats and the success of the different speciations.

Humanity runs on socialized technology, but what social and behavioural evolutionary processes followed in the *Homo* clade to develop the social cooperation, commensurate with the collective products of *Homo sapiens*?

Data about raw material procurement, flaking technology, and subsistence patterns in the first archaeological record may permit us to frame the increase of cooperation in early *Homo*.

Raw Material Procurement

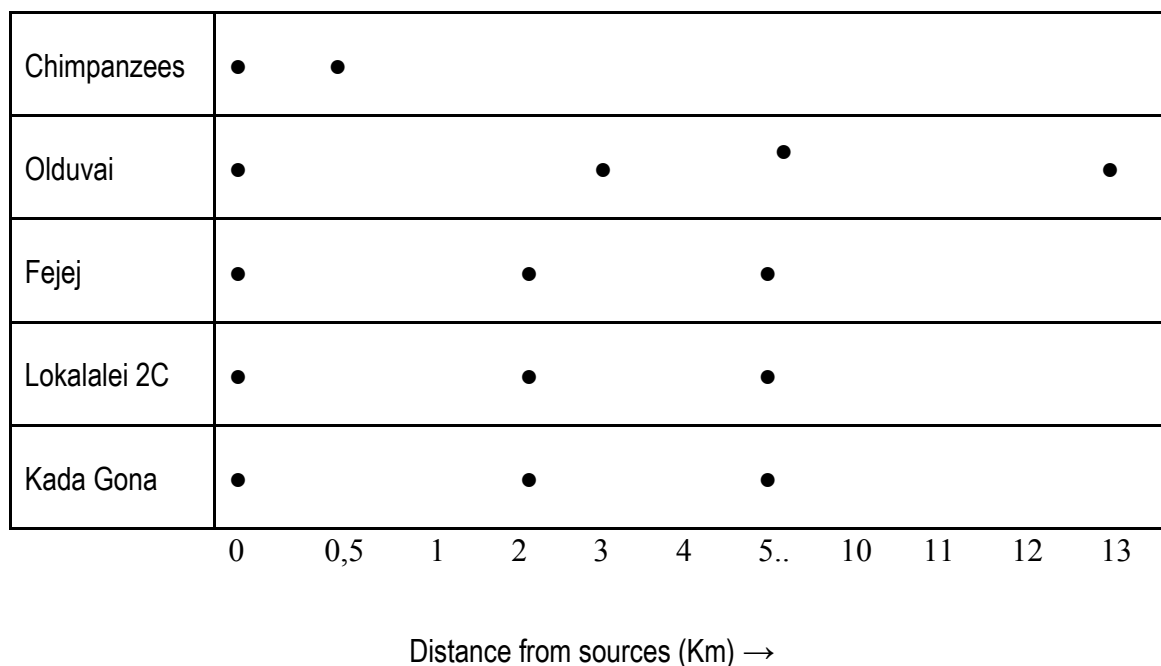
The emergence of lithic technology is associated with the discovery by hominins of stone flaking properties. In the earliest lithic assemblages the gathering of raw materials was limited to the local sources in an area ranging between 2- 5 km, even if in this first evidence a certain selectivity of stones in terms of size, colour and morphology was present. The area of procurement of raw material increased significantly during the Pleistocene. This process was related also to the increase of the carrying capacities and to the development of flaking technologies that were adapted to respond to immediate necessities.

Without learning there cannot be efficient lithic knapping. It requires a multitask process (identification, procurement, selection, transport, etc...). Probably imitation and emulation are not enough in behavioural *Homo* evolution and we are faced by multitask procedures that demand active teaching.

The emergence of lithic technology is associated with the discovery of stones' flaking properties by hominins. In the earliest lithic assemblages the gathering of raw materials was limited to the local sources in an area ranging between 2- 5 km. Even if in these first evidences was present a certain selectivity of stones in terms of size, colour and morphology, the area of procurement of raw material increased significantly during the Pleistocene. This process was related also to the augment of the carrying capacities and to the development of flake technologies that were adapted to respond to immediate necessities.

The first evidence of broader stone transport activities is documented at Olduvai (1.9-1.3 Ma) with a range of 13 km. On the contrary non-human primates move stone hammers for nut-cracking in smaller radius areas that span from 5 m to a maximum of 500 m (Boesh and Boesh, 1984). Chimps change and carry stones according to the hardness of the nuts. However the transport zone is limited to a 17% of their home territory while in hominins raw material is moved over 100% of their presumed inhabited area (Marwick, 2003).

The greater investments in terms of effort spent from archaic humans to transport stones more suitable for knapping activities are a strong indication of the developed selectivity in gathering fine-grained raw material.



5.8. Presumed range of gathering of raw materials in oldowan sites and current chimpanzees

Without learning there cannot be efficient lithic knapping. It requires a multitask process (identification, procurement, selection, transport, etc...). Probably imitation and emulation are not enough in behavioural *Homo* evolution and we are faced by multitask procedures that demand active teaching.

However lithic knapping is an individual task that required practice. Thus the recoveries of refitted cobbles (Lokalalei, Gona) that were flaked and abandoned might be explained as a training to master a better technique.

Flaking Technology

Knapping is a cultural behaviour. Recent published experimental data comparing *Homo sapiens* novices and expert knappers would indicate which technical gestures experts had learned to successfully produce stone tools. Three elemental technical gestures appear to be crucial in learning to achieve the goal: the type of percussion support, the position of the blank and the angle of the blow. The angle of percussion on rocks is the fundamental variable in flaking technology and it is necessary to learn how to achieve this angle.

Maybe percussive technology is the most primitive technique for the obtaining of cutting flakes. However, systematic flaking appears as an exclusive behavioural characteristic of Late Pliocene hominins.

The refitting analyses of recent excavations indicate the display of knowledge of the earliest knappers. These flakes were not possible to make without a very clever notion of planning and foresight in raw material procurement and management of its conchoidal properties.

Subsistence patterns

The enlargement to a more diversified diet and specifically the consumption of meat is a critical milestone for the success of early *Homo*.

Despite the different discussions on taphonomical analyses and faunal remains there is a general agreement that for almost 2.5 m.y. meat is definitively incorporated in *Homo* diet, maybe as a high protein complement of other sources of food.

These acquisitions were not possible without a set of technological abilities developed from previous adaptations.

The earliest best evidence for butchering activities with lithic tools by early hominins is located at archaeological sites of Gona and Bouri (Ethiopia), dated for 2.6- to 2.5-Ma

These remains are evidence of undisputed cut and percussion marks on bone remains, and in the case of Gona are associated spatially with flaked stone tools (Dominguez-Rodrigo et al., 2005).

The existing comparative data on novelty behaviour supports the hypothesis that ecological complexity favours the evolution of greater cognitive ability. Across a different range of taxa, less fear of or greater attraction to novel stimuli has been associated with a more omnivorous diet, greater ecological plasticity, extractive foraging techniques, and a habitat complexity.

A review of the following tables compiled and adapted from Rogers and Semaw (2009) that summary the materials founded in Oldowan sites excavated older than 2.0 Ma shows the disparity in the environmental and depositional context. This review suggests the selective value of habitat mosaics in early *Homo* evolution, linked to a high complex ecological diversity in a high variable environment. In this sense, early *Homo* probably exhibited a high habitat tolerance that allows us in a context of technological socialization to an increase our success as genera.

Table 5.9. Summary of materials founded in Oldowan sites excavated older than 2.0 Ma. Gona Sites, Afar. Ethiopia						
LOCALITY	AGE (Ma)	Environment and Depositional context	Associated Hominids	Material evidence	Stone Raw Materials	Sources
OGS-6a	2.6-2.55	Open grass or ecotone near paleo-Awash	None	Lithics, fauna Cut-marked equid calcaneum on surface	T, AL, R, B, La, VV, QL	Semaw et al (2003) Quade et a (2004) Levin et al (2004) Stout et al (2005)
OGS-7	2.6 – 2.55	Riparian woodland adjacent to paleo-Awash	None	Lithics, fauna Fragments; bone flake; medium-sized upper leg midshaft	R, AL, La, QL, VV, T, B	
EG-10	2.6-2.55	Riparian woodland or ecotone close to paleo-Awash	None	Lithics	T, R, B	Semaw et al. (1997) Semaw (2000) Quade et al. (2004)
EG-12	2.6-2.55	Riparian woodland or ecotone close to paleo-Awash	None	Lithics	T, R, B	Semaw et al. (1997) Semaw (2000) Quade et al. (2004)
EG-13	2.6-2.55	Riparian woodland adjacent to paleo-Awash	None	Lithics, fauna Persussion-marked medium-sized rib on surface	T, R, La, AL, B, QL, VV	Semaw et al. (1997) Stout et al. (2005) Quade et al. (2004)
EG-24	2.6-2.55	Open grass or ecotone near paleo-Awash	None	Lithics	T, R, B?	Quade et al. (2004) Levin et al. (2004)
DAN-1	2.6-2.5	Riparian woodland or ecotone close to paleo-Awash	None	Lithics	T, R, AL, La, VV, QL, B	Stout et al. (2005) Quade et al. (2004)
Kada Gona 2-3-4	2.6-2.5	Close to or in paleo-Awash	None	Lithics	B, T	Roche & Tiercelin (1980) Roche (1996)
DAN-2d	2.5-2.2	Riparian woodland or ecotone close to paleo-Awash	None	Lithics, fauna Cutmarked bones on surface	T, R, AL, La, VV, QL, B	Quade et al. (2004) Levin et al. (2004) Stout et al. (2005)
WG-1	2.5-2.3	Riparian woodland or ecotone close to paleo-Awash	None	Lithics, fauna fragments	B, T	Harris (1983) Harris & Capaldo (1993) Quade et al. (2004)

Table 5.10. Summary of materials founded in Oldowan sites excavated older than 2.0 Ma. Middle Awash, Afar. Ethiopia						
LOCALITY	AGE (Ma)	Environment and Depositional context	Associated Hominids	Material evidence	Stone Raw Materials	Sources
Bouri Hata Member	2.5	Shallow lake margin Open lake margin/deltaic	<i>A. garhi</i>	Cutmarked bones Alcelaphine mandible and Hipparion femur and tibia midshaft; Abundance of alcelaphine antelopes	None	De Heinzelin et al (1999)

Table 5.11. Summary of materials founded in Oldowan sites excavated older than 2.0 Ma. Shungura Formation. Omo Basin, Ethiopia						
LOCALITY	AGE (Ma)	Environment and Depositional context	Associated Hominids	Material evidence	Stone Raw Materials	Sources
FtJi 1	2.34-2.3	Secondary context—braided stream system	<i>A. aethiopicus?</i> Homo sp?	Lithics, fauna	Q, C, L	Merrick & Merrick (1976) Howell et al (1987)
FtJi 2	2.34-2.3	Distal edge of levee of meandering proto-Omo; behind gallery forest at edge of open savanna	<i>A. aethiopicus?</i> Homo sp?	Lithics	Q	
FtJi 5	2.34-2.3	Secondary context—braided stream system	<i>A. aethiopicus?</i> Homo sp?	Lithics, fauna	Q	
Omo 57	2.34-2.3	Secondary context—braided stream system	<i>A. aethiopicus?</i> Homo sp?	Lithics	Q, C, L, Qt	Chavaillon (1976) Howell et al. (1987) de la Torre (2004)
Omo 123	2.34-2.3	Distal edge of levee of meandering proto-Omo; behind gallery forest at edge of open savanna	<i>A. aethiopicus?</i> Homo sp?	Lithics	Q, C, L, Qt	

Table 5.12. Summary of materials founded in Oldowan sites excavated older than 2.0 Ma. Nachukui Formation. West Turkana, Kenya						
LOCALITY	AGE (Ma)	Environment and Depositional context	Associated Hominids	Material evidence	Stone Raw Materials	Sources
Lokalalei 1	2.33Ma	Alluvial plain of proto-Omo Mixed vegetation with some gallery forest	<i>Homo sp.?</i>	Lithics, fauna Taxa include: Theropithecus, Colobinae, Elephas, Hipparion, Notochoerus, Kolpochoerus, Antilopini, Aepycerotini, Alcelaphini, Reduncini	L	Kibunja (1994) Prat et al. (2005) Quinn et al. (2008)
Lokalalei 2C	2.33-2.23	Proximal floodplain near intersection of marginal channel with meandering proto-Omo Open habitat with patches of bush and/or forest in a mixed vegetation with some gallery forest	<i>Homo sp.?</i>	Lithics, fauna Taxa include: Ceratotherium, Hipparion, Gazella, Alcelaphini, Reduncini, Hippotragini	P, B	Roche et al. (1999) Delagnes & Roche (2005) Prat et al. (2005) Quinn et al. (2008)

Table 5.13. Summary of materials founded in Oldowan sites excavated older than 2.0 Ma. Hadar Formation, Ethiopia						
LOCALITY	AGE (Ma)	Environment and Depositional context	Associated Hominids	Material evidence	Stone Raw Materials	Sources
AL666	2.33-2.36Ma	Paleosol in medial floodplain, with open bush vegetation bordering paleo-Awash	<i>Homo sp.</i>	Lithics, fauna: Taxa include: Theropithecus, Tragelaphus, Raphicerus, Gazella, Muridae	B, C	Kimbel et al. (1996) Hovers et al. (2002) Hovers et al. (2008)
AL 894	2.33-2.36Ma	Paleosol in distal floodplain — with open bush vegetation bordering paleo-Awash	<i>Homo sp.?</i>	Lithics, fauna	L	Kimbel et al. (1996) Hovers et al.(2002) Hovers (2003) Hovers et al. (2008)

Table 5.14. Summary of materials founded in Oldowan sites excavated older than 2.0 Ma. Kanjera Formation, Kenya						
LOCALITY	AGE (Ma)	Environment and Depositional context	Associated Hominids	Material evidence	Stone Raw Materials	Sources
Kanjera South, Excavation 1	2.1-2.0	Wooded grassland to open grassland Lake margin, near channel	None	Lithics, fauna Abundant equids, alcelaphines	(A), B, C, F, Fen, I, Li, M, N, P, Q, Qt, R, S	Plummer et al. (1999) Plummer (2004) Braun et al. (2008)

Stone Raw Materials: A, andesite; AL, aphanitic lava; B, basalt; C, chert; F, felsite; Fen, fenites; I, ijolite; L, lava unspecified; La, latite; Li, limestone; M, microgranite; N, nephelinite; P, phonolite; Q, quartz; QL, quartz latite; Qt, quartzite; R, rhyolite; S, sandstone; T, trachyte; VV, vitreous volcanic.

5.9. Socialized Technology

Some approaches to unlocking of mankind's quirk have pointed out the evolution of language and mental representation as a major evolutionary transition. *Homo* development has occurred within society and we ought to work on social interactions and cooperation in tool manufacture by early *Homo* (Make a table) and the rest of the activities that allow us to make the subsequent *Homo*'s social development. It looks a very relevant factor in the Human Career.

Obviously, language and mental representation lead us to step forward the imitation and emulation into an active apprenticeship. Most of *Homo*'s activities inferred from early archaeological record demanding a set of particular skills not yet observed among non human primates.

These skills require particular and very specific abilities necessarily embedded in a technological domain, the human 'milieu'. Maybe this process leads us to *Homo sapiens*' ultra-sociality as a consequence of further cultural evolution. *Homo sapiens*, the only extant species of the genus *Homo*, possess common behavioural patterns shared with extinct members of our lineage. Technological acquisitions are basically an accumulative process that gave rise to a number of other technological modifications and innovations over time rooted in four broad concepts: diversity, continuity, novelty and selection.

From Prehistoric times human societies have mediated their adaptive process with technical devices. All our technological development has involved social interaction. In this sense socialization by technology has driven the process to current human ultra-sociality in our particular evolutionary process which has opened new forms of adaptation to nature for almost 2.5 million years.

There is no evidence outside Africa of human presence without flaked stones. It is probable that our ancestors developed in Africa an unprecedented form of socialization among the individuals inside and outside the groups, based on a social use of technology, permitting their posterior dispersals across Eurasia and posterior ecological ubiquity.

Socialization is the basic process used by most of the mammal species to interact with their kind and to rule the basic features to be successful in developing his life. Current evidence shows that, almost since the earliest use of flaked stones, ca. 2.6 Ma (Gona sites, Ethiopia), the process of socialization in the *Homo* lineage and the technological development work together.

Once this process has started, there's no turning back. The archaeological record suggests that all the subsequent species of the genus *Homo* increased their sociality and cooperation, always in relation with the increase of technology. There is a consensus that technology has been a significant driver of change and progress in human evolution.

Some scholars have argued in different ways about “fully ‘modern’ human behaviour”. However, both *Homo* anatomy, and *Homo* behaviour were continuously evolved from precedent forms to a more modern pattern over time.

In our opinion the role technology and specifically the social use of technology has not detailed analyses in an evolutionary perspective. This process is rooted in all genus *Homo*, as our basal behaviourally adaptation, and need more attention

Social use of technology, and specifically socialization through technology, may be useful for understanding the increase of sociality throughout hominin evolution. This question raises interesting topics regarding the emergence of certain new technologies, and corresponding social reorganization of *Homo* communities in changing behaviours, but also social, cultural and economic strategies. Social usage of technology is one of the factors that have allowed humans to progress, and we warrant further investigations in early *Homo* behaviour to go in the correlation between the increase of technology and the human sociality. The understanding of this process can help us to prospect the *Homo sapiens*'s ultra-sociality, nowadays [hyper-socialized](#).

Cap. 6.- Conclusions

6.1. El Model Primat

Per diversos motius els pànids (ximpanzés i bonobos) són només un model inicial pels estudis d'evolució humana. Hi ha almenys raons ecològiques, comportamentals i socials.

Les dades primatològiques ens poden explicar una part dels nostres orígens, però no el nostre comportament en el període posterior a la divergència (*split*) amb els pànids. Amb tot és clar que ens aporten un important cos de dades, directament observables tan al camp, com experimentals en condicions de laboratori, sobre les bases fisiològiques, neurobiològiques i psicològiques del comportament humà.

La cognició social des d'una perspectiva comparativa psicològica i arqueològica suggereix que el cervell humà no és només un cervell de pànid més gran. En lloc d'això, la selecció natural sembla haver afavorit una cognició social diferenciada entre pànids i homínids.

Amb tot, resulta evident que un dels trets fonamentals dels humans, la flexibilitat comportamental per afrontar diferents condicions ecològiques i socials és de fet un tret compartit amb molts altres primats.

En aquest sentit, els principals aspectes a tenir en compte semblen ser els factors ecològics (adaptacions a espais més oberts), adaptacions fisiològiques i metabòliques (bipedisme, manualitat...), preadaptacions tecnològiques (tecnologies d'ascles), habilitats socials (socialització).

1. Aspectes ecològics

Segons s'ha vist, a la majoria d'espècies, l'adquisició de l'ús d'eines està fortament influenciada per factors ecològics, de manera que les innovacions tecnològiques també estan sotmeses a una forta variació ecològica.

L'ús d'eines està també vinculat a noves oportunitats ecològiques. En aquest sentit, l'assoliment de habilitats i competències diferents i de nous comportaments de subsistència per part dels homínids hauria de ser vinculada a l'aprofitament de noves oportunitats ecològiques.

Per exemple, s'ha observat com els micos caputxins en entorns amb més pressió ecològica i en contextos de mancança de recursos, desenvolupen innovacions tecnològiques, per buscar tubèrculs amb l'ús de pedres cavadores.

També, entre els orangutans, l'abundància global d'insectes socials arboris, incloent aquells que habiten els forats dels arbres, poden contribuir a l'invençió

d'eines extractives d'insectes proveint-los de majors oportunitats en les quals l'ús d'eines resulti profitós.

En aquest sentit, la gran innovació tecnològica homínida, la tecnologia d'ascles (*Flaking technology*), hauria de veure's com un comportament altament adaptatiu en una forma d'adaptació a nous ambients ecològics.

La sortida obligada dels ancestres d'*Homo*, amb un nivell de capacitats i habilitats tecnològiques similar a la dels pànids, cap a espais més oberts o semi oberts, va obligar a desplegar noves adaptacions a un entorn diferent al dels arbres fruiters (*fruit-bearing forests*) o el bosc semi obert (*open woodland*), combinant la destresa primat en l'ús d'eines amb les formidables tendències cooperatives dels carnívors que cacen en grup.

Dins de les discussions generals sobre el tema, el més plausible és pensar en un paisatge constituït per un mosaic variable d'ambients mixtes. (Bobe 2006, Reed i Rector, 2007; i Carrión et al 2011).

En els espais de sabana la tecnologia de percussió (*Percussive technology*) i l'ús de pals cavadors (*Digging stick*) no resultaven tan rellevants com la tecnologia d'ascles (*Flaking technology*) per extraure ràpidament la carn de les carcasses animals. En aquest sentit, les noves exigències ecològiques en espais més oberts haurien estimulat el desenvolupament de la tecnologia d'ascles com a innovació comportamental.

L'exemple d'Ugalla a l'oest de Tanzània, un dels entorns més secs, oberts i estacional en el que es troben avui dia ximpanzés, pot ser un exemple (Ogawa et al, 2007; Hernández-Aguilar, 2009). Aquests entorns són compatibles amb els descrits en el context de les restes de ximpanzé fòssil a l'Est d'Àfrica (McBrearty i Jablonski, 2005), tot i que aquesta relació ecològica amb l'adquisició de nous comportaments de subsistència no és gens clara (Watts, 2008).

L'increment de consum de carn entre els australopitecins també podria haver tingut els seus inicis en terres de bosc (Hardus et al., 2012) i no hi ha una relació clara entre l'aparició de les primeres eines i els comportaments de subsistència, en els primers moments d'aparició del registre arqueològic. En aquest sentit, sembla que la tecnologia de percussió continuarà sent majoritàriament emprada per la facturació dels ossos i l'accés al moll de l'ós (Domínguez-Rodrigo i Martínez-Navarro, 2012).

Les preadaptacions ecològiques dels primers representants del gènere *Homo* a les sabanes africanes amb una gran variabilitat estacional (p.ex. Serengeti) i no en el bosc (*Forest*) o les terres boscoses (*Woodland*), esdevenen fonamentals per entendre les adaptacions posteriors (p.ex. *Homo ergaster*).

2. Aspectes comportamentals

Totes les espècies que viuen en grup continuat realitzen activitats cooperatives. El tamany de grup resulta decisiu pel seu funcionament i per tant pel manteniment de la vida social. En aquest sentit, el tamany del grup per sobre de 5 resulta essencial per la cacera cooperativa, la defensa del cleptoparasitisme, l'alimentació i la vigilància dels cadells.

En qualsevol cas sembla que una part molt important d'aquest comportament en les espècies socials passa pel comportament cooperatiu.

Una de les activitats cooperatives millor observades és la cacera cooperativa. Hi ha dues hipòtesis fonamentals s'han plantejat per explicar com el factor limitant dels recursos pot portar a la formació de grups socials en l'actualitat: La cacera cooperativa sovint millora l'èxit de la caça dels individus (Creel i Creel, 2002) i la defensa de la distribució dels recursos en clapes (*patchy*) incrementa si els animals s'agreguen i cooperen en la seva defensa (Macdonald, 1983).

Alguns dels trets que poden haver contribuït a configurar les bases d'un comportament cooperatiu més elaborat requereixen de l'adquisició d'una sèrie de trets comportamentals que no deixen evidència directa en el registre arqueològic.

Tot això obliga a pensar que la tecnologia d'ascles, en tant que procés de múltiples tasques, requereix també de treball cooperatiu.

3. Aspectes Socials

En la mesura en que un dels trets fonamentals dels humans, la flexibilitat comportamental per afrontar diferents condicions ecològiques i socials és de fet un tret compartit amb molts altres primats, cal pensar en un ancestre socialment flexible.

L'existència d'un ancestre de socialment flexible (és a dir un ancestre amb unes habilitats bàsiques per viure sota diverses formes d'organització social), en el marc d'estructures socials presents que haurien evolucionat a través de la consolidació d'aquesta forma basal flexible.

En aquest sentit, el repte fonamental és establir quins processos evolutius a nivell social i comportamental: obertura a noves oportunitats ecològiques (espais més oberts) canviant comportament com el desenvolupament de la tecnologia d'ascles i més tendències de carnívor social.

El producte final és un sistema obert, preparat per l'eficiència reproductora i mantingut per processos de socialització, un component derivat d'un alt grau de sociabilitat.

6.2. Sociabilitat humana

La sociabilitat humana s'emmarca en la forma d'agregació a llarg terme de les espècies que viuen en grup. En això l'espècie humana no és gaire diferent de la resta de mamífers i fins i tot de la resta de primats actuals.

En aquest sentit la sociabilitat dels primers representants del gènere *Homo* estaria també afectada pels aspectes que probablement millor expliquin la sociabilitat animal, és a dir, el sistema d'aparellament, la predació i el medi.

Malgrat que el registre arqueològic i paleontològic no aportí masses dades directes al respecte, cal abordar les qüestions relatives a la competició pels recursos i les formes d'aparellament, en la mesura que són factors que afecten directament al grau de sociabilitat de les espècies. Es de fet el que s'intenta amb els ardipteus (Lovejoy, 2009).

Recentment també s'ha evidenciat la relació de la sociabilitat amb les activitats d'empolainament i el desenvolupament cognitiu (Lehmann et al., 2007 i Sueur et al., 2011). De tota manera, a tot això cal recalcar que la flexibilitat comportamental per afrontar diverses condicions ecològiques i situacions socials, de vegades utilitzades com a fita comportamental humana, és de fet compartida amb la majoria de mamífers que viuen en grup i per gran part dels primats actuals.

En qualsevol cas, queda clar que la sociabilitat incrementa la possibilitat de la cooperació ja que sense una mínima cooperació no hi ha vida social possible. Només els animals que viuen junts tenen el potencial de cooperar amb els altres. En aquest sentit, la selecció per la sociabilitat pot tenir un vincle evolutiu amb l'evolució de la cooperació. De fet és molt possible que hi hagi una coevolució entre cooperació i sociabilitat.

A les espècies amb composició de grup estables es generen unes dinàmiques socials específiques que no es troben a les espècies amb composició de grup no estable. Vistes les tendències posteriors, cal pensar que els nostres ancestres havien de tenir una composició de grup estable.

La sociabilitat incrementa la interacció a llarg terme entre els individus i és un prerrequisit necessari pel desenvolupament de 'cultura', de manera que la vida social forma les bases per mantenir les tradicions i la cultura humanes.

La tecnologia d'ascles en tant que tasca múltiple sembla obligar a la cooperació en nous processos d'innovació comportamental, de manera que la vida social dels primers representants del gènere *Homo* ha d'incloure l'elaboració d'eines d'ascles de pedra (*Flaking technology*) com a activitat cooperativa.

El animals que viuen en grups estables desenvolupen relacions duradores amb altres membres del grup i fruit d'activitats que duen a terme en comú es

desenvolupen entorns culturals dins de processos continus d'aprenentatge social.

Això estableix vincles entre els individus per fer grups i genera les bases per a desenvolupar processos d'ensenyament més o menys actiu.

Els diferents membres de les espècies que viuen en grups poden contribuir a ensenyar diferents habilitats als cadells. Això genera l'establiment d'importants vincles a llarg terme entre adults i cadells que seran un dia adults i mantindran el lligam amb els seus majors que els van ensenyar.

Resulta fonamental recordar que aquestes estratègies individuals sorgeixen de la relació amb les estratègies dels altres individus del grup. Així, cada agregació social permanent funciona com un complex sistema adaptatiu que genera diferents pressions selectives i promou la formació de dinàmiques socials i relacions que no es desenvolupen en les espècies amb composicions de grup no estables.

Val a dir, però, que també hi ha importants variacions entre els individus d'una mateixa espècie i fins i tot d'una mateixa unitat social. Així doncs, cal insistir en que les dinàmiques socials que regulen les relacions entre els individus resultaran fonamentals en els processos d'aprenentatge social que esdevenen en la vida en grups més o menys estables.

Així, l'augment d'estímul contribueix a que els individus més joves es familiaritzin i aprenguin les habilitats necessàries per reeixir en les activitats de subsistència. Tot això esdevé en un context d'augment d'estímul i de tolerància social que resulta fonamental en aquest procés ja que sense tolerància no es pot desenvolupar adequadament l'aprenentatge.

Per exemple, la gran tolerància exhibida pels caputxins en la proximitat d'individus joves mentre farratgen resulta molt reveladora. El mateix s'observa entre els ximpanzés. A més una revisió de les històries individuals dels ximpanzés i el seu comportament trencant nous mostren que entre els ximpanzés hi ha una franja d'edat especialment sensible a l'aprenentatge, en la qual eren molt curiosos davant nous comportaments. En aquest període és quan adquireixen els usos característics d'eines a nivell individual.

Alguns treballs suggereixen que hi ha certa relació entre el grau de sociabilitat d'una espècie i els seu sistema de locomoció (Randic et al., 2012). El primats terrestres tendeixen a viure en grups més extensos que els primats arborícoles, presumiblement perquè hi han més amenaces de predació a terra ferma. En aquest sentit el bipedisme també va incrementar la sociabilitat.

Hi ha dos possibles elements que podien haver afavorit l'especificitat de la sociabilitat humana:

- a) El canvi cap una dieta més carnívora en el marc de les pressions ecològiques d'espais més oberts
- b) El desenvolupament de la tecnologia d'ascles

En els dos casos, la fixació dels dos trets requereix de la transmissió social i, específicament en el segon cas, en tan que és una tasca múltiple requereix de processos d'ensenyament actiu en un context de cooperació entre individus de diferent edat i, probablement també, de diferent sexe.

6.3. Ús social de la tecnologia i 'Socialització tecnològica'

L'ús d'eines entre el món animal és inicialment un subproducte que aparentment no ha evolutivament seleccionat de forma directa, sinó que sembla més aviat relacionat amb l'habilitat general per resoldre nous problemes de subsistència, en el marc de noves exigències ecològiques, que milloren les aptituds dels individus.

En aquest sentit, el primer ús tecnològic dels homínids antics ha d'expressar l'augment de la capacitat per resoldre situacions noves com una preadaptació que, en termes evolutius, condueix després a adaptacions en termes genètics.

És a dir, els canvis a les respostes culturals esdevenen més ràpids que els canvis genètics. Aquest fenomen ha estat descrit com un procés autocatalític (Wilson, 1985), convertint les respostes genètiques en menys rellevants (Laland i Brown, 2006), tot i que la selecció natural sempre ha continuat actuant (Byars et al 2009).

Així hauríem de veure la selecció tècnica com un cas específic de pressió selectiva en els humans en tant que el seu context d'ús social ha transformat l'evolució d'*Homo*, esdevenint la nostra gran adaptació basal.

La socialització humana a través de la tecnologia ha estat en tot el procés de desenvolupament del gènere *Homo*, de manera que pot ajudar a emmarcar alguns debats que hi ha entorn del trencaclosques de l'evolució de la cooperació entre el món vivent.

El concepte 'Socialització' a més s'adreça a dos importants qüestions de la vida social: la continuïtat cultural d'una generació a l'altre i el desenvolupament humà en tant que incrementa la interacció social a llarg terme entre els individus.

El producte final és un sistema obert preparat per l'eficiència reproductora i mantingut per processos de socialització, un component derivat d'un alt grau de sociabilitat.

Això ha conduït a un elaborat procés de socialització per herència i al desenvolupament de les normes socials que han donat lloc a la gran diversitat cultural de la nostra espècie.

Tot això requereix d'un elaborat procés de socialització per herència no genètica que ha de tenir profundes arrels evolutives.

El control i manteniment d'organitzacions socials tan complexes resulta de l'evolució coadaptativa d'alguns trets fisiològics i morfològics combinats amb processos comportamentals. El producte final es un sistema obert preparat per l'eficiència reproductora i mantingut per processos de socialització, un component derivat d'un alt grau de sociabilitat.

El fenòmens de socialització tenen també a veure amb el Canvi Cultural, en tant que en formen part. A les societats modernes, caracteritzades per ràpids canvis culturals i socials, la socialització i la re socialització, tan d'infants com d'adults, esdevé cada vegada més canviant i problemàtica, alhora que més interessant com objecte d'estudi.

La transferència tecnològica és essencialment un procés d'aprenentatge i el procés de difusió tecnològica no és en sí mateix part del registre arqueològic, però hi ha una gran quantitat de dades històriques que han atret recentment l'atenció de les recerques, esdevenint un aspecte molt pertinent per interpretar el registre arqueològic.

L'estudi de casos de la transferència tecnològica mostra que podem conèixer com les capacitats de persones que porten noves tecnologies a una cultura activa i receptiva, transformant una part molt important del seu comportament. Aquests estudis emfatitzen com les habilitats tecnològiques són a dins del coneixement dels individus i no en els materials que utilitzen o els objectes que creen amb les seves habilitats.

Això sembla estar en relació amb la importància del coneixement tàcit que es dur a terme amb les activitats que requereixen d'unes habilitats específiques.

A les societats preindustrials, els processos d'aprenentatge i les obligacions socials dels infants resulten fonamentals, de manera que els processos de socialització tecnològica poden ser directament observables (Rogoff, 2003).

I és que les premisses d'una habilitat no poden ser descobertes abans de ser dutes a terme, ni ser compreses si no han estat expressament plantejades per d'altres, interioritzades socialment i transmeses com a part del procés educador de les habilitats necessàries dels individus per assolir el seu desenvolupament vital. En el cas dels homínids res de tot això seria possible sense un procés de socialització tecnològica que ha emmarcat la singularitat humana.

Capítol 7.- Bibliografia

Referències del Capítol 3. Metodologia

- Antón, S. C., W. R. Leonard, et al. (2002). "An ecomorphological model of the initial hominid dispersal from Africa." J. of Human Evol. **43**: 773-785.
- Belmaker, M. (2010) Early Pleistocene Faunal Connections Between Africa and Eurasia: An Ecological Perspective. In Out of Africa I: The First Hominin Colonization of Eurasia. Ed. by J.G. Fleagle et al. New York, Springer, 183-206
- Clarke, D. L. (1968). Arqueología Analítica. Barcelona, 1984. Eds. Bellaterra, S.A.
- Curran, S. C. (2012). "Expanding ecomorphological methods: geometric morphometric analysis of Cervidae post-crania." J. of Archaeol. Sc. **39**: 1172-1182.
- Fuentes, A. (2010). "The New Biological Anthropology: Bringing Washburn's New Physical Anthropology Into 2010 and Beyond—The 2008 AAPA Luncheon Lecture." Yearb. Phys. Anthropol. **53**: 2-12.
- Harris, J. (1993). "Ecosystem structure and growth of the African savanna." Global and Planetary Change **8**(4): 231-248.
- Henke, W. and I. Tattersall (2007). Handbook of Paleoanthropology. Vol I:Principles, Methods and Approaches Vol II:Primate Evolution and Human Origins Vol III:Phylogeny of Hominids. New York, Springer.
- Kovarovic, K. and Andrews, P. (2011) Environmental Change within the Laetoli Fossiliferous Sequence: Vegetation Catenas and Bovid Ecomorphology. In Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context Volume 1: Geology, Geochronology, Paleoecology and Paleoenvironment. Ed. by T. Harrison. New York, Springer, pp.367-380.
- Owen-Smith, N., Ed. (2010). Dynamics of Large Herbivore Populations in Changing Environments: Towards Appropriate Models. Hoboken, NJ, John Wiley & Sons Ltd.
- Plummer, T. W., L. C. Bishop, et al. (2008). "Habitat preference of extant African bovids based on astragalus morphology: operationalizing ecomorphology for palaeoenvironmental reconstruction." J. of Archaeol. Sc. **35**: 3016-3027.
- Rodriguez, J. (2004). "Stability in Pleistocene Mediterranean mammalian communities." Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **207**: 1-22.

- Rodriguez, J. (2006). "Structural continuity and multiple alternative stable States in Middle Pleistocene European mammalian communities." Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **239**: 355-373.
- Ruff, C., B. Holt, et al. (2006). "Who's Afraid of the Big Bad Wolff?: "Wolff's Law" and Bone Functional Adaptation." Amer. J. of Physical Anthrop. **129**: 484-498.
- Shorrocks, B. (2007). The Biology of African Savannahs. New York, Oxford University Press.
- Susman, R. L. (1994). "Fossil Evidence for Early Hominid Tool Use." Science **265**(9 september 1994): 1570-1573.
- Watts, H. E. and K. E. Holekamp (2007). "Hyena societies." Curr. Biol. **17**(16): R657-660.
- White, T. D., G. WoldeGabriel, et al. (2006). "Asa Issie, Aramis and the origin of Australopithecus." Nature **440**(13 April 2006): 883-889.

Referències del Capítol 4.1

- Arjamaa, O. and T. Vuorisalo (2010). "Gene-Culture Coevolution and Human Diet." American Scientist(December 2010): 140-147.
- Bjork, A., W. Liu, et al., (2011). "Evolutionary History of Chimpanzees Inferred from Complete Mitochondrial Genomes." Mol. Biol. Evol. **28**(1): 615-623.
- Burt, D. W., C. Bruley, et al., (1999). "The dynamics of chromosome evolution in birds and mammals." Nature **402**(25 November 1999): 411-413.
- Bush, G. L., S. M. Cae, et al., (1977). "Rapid speciation and chromosomal evolution in mammals." PNAS **74**(9): 3942-3946.
- Lorenzo, C. (2005) Primeros homínidos. Géneros y especies. En Homínidos. Las Primeras ocupaciones de los continentes. Carbonell, E. C. (Coord). Barcelona, Ariel, pp.103-114
- Hamilton, R. M. (2010). Understanding Climate's Influence on Human Evolution. Washington, DC., The National Academies Press, National Research Council.
- Kimbel, W.H. (2009) The Origin of *Homo*. In The First Humans - Origin and Early Evolution of the Genus *Homo*. Ed. by F.E. Grine, J.G. Fleagle, and R.E. Leakey. New York, Springer, pp. 31-38
- Marques-Bonet, T., J. M. Kidd, et al., (2009a). "A burst of segmental duplications in the genome of the African great ape ancestor." Nature **457**(12 February 2009): 877-881.
- Marques-Bonet, T. et al., (2009b) "Mucho más que un 1%: la verdadera cantidad de diferencias entre humanos y chimpancés". En Proyecto DEBE. Descifrando el enigma de la evolución. Ed. Por S. Monzón y J. Rodríguez. León, Facultad de Ciencias Biológicas y Ambientales de la Universidad de León y Área de Publicaciones de la Universidad de León. (pp.97-99)
- Mascarelli, A. L. (2009). "Quaternary geologists win timescale vote." Nature **459**: 624.
- Richerson, P. J. and R. Boyd (2005). Not by Genes Alone. How Culture Transformed Human Evolution. Chicago, The Chicago University Press.
- Stone, A. C., F. U. Battistuzzi, et al., (2010). "More reliable estimates of divergence times in Pan using complete mtDNA sequences and accounting for population structure." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **365**: 3277-3288.

White, T. D., G. Suwa, et al., (1994). "*Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia." Nature **371** (22 september 1994): 306-12.

White, T. D., G. WoldeGabriel, et al., (2006). "Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*." Nature **440** (13 April 2006): 883-889.

Wilson, A. C., G. L. Bush, et al., (1975). "Social structuring of mammalian populations and rate of chromosomal evolution." PNAS **72**(12): 5061-5065.

Referències del Capítol 4.2

- Alcock, J. (1972). "The Evolution of the Use of Tools by Feeding Animals." Evolution **26**(3): 464-473.
- Baber, C. (2003). Cognition and Tool Use: Forms of Engagement in Human and Animal Use of Tools. London, Taylor & Francis.
- Beck, B. B. (1980). Animal Tool Behavior: The Use and Manufacture of Tools. New York, Garland STPM Press.
- Bentley-Condit, V. K. and E. O. Smith (2010). "Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog." Behaviour **147**(2): 185-221.
- Bernardi, G. (2011). "The use of tools by wrasses (*Labridae*)." Coral Reefs DOI 10.1007/s00338-011-0823-6
- Biro, D., N. Inoue-Nakamura, et al., (2003). "Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: evidence from field experiments." Animal Cognition **6**: 213-223.
- Chevalier-Skolnikoff, S. and J. Liska (1993). "Tool use by wild and captive elephants." Animal Behaviour **46**(2): 20-19.
- Finn, J. K., T. Tregenza, et al., (2009). "Defensive tool use in a coconut-carrying octopus." Curr. Biol. **19**(23): R1069-1070.
- Fox E.A., A.F. Sitompul, et al., (1999) Intelligent tool use in wild Sumatran orangutans. In: The Mentalities of Gorillas and Orangutans. Ed. By S.T. Parker et al., Cambridge. Cambridge University Press, pp 99–116
- Fox, E. A., C. P. Schaik van, et al., (2004). "Intra-and Interpopulational Differences in Orangutan (*Pongo pygmaeus*) Activity and Diet: Implications for the Invention of Tool Use." Amer. J. of Physical Anthropol. **125**: 162-174.
- Fragaszy, D., E. Visalberghi, et al., (2004). The Complete Capuchin: The Biology of the Genus Cebus. Cambridge, Cambridge University Press.
- Gibson, K. R. (1986) Cognition, brain size and the extraction of embedded food resources. In: Primate Ontogeny, Cognition and Social Behavior. Ed. by J. G. Else, and P. C. Lee (eds.). Cambridge University Press, New York, pp. 93–103.

- Gibson, Q. A. and J. Mann (2008). "Early social development in wild bottlenose dolphins: sex differences, individual variation and maternal influence." Animal Behaviour **76**: 375-387.
- Goodall, J. (1970). "Tool-using in Primates and other vertebrates." Adv. Study Behav. **3**: 195-250.
- Gumert, M., M. Kluck, et al., (2009). "The physical characteristics and usage patterns of stone axe and pounding hammers used by long-tailed macaques in the Andaman Sea region of Thailand." Amer. J. of Primatology **71**(7): 594-608.
- Guo, J. (2008). "A Renowned Field Station Rises From the Ashes." Science **320**(25 April 2008): 444-445.
- Hall, K. R. L. (1963). "Tool-Using Performances as Indicators of Behavioral Adaptability." Curr. Anthropol. **4**(5): 479-494.
- Hall, K. R. L. and G. B. Schaller (1964). "Tool-Using Behavior of the California Sea Otter." J. of Mammalogy **45**(2): 287-298.
- Hamilton, W.J. 1973. Life's Color Code. New York: McGraw-Hill.
- Henzi, S. P. and L. Barrett (2005). "The historical socioecology of savanna baboons (*Papio hamadryas*)." J. Zool. Lond. **265**: 215-226.
- Hunt, G. R. (1996). "Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows." Nature **379** (18 January 1996): 249-51.
- Jolly, C. L. (2001). "A Proper Study for Mankind: Analogies From the Papionin Monkeys and Their Implications for Human Evolution." Yearb. Phys. Anthropol. **44**: 177-204.
- Jones, A. M., C. Brown, et al., (2011). "Tool use in the tuskfish *Choerodon schoenleinii*?" Coral Reefs **30**: 865.
- Kenward, B., C. Rutz, et al., (2006). "Development of tool use in New Caledonian crows: inherited action patterns and social influences." Animal Behaviour **72**: 1329-1343.
- Krützen, M., J. Mann, et al., (2005). "Cultural Transmission of tool use in bottlenose dolphins." PNAS **102**: 8939-8943.
- Lind, J. and P. Lindenfors (2010). "The Number of Cultural Traits Is Correlated with Female Group Size but Not with Male Group Size in Chimpanzee Communities." Plos One **5**(3): e9241.

- Laland, K. N., J. Odling-Smee, et al., (2000). "Niche construction, biological evolution, and cultural change." Behavioral and Brain Sciences **23**: 131-175.
- Lefebvre, L. (1995). "The opening of milk bottles by birds: Evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission." Behavioural Processes **34**: 43-54.
- Lefebvre, L., N. Nicolakakis, et al., (2002). "Tools and brains in birds." Behaviour **139**: 939-973.
- Liu, Q., D. Fragaszy, et al., (2011). "Wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) place nuts in anvils selectively." Animal Behaviour **81**: 297-305.
- Lonsdorf, E. V. (2006). "What is the role of mothers in the acquisition of termite-fishing behaviors in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*)?" Animal Cognition **9**: 36-46.
- Lonsdorf, E. V. and K. E. Bonnie (2010). "Opportunities and constraints when studying social learning: Developmental approaches and social factors." Learning & Behavior **38**(3): 195-205.
- Macellini, S., M. Maranesi, et al., (2012). "Individual and social learning processes involved in the acquisition and generalization of tool use in macaques." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **367**: 24-36.
- Malaivijitnond, S., C. Lekprayoon, et al., (2007). "Stone-Tool Usage by Thai Long-Tailed Macaques (*Macaca fascicularis*)." Amer. J. of Primatology **69**: 227-233.
- Mann, J., B. L. Sargeant, et al., (2008). "Why Do Dolphins Carry Sponges?" Plos One **3**(12): December 2008.
- Mannu, M. and E. Ottoni (2009). "The Enhanced Tool-Kit of Two Groups of Wild Bearded Capuchin Monkeys in the Caatinga: Tool Making, Associative Use, and Secondary Tools." Amer. J. of Primatology **71**: 241-252.
- Matsuzawa, T., Ed. (2001). Primate Origins of Human Cognition and Behavior. Tokyo, 2008, Springer.
- McGrew, W. C. (2010a). "Chimpanzee Technology." Science **328**(30 April 2010): 579-580.
- Mendyk, R. W. and H.-G. Horn (2011). "Skilled Forelimb Movements and Extractive Foraging in the Arboreal Monitor Lizard *Varanus beccarii* (Doria, 1874)." Herpetological Review **42**(3): 343-349.

- Milton, K. (2000). Quo Vadis? Tactics of Food Search and Group Movement in Primates and Other Animals. In On the Move: How and Why Animals Travel in Groups. Ed by S. Boinski and P. Garber. Chicago, The University of Chicago Press: 375-418.
- Mokeychev, A., R. Segev, et al., (2010). "Orientation saliency without visual cortex and target selection in archer fish." PNAS **107**(38): 16726-16731.
- Moura, A. C. d. A. and P. C. Lee (2004). "Capuchin Stone Tool Use in Caatinga Dry Forest." Science **306**(10 december 2004): 1909.
- Nakagawa, N., M. Nakamichi, et al., Eds. (2010). The Japanese Macaques. New York, Springer.
- Otoni, E. and P. Izar (2008). "Capuchin monkey tool use: overview and implications." Evolutionary Anthropology **17**: 171-178.
- Oyen, O. J. (1979). "Tool-use in Free-ranging Baboons of Nairobi National Park." Primates **20**(4): 595-597.
- Parker, S. T. & Gibson. K. R. 1977. Object manipulation, tool use and sensorimotor intelligence as feeding adaptations in cebus monkeys and great apes, J. Hum. Evol. **6**, 623-641.
- Pasko, L. (2010). "Tool-Like Behavior in the Sixbar Wrasse, *Thalassoma hardwicke* (Bennett, 1830)." Zoo Biology **29**: 767-773.
- Patterson, E. M. and J. Mann (2011). "The Ecological Conditions That Favor Tool Use and Innovation in Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops sp.*)." Plos One **6**(7): e22243.
- Pierce, J. D. (1986). "A review of tool use in insects." Fla. Entomol. **69**(1): 95-104.
- Potts, R. (2004) Sociality and the Concept of Culture in Human Origins. In The Origins and Nature of Sociality. Ed. By R.W. Sussman and A.R. Chapman. Hawthorne, NY, Aldine de Gruyter, pp. 249-269.
- Rendell, L., L. Fogarty, et al., (2011). "Cognitive culture: theoretical and empirical insights into social learning strategies." TRENDS in Cog Sc **15**(2).
- Riedman, M. L. and J. A. Estes (1990). The Sea Otter (*Enhydra lutris*): Behavior, Ecology, and Natural History. Washington, D.C., U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report 90(14).

- Sabater Pi, J. (1974). "An Elementary Industry of the Chimpanzees in the Okorobikó Mountains, Rio Muni (Republic of Equatorial Guinea), West Africa." Primates **15**(4): 351-364.
- St. Amant, R. and T. E. Horton (2008). "Revisiting the definition of animal tool use." Animal Behaviour **75**(4): 1199-1208.
- Strum, S.C. and Mitchell, W. (1987) Baboon models and muddles. In The Evolution of Human Behavior: Primate Models. Ed. By W.G. Kinzey. Albany, NY, SUNY Press: 87-104.
- Tebbich, S., M. Taborsky, et al., (2001). "Do woodpecker finches acquire tool-use by social learning? ." Proc. R. Soc. Lond. B **268**: 2189-2193.
- Tebbich, S., M. Taborsky, et al., (2002). "The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*)." Ecology Letters **5**: 656-664.
- Thouless, C. R., J. H. Fanshawe, et al., (1989). "Egyptian Vultures *Neophron percnopterus* and Ostrich *Struthio camelus* eggs: the origins of stone-throwing behaviour." Ibis **131**: 9-15.
- Spagnoletti, N., E. Visalberghi, et al., (2011). "Stone tool use by adult wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*). Frequency, efficiency and tool selectivity." J. of Human Evol. **61**(1): 97-107.
- Van Schaik, C. P., R. O. Deaner, et al., (1999). "The conditions for tool use in primates: implications for the evolution of material culture." J. of Human Evol.(36): 719-741.
- Van Schaik, C. P. and C. D. Knott (2001). "Geographic Variation in Tool Use on Neesia Fruits in Orangutans." Amer. J. of Physical Anthrop. **114**: 331-342.
- Van Schaik, C. P. and G. R. Pradhan (2003). "A model for tool-use traditions in primates: implications for the coevolution of culture and cognition." J. of Human Evol. **44**: 645-664.
- Van Schaik, C. P., M. Ancrenaz, et al., (2003a). "Orangutan Cultures and the Evolution of Material Culture." Science **299**(3 january 2003): 102-105.
- Van Schaik, C. P., E. A. Fox, et al., (2003b). "Individual variation in the rate of use of tree-hole tools among wild orang-utans: implications for hominin evolution." J. of Human Evol. **44**: 11-23.
- Visalberghi, E., N. Spagnoletti, et al., (2009a). "Distribution of potential suitable hammers and transport of hammer tools and nuts by wild capuchin monkeys." Primates **50**: 95-104.

Visalberghi, E., E. Addessi, et al., (2009b). "Selection of Effective Stone Tools by Wild Bearded Capuchin Monkeys." Curr. Biol. **19**: 213–217.

Wich, S. A., S. S. Utami Atmoko, et al., Eds. (2009). Orangutans. Geographic Variation in Behavioral Ecology and Conservation. Oxford, Oxford University Press.

Referències del Capítol 4.3

- Armitage, K. B. (1986). "Individual Differences in the Behavior of Juvenile Yellow-Bellied Marmots." Behavioral Ecology and Sociobiology **18**(6): 419-424.
- Bergmüller, R., R. Schürch, et al., (2010). "Evolutionary causes and consequences of consistent individual variation in cooperative behaviour." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **365**: 2751-2764.
- Boesch, C. (2002). "Cooperative hunting roles among Tai Chimpanzees." Human Nature **13**(1): 27-46.
- Brockmann, J. (1997) Cooperative breeding in wasps and vertebrates: the role of ecological constraints. In The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids. Ed. By J.C. Choe and B. J. Crespi. Cambridge, Cambridge University Press: 347-371
- Burkart, J. M., S. B. Hrdy, et al., (2009). "Cooperative breeding and human cognitive evolution." Evolutionary Anthropology **18**(5): 175–186.
- Burkart, J. M. and C. P. van Schaik (2010). "Cognitive consequences of cooperative breeding in primates?" Animal Cognition **13**: 1-19.
- Cesarini, D., C. T. Dawes, et al., (2008). "Heritability of cooperative behavior in the trust game." PNAS **105**: 3721-3726.
- Currie, P. and J. Young (2011). Dino Gangs: Dr Philip J Currie's New Science of Dinosaurs, Discovery Channel.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). The Evolution of Parental Care. Princeton, Princeton University Press.
- Danchin, E., L.-A. Giraldeau, et al., (2004). "Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution." Science **305**: 487-491.
- Darwin, C. (1859). The Origin of Species. On the Origin of Species by Means of Natural Selection or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. Sixth Edition, with additions and corrections to 1872. Cambridge, 2009, Cambridge University Press.
- DeSilva, J. (2011). "A shift toward birthing relatively large infants early in human evolution." PNAS **108**(3): 1022-1027.
- Dubreuil, B. (2010). Human Evolution and the Origins of Hierarchies. The State of Nature. Cambridge, Cambridge University Press.

- Fastovsky, D. E. and D. B. Weishampel (2009). Dinosaurs. A concise Natural History. Cambridge, Cambridge University Press.
- Frank, S. A. (1998). Foundations of Social Evolution. Princeton, New Jersey, 1998, Princeton University Press.
- Galef, B. G. and K. N. Laland (2005). "Social Learning in Animals: Empirical Studies and Theoretical Models." BioScience **55**(6): 489-499.
- Gazda, S. K., R. C. Connor, et al., (2005). "A division of labour with role specialization in group-hunting bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Cedar Key, Florida." Proc. R. Soc. Lond. B **272**: 135-140.
- Gilby, I. C., L. E. Eberly, et al., (2008). "Economic profitability of social predation among wild chimpanzees: individual variation promotes cooperation." Animal Behaviour **75**: 351-360.
- Gosling, S. D. (2001). "From mice to men: What can we learn about personality from animal research?" Psychological Bull. **127**: 45-86.
- Heinsohn, R. and C. Packer (1995). "Complex cooperative strategies in group-territorial African lions." Science **269**(5228): 1260-1262.
- Hinde, R. A. (1976). "Interactions, relationships and social structure." Man **11**(1): 1-17.
- Hurford, J. R. (2007). Language in the Light of Evolution I. The Origins of Meaning. Oxford, Oxford University Press.
- Hurford, J. R. (2012). Language in the Light of Evolution II. The Origins of Grammar. Oxford, Oxford University Press.
- Huszár, D. B.; Zoltan B. et al., (2009). "The coevolution of cooperation and sociability" ESEB Torino 2009. 12th Congress of the European Society for Evolutionary Biology http://www.eseb2009.it/cd/pdf/6-26_P.pdf
- Kentner, A. C., A. Abizaid, et al., (2010). "Modeling Dad: Animal models of paternal behavior." Neuroscience and Biobehavioral Reviews **34**: 438-451.
- Koenig, W. D. and J. L. Dickinson, Eds. (2004). Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds. Cambridge, Cambridge University Press.
- Korb, J. and J. Heinze, Eds. (2008). Ecology of Social Evolution. Berlin, 2008, Springer Verlag.
- Kosfeld, M., M. Heinrichs, et al., (2005). "Oxytocin increases trust in humans." Nature **435** (2 June 2005): 673-676.

- Ladevèze, S., C. Muizon de, et al., (2011). "Earliest evidence of mammalian social behaviour in the basal Tertiary of Bolivia." Nature **474** (2 June 2011): 83-86.
- Lancaster, J. B. (1978). "Carrying and Sharing in human evolution." Human Nature Magazine **1**(2): 82-89.
- Lickliter, R. (2009). "The Fallacy of Partitioning: Epigenetics' Validation of the Organism-Environment System." Ecol. Psychology **21**(2): 138–146.
- Maynard Smith, J. (1965). "The Evolution of Alarm Calls." The American Naturalist **XCIX**(904): 59-63.
- Maynard Smith, J. and E. Szathmáry (1995b). The Major Evolutionary Transitions. Oxford, reprinted 2001, Oxford University Press.
- McGuire, M. T., M. J. Raleigh, et al., (1994). "Personality Features in Vervet Monkeys: The Effects of Sex, Age, Social Status, and Group Composition." Amer. J. of Primatology **33**: 1-13.
- Stander, P. E. (1992). "Cooperative hunting in lions: the role of the individual." Behavioral Ecology and Sociobiology **29**: 445-454.
- Roca, C. P. and D. Helbing (2011). "Emergence of social cohesion in a model society of greedy, mobile individuals." PNAS: www.pnas.org/cqi/doi/10.1073/pnas.1101044108.
- Varricchio, D. J., P. C. Sereno, et al., (2008). "Mud-trapped herd captures evidence of distinctive dinosaur sociality." Acta Palaeontol. Pol. **53**(4): 567-578.
- Varricchio, D. J. (2011). "A distinct dinosaur life history?" Historical Biology **23**(1): 91-107.
- Weinstein, T. A. R. and J. P. Capitanio (2008). "Individual differences in infant temperament predict social relationships of yearling rhesus monkeys, *Macaca mulatta*." Animal Behaviour **76**: 455-465.
- West, S. A., A. S. Griffin, et al., (2006). "Social evolution theory for microorganisms." Nature Reviews **4**(August 2006): 597-607.
- Whitehead, H. (2008). Analyzing animal societies: quantitative methods for vertebrate social analysis. Chicago, The University of Chicago Press.
- Woodroffe, R. and A. Vincent (1994). "Mother's little helpers: patterns of male care in mammals." TRENDS in Ecol & Evol **9**(8): 294-297.

Referències del Capítol 4.4

- Alcock, J. (2009). Animal Behavior: An Evolutionary Approach. Ninth Edition. Sunderland, MA., Sinauer Associates. Inc. Publishers.
- Alexander, R.D. (1977) Natural selection and the analysis of human sociality. In Changing scenes in the natural sciences, Ed. By C. E. Goulden. Philadelphia Academy of Natural Sciences. Special Publication 12. Philadelphia, PA., pp. 283-337.
- Arsuaga, J. L., C. Lorenzo, et al., (2000). "Sociobiología de Homínidos." Mundo Científico **214**(Julio/agosto 2000): 10-16.
- Bowles, S. and H. Gintis (2011). A Cooperative Species: Human Reciprocity and Its Evolution. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Burkart, J. M., S. B. Hrdy, et al., (2009). "Cooperative breeding and human cognitive evolution." Evolutionary Anthropology **18**(5): 175–186.
- Campbell, C., A. Fuentes, et al., (2010). Primates in Perspective. 2nd edition. Oxford University Press, 2010.
- Carter, C. S., L. Ahnert, et al., Eds. (2005). Attachment and Bonding. A New Synthesis. Cambridge, MA, The MIT Press. In cooperation with Dahlem University Press.
- Chapais, B. (2011) "The Deep Social Structure of Humankind." Science (11 March 2011), 331: 1276-1277.
- Clutton-Brock, T. H. (1989). "Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals." Nature **337**: 70-72.
- Clutton-Brock, T. H. and D. Lukas (2011). "The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals." Mol. Ecol. (doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05232.x).
- Di Fiore, A. and D. Rendall (1994). "Evolution of social organization: a reappraisal for primates by using phylogenetic methods:." PNAS **91**: 9941–9945.
- Dunbar, R. I. M. and S. Shultz (2007a). "Understanding primate brain evolution." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **362**: 649–658.
- Eisenberg, J. F. (1981). The Mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptations, and Behavior. Chicago, The Chicago University Press.

- Enstam, K. L. (2007) "Effects of Habitat Structure on Perceived Risk of Predation and Anti-Predator Behavior of Vervet (*Cercopithecus aethiops*) and Patas (*Erythrocebus patas*) Monkeys". In Primate Anti-Predator Strategies. Ed. by S.L. Gursky and K. A. I. Nekaris. New York, Springer Science+Business Media, LLC, pp.308-338.
- Fam, S. D. and V. Nijman (2011). "Spizaetus hawk-eagles as predators of arboreal colobines." Primates **52**: 105-110.
- Fehr, E. and U. Fischbacher (2003). "The nature of human altruism." Nature **425**(23 October 2003): 785-791.
- Fleagle, J. G., C. H. Janson, et al., Eds. (1999). Primate Communities. Cambridge, 2004, Cambridge University Press.
- Foley, R. and C. Gamble (2009). "The ecology of social transitions in human evolution." Proc. R. Soc. Lond. B **364**(1533): 3267-3279.
- Goodall, J. (1986). The Chimpanzees of Gombe. Patterns of Behavior. Cambridge, MA, The Belknap Press of Harvard University Press.
- Greenwood, P. J. (1980). "Mating Systems, Philopatry and Dispersal in Birds and Mammals." Animal Behaviour **28**: 1140-1162.
- Gursky, S. L. and K. A. I. Nekaris, Eds. (2007). Primate Anti-Predator Strategies. New York, Springer Science+Business Media, LLC.
- Hardus, M. E., A. R. Lameira, et al. (2012). "Behavioral, Ecological, and Evolutionary Aspects of Meat-Eating by Sumatran Orangutans (*Pongo abelii*)." Int. J. Primatol. **33**: 287-304.
- Harris, T. R., C. A. Chapman, et al., (2010). "Small folivorous primate groups exhibit behavioral and physiological effects of food scarcity." Behavioral Ecology **21**(1): 46-56.
- Hill, K., R. S. Walker, et al. (2011). "Co-Residence Patterns in Hunter-Gatherer Societies Show Unique Human Social Structure." Science **331**(11 March 2011): 1286-1289.
- Immerman, R. S. (2003). "Perspectives on human attachment (pair bonding): Eve's unique legacy of a canine analogue." Evolutionary Psychology **1**: 138-154.
- Janson, C. H. (1990). "Social correlates of individual spatial choice in foraging groups of brown capuchin monkeys, *Cebus apella*." Animal Behaviour **40**: 910-921.

- Janson, C. H. and M. L. Goldsmith (1995). "Predicting group size in primates: foraging costs and predation risks." Behavioral Ecology **6**: 326-336.
- Jolly, A., S. Caless, et al., (2000). "Infant Killing, Wounding and Predation in *Eulemur* and *Lemur*." Int. J. Primatol. **21**(1): 21-40.
- Kappeler, P. M. and C. P. Schaik van (2002). "Evolution of Primate Social Systems." Int. J. Primatol. **23**(4): 707-740.
- Kappeler, P. M. and J. Silk, Eds. (2010). Mind the Gap: Tracing the Origins of Human Universals. Heidelberg, 2010, Springer-Verlag.
- Lehmann, J. and C. Boesch (2004). "To fission or to fusion: effects of community size on wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) social organisation." Behavioral Ecology and Sociobiology **56**: 207-216.
- Lehmann, J., A. H. Korstjens, et al., (2007). "Group size, grooming and social cohesion in primates." Animal Behaviour **74**(6): 1617-1629.
- Lovejoy, C. O. (1981). "The Origin of Man." Science **211**: 341-50.
- Lovejoy, C. O. (2009). "Reexamining Human Origins in Light of *Ardipithecus ramidus*." Science **326**(2 October 2009): 74e1-74e8
- Mosser, A. and C. Packer (2009). "Group territoriality and the benefits of sociality in the African lion, *Panthera leo*." Animal Behaviour **78**: 359-370.
- Muhlberger, A. H. (2011). The Evolution of Monogamy in Primates: A Phylogenetic Approach. M.A. Thesis, Kent State University, 2011.
- Müller, A. E. and U. Thalmann (2000). "Origin and evolution of primate social organisation: a reconstruction." Biol. Rev. **75**: 405-435.
- Müller, A. E. and C. Soligo (2005). "Primate Sociality in Evolutionary Context." Amer. J. of Physical Anthropol. **128**: 399-414.
- Müller, A. E., Soligo, C., and Thalmann, U. (2007) New Views on the Origin of Primate Social Organization 667. In Primate Origins. Adaptations and Evolution, M.J. Ravosa and M. Dagosto, Eds. New York, Springer Science+Business Media, LLC.
- Newton-Fisher, N. E., M. E. Thompson, et al., (2010). "Paternity and Social Rank in Wild Chimpanzees (*Pan troglodytes*) from the Budongo Forest, Uganda." Amer. J. of Physical Anthropol. **142**: 417-428.
- Nishida, T. & Hiraiwa-Hasegawa, M. (1987) "Chimpanzees and Bonobos: Cooperative Relationships among Males". In Primate Societies. Ed. by

- B.B. Smuts et al., Chicago. The University of Chicago Press, pp. 165-179.
- Nunn, C. L. and S. Altizer (2006). Infectious Diseases in Primates. Behavior, Ecology and Evolution. Oxford, Oxford University Press.
- Packer, C. (1986). The Ecology of Sociality in Felids. In Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals. Ed. by D.I. Rubenstein and R.W. Wrangham. Princeton, N.J., Princeton University Press: 429-451.
- Packer, C., D. Scheel, et al., (1990). "Why lions form groups: food is not enough." The American Naturalist **136**(1): 1-19.
- Parr, N. A., A. D. Melin, et al., (2011). "Figs Are More Than Fallback Foods: The Relationship between *Ficus* and *Cebus* in a Tropical Dry Forest." Int. J. of Zoology **Article ID 967274** doi:10.1155/2011/967274
- Poirier, F. E. and E. O. Smith (1974b). "The Crab-Eating Macaques (*Macaca fascicularis*) of Angaur Island, Palau, Micronesia." Folia Primatol. **22**: 258-306.
- Pruetz, J. D. and P. Bertolani (2007). "Savanna Chimpanzees, Pan troglodytes verus, Hunt with Tools." Curr. Biol. **17**: 412-417.
- Randic, S., R. C. Connor, et al. (2012). "A novel mammalian social structure in Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*): complex male alliances in an open social network." Proc. R. Soc. Lond. B. doi:10.1098/rspb.2012.0264
- Rodseth, L., R. W. Wrangham, et al., (1991). "The Human Community as a Primate Society." Curr. Anthropol. **32**: 221-254.
- Ruckstuhl, K. E. and P. Neuhaus, Eds. (2005). Sexual Segregation in Vertebrates. Ecology of the Two Sexes. Cambridge, Cambridge University Press.
- Saucier, L. (2008). Behavioral Disparities Between Two Troops of Lemur Catta That Occupy Different Habitats, SIT Study Abroad. Duke University, Department of Biology, Fall 2008. Program Name Madagascar: Ecology and Conservation.
- Shultz, S. and R. Noë (2002). "The consequences of crowned eagle central-place foraging on predation risk in monkeys." Proc. R. Soc. Lond. B **269**: 1797-1802.
- Shultz, S., C. Opie, et al., (2011). "Stepwise evolution of stable sociality in primates." Nature **479**: 219-222.

- Snaith, T. V. and C. A. Chapman (2007). "Primate Group Size and Interpreting Socioecological Models: Do Folivores Really Play by Different Rules?" Evolutionary Anthropology **16**: 94-106.
- Solomon, E. P., L. R. Berg, et al., (2008). Biology. Eight Edition. Belmont, CA, Thomson Books/Cole.
- Sueur, C., J.-L. Deneubourg, et al., (2011). "Group size, grooming and fission in primates: A modeling approach based on group structure." J. Theor. Biol. **273**: 156-166.
- Surbeck, M. and G. Hohmann (2008). "Primate hunting by bonobos at LuiKotale, Salonga National Park." Curr. Biol. **18**(19): R906-R907.
- Swedell, L., J. Saunders, et al., (2011). "Female "Dispersal" in Hamadryas Baboons: Transfer Among Social Units in a Multilevel Society." Amer. J. of Physical Anthropol. **145**: 360-370.
- Székely, T., A. J. Moore, et al., Eds. (2010). Social Behaviour: Genes, Ecology and Behaviour, Cambridge Univ Press.
- Tomasello, M. (1999). The Cultural Origins of Human Cognition. Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Xiuhui, W., C. Yan, et al., (1997). "Mammalian Sociality." J. of Forestry Research **8**(3): 182-185.
- Van Schaik, C. P. and C. H. Janson, Eds. (2000). Infanticide by males and its implications. Cambridge, Cambridge University Press.
- Wang, Q., Ed. (2011). Bones, Genetics, and Behavior of Rhesus Macaques. *Macaca mulatta* of Cayo Santiago and Beyond. New York, Springer.
- Yorzinski, J.L. (2010) Predator Recognition in the Absence of Selection. In Indonesian Primates, pp.181-197. Ed. By S. Gursky-Doyen and J. Supriatna. New York, Springer.
- Zuberbühler, K. and D. Jenny (2002). "Leopard predation and primate evolution." J. of Human Evol. **43**: 873-886.

Referències del Capítol 4.5

- Andersson, K. (2005). "Were there pack-hunting canids in the Tertiary, and how can we know?" Paleobiology **31**(1): 56-72.
- Antón, M., A. Turner, et al., (2006). "A complete skull of *Chasmaporthetes lunensis* (Carnivora, Hyaenidae) from the Spanish Pliocene site of La Puebla de Valverde (Teruel) " Estudios Geol. **62**(1): 375-388.
- Bekoff, M., T. J. Daniels, et al., (1984). "Life History Patterns and the Comparative Social Ecology of Carnivores." Annu. Rev. Ecol. Syst **15**: 191-232.
- Cerling, T. E., J. G. Wynn, et al., (2011). "Woody cover and hominin environments in the past 6 million years." Nature **476**: 51-56.
- Courchamp, F., G. S. A. Rasmussen, et al., (2002). "Small pack size imposes a trade-off between hunting and pup-guarding in the painted hunting dog *Lycaon pictus*." Behavioral Ecology **13**(1): 20-27.
- Creel, S. and N. M. Creel (2002). The African Wild Dog: Behavior, Ecology, and Conservation. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Dalerum, F. (2007). "Phylogenetic reconstruction of carnivore social organizations." J. of Zoology **273**: 90-97.
- Domínguez-Rodrigo, M. and B. Martínez-Navarro (2012). "Taphonomic analysis of the early Pleistocene (2.4 Ma) faunal assemblage from A.L. 894 (Hadar, Ethiopia)." J. of Human Evol. **62**(315-327).
- Eisenberg, J. F. (1981). The Mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptations, and Behavior. Chicago, The Chicago University Press.
- Ewer, R. F. (1973). The Carnivores. London, Weidenfeld and Nicolson.
- Fryxell, J. M., A. Mosser, et al., (2007). "Group formation stabilizes predator-prey dynamics." Nature **449**(25 October 2007): 1041-1043.
- Gittleman, J. L., Ed. (1989). Carnivore Behavior, Ecology and Evolution. Vol. I. New York, Cornell University Press.
- Gittleman, J. L., Ed. (1996). Carnivore Behavior, Ecology and Evolution. Vol II. New York, Cornell University Press.

- Goswami, A. and A. Friscia, Eds. (2010). Carnivoran Evolution. New Views on Phylogeny, Form, and Function. Cambridge, Cambridge University Press.
- Kruuk, H. (1972). The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behavior. Chicago, University of Chicago Press.
- Lindsay, S. R. (2000-5). Handbook of Applied Dog Behavior and Training. III Vols. Vol. One. Adaptation and Learning, (2000); Volume Two. Etiology and Assessment of Behavior Problems (2001); Volume Three. Procedures and Protocols (2005). Ames, Iowa (Vol 1.- 2000, Vol 2.- 2001, Vol 3.- 2005), Blackwell Publishing Professional.
- MacDonald, D. W. (1983). "The ecology of carnivore social behaviour." Nature(301): 379-384.
- MacDonald, D. W. and C. Sillero-Zubiri, Eds. (2004). The Biology and Conservation of Wild Canids. Oxford, Oxford University Press.
- MacNulty, D. R., D. W. Smith, et al., (2012). "Nonlinear effects of group size on the success of wolves hunting elk." Behavioral Ecology **23**(1): 75-82.
- Malcolm, J. R. and K. Marten (1982). "Natural Selection and the Communal Rearing of Pups in African Wild Dogs (*Lycaon pictus*)." Behavioral Ecology and Sociobiology **10**: 1-13.
- Miklósi, A. (2007). Dog Behaviour, Evolution, and Cognition. Oxford, Oxford University Press.
- Morell, V. (2009). "Going to the Dogs." Science **325**(28 August 2009): 1062-1065.
- Muro, C., R. Escobedo, et al., (2011). "Wolf-pack (*Canis lupus*) hunting strategies emerge from simple rules in computational simulations." Behavioural Processes **88**: 192-197.
- Packer, C. (1986). The Ecology of Sociality in Felids. Ecological Aspects of Social Evolution: Birds and Mammals. Ed. by D.I. Rubenstein and R.W. Wrangham. Princeton, N.J., Princeton University Press: 429-451.
- Packer, C. and L. Ruttan (1988). "The Evolution of Cooperative Hunting." The American Naturalist **132**(2): 159-198.
- Rasmussen, G. S. A., M. Gusset, et al., (2008). "Achilles' Heel of Sociality Revealed by Energetic Poverty Trap in Cursorial Hunters." The American Naturalist **172**(4): 508-518.

- Russell, A. F. (2004) Mammalian contrasts and comparisons. In Koenig, W. D. and J. L. Dickinson, Eds. (2004). Ecology and Evolution of Cooperative Breeding in Birds. Cambridge, Cambridge University Press.
- Topál, J., A. Miklósi, et al., (2009). "The Dog as a Model for Understanding Human Social Behavior." Adv. Study Behav. **39**: 71-116.
- Xiuhui, W., C. Yan, et al., (1997). "Mammalian Sociality." J. of Forestry Research **8**(3): 182-185.

Referències del Capítol 4.6

- Allman, J. M. (1999). Evolving brains. New York, Scientific American Library.
- Arce, J. (2000). "Vascones y romanos: las deformaciones de la historiografía antigua." Bitarte: Revista cuatrimestral de Humanidades **20**(Abril): 81-94.
- Bandura, A., Ed. (1995). Self-efficacy in Changing Societies. Cambridge. Reprinted 1999, Cambridge University Press.
- Benedict, R. (1934). Patterns of Culture. New York. Eighteen Printing, May, 1960, Mentor Book.
- Bisin, A. and T. Verdier (2010). The economics of cultural transmission and socialization. In Handbook of Social Economics. 2 vols. Ed. by J. Benhabib, A. Bisin, and M. Jackson. Amsterdam. Elsevier Science.
- Blake, S. and S. Izumi-Taylor, Eds. (2010). Technology for Early Childhood Education and Socialization: Developmental Applications and Methodologies. Hershey. New York, Information Science reference.
- Burgess, E. W. (1916). The Function of Socialization in Social Evolution. Chicago, The Chicago University Press.
- Cohen, A. and J. B. Rutter, Eds. (2007). Constructions of Childhood in Ancient Greece and Italy. Princeton, The American School of Classical Studies at Athens. Hesperia Supplement 41.
- Corsaro, W.A. and L. Fingerson, L. (2006) Development and socialization in childhood. In Handbook of Social Psychology. Ed. By J. Delamater. New York, Springer, 125-155
- Danchin, E., L.-A. Giraldeau, et al., (2004). "Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution." Science **305**: 487-491.
- Darity, W. A., Ed. (2008). International Encyclopedia of the Social Sciences, 2nd edition. 9 vols. Farmington Hills, MI, The Gale Group.
- Deputte, B. L. and R. Quris (1996). "Socialization processes in primates: Use of multivariate analyses. I: Application to social development of captive mangabeys." Behavioural Processes **36**: 135-149.
- Deputte, B. L. and R. Quris (1997). "Socialization processes in primates: Use of multivariate analyses. II: Influence of sex on social development of captive rhesus monkeys." Behavioural Processes **36**: 135-149.
- Deputte, B. L. (2000). "Primate Socialization Revisited: Theoretical and Practical Issues in Social Ontogeny." Adv. Study Behav. **29**: 99-157.

- Dutton, W. H. and P. W. Jeffreys, Eds. (2010). World Wide Research: Reshaping the Sciences and Humanities. Cambridge, The MIT Press.
- Francis, R. C. (2011). Epigenetics: The Ultimate Mystery of Inheritance. New York, W.W. Norton & Company, Inc.
- Gecas, V. (1982). "The Self-Concept." Annu. Rev. Sociol. **8**: 1-33.
- Geertz, C. (1973). The Interpretation of Cultures. New York, 2000, Basic Books.
- Gintis, H. (2009). The Bounds of Reason: Game Theory and the Unification of the Behavioral Sciences. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Goetz, H. W., J. Jarnut, et al., Eds. (2003). Regna and Gentes. The Relationship between Late Antique and Early Medieval Peoples and Kingdoms in the Transformation of the Roman World. Leiden and Boston, Brill.
- Grusec, J. E. and P. D. Hastings, Eds. (2007). Handbook of Socialization. Theory and Research. New York & London, The Guilford Press.
- Grusec, J. E. and M. Davidov (2010). "Integrating different perspectives on socialization theory and research: A domain-specific approach." Child Development **81**(3): 687-709.
- Hoppitt, W. J. E., A. Kandler, et al., (2010). "The effect of task structure on diffusion dynamics: Implications for diffusion curve and network-based analyses." Learning & Behavior **38**(3): 243-251.
- Huizinga, J. (1944). Homo Ludens. A Study of the Play-Element in Culture. London, 1980, Routledge & Kegan Paul.
- Hunter, M. G., Ed. (2010). Strategic Information Systems: Concepts, Methodologies, Tools, and Applications. Hershey, PA, Information Science Reference.
- Keynes, J. M. (1936). The General Theory of Employment, Interest and Money, Project Gutenberg of Australia eBooks. 2003.
- Macdonis, J. J. (2008). Sociology. Twelfth Edition. London, Pearson Education International.
- Malinowski, B. (1927). Sex and Repression in Savage Society. London and New York, Taylor & Francis e-Library, 2003.

- Mead, G. H. (1934). Mind, Self, and Society. From the Standpoint of a Social Behaviorist. Chicago. Eighteenth Impression 1972, The Chicago University Press.
- Nonaka, I. and T. Nishiguchi, Eds. (2001). Knowledge Emergence: Social, Technical, and Evolutionary Dimensions of Knowledge Creation. Oxford, Oxford University Press.
- Nunn, C. L. (2011). The Comparative Approach in Evolutionary Anthropology and Biology. Chicago, The Chicago University Press.
- Piaget, J. (1926). The Language and Thought of the Child. Third Edition Jean Piaget. Translated by Marjorie and Ruth Gabain. London & New York, Taylor & Francis e-Library, 2005.
- Pohl, W. (2005). "Aux origines d'une Europe ethnique. Transformations d'identités entre Antiquité et Moyen Âge." Annales HSS **60**(1): 183-208.
- Poirier, F. E. and E. O. Smith (1974a). "Socializing Functions of Primate Play." Am. Zool. **14**(1): 275-287.
- Pryce, C. R. (1996). "Socialization, hormones, and the regulation of maternal behavior in nonhuman primates." Adv. Study Behav. **25**: 423-473.
- Reader, S. M. (2004). "Distinguishing social and asocial learning using diffusion dynamics." Learning & Behavior **32**(1): 90-104.
- Schlesier, K. H. (1985). The Wolves of Heaven. Cheyenne Shamanism, Ceremonies, and Prehistoric Origins. Norman, 1987, University of Oklahoma Press.
- Schwartz, T., Ed. (1976). Socialization as Cultural Communication. Development of a Theme in the Work of Margaret Mead. Berkeley, University of California Press.
- Smith, K. G. and M. A. Hitt, Eds. (2005). Great Minds in Management. The Process of Theory Development. Oxford, Oxford University Press.
- Smith, M. C. and N. DeFrates-Densch, Eds. (2009). Handbook of Research on Adult Learning and Development. New York, Routledge, Taylor & Francis.
- St. Martin, J. (2007). "Socialization": The Politics and History of a Psychological Concept, 1900-1970. Middletown, CT. May 2007, Thesis MA. Wesleyan University.
- Tapscott, D. (2009). Grown up Digital. How the Net Generation is Changing your World. New York, MacGraw Hill.

Tennie, C., J. Call, et al., (2009). "Ratcheting up the ratchet: on the evolution of cumulative culture." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **364**: 2405–2415.

Turkle, S. (1984). The Second Self: Computers and the Human Spirit. Twentieth Anniversary Edition. Cambridge, MA. 2005, The MIT Press.

Walker, D. W., M. P. Atkinson, et al., (2011). "Selected papers from the 2010 e-Science All Hands Meeting." Phil. Trans. R. Soc. Lond. A **369**: 3251-3253.

Wheeler, S. 1966 "The Structure of Formally Organized Socialization Settings." In O. G. Brim, Jr., and S. Wheeler, eds., *Socialization after Childhood: Two Essays*. New York: Wiley.

Referències del Capítol 5

- Andrews, P. J. and M. Bamford (2008). "Past and present vegetation ecology of Laetoli, Tanzania." J. of Human Evol. **54**: 78-98.
- Agustí, J. (2009). Late Pliocene-Early Pleistocene Evolution of the Western Eurasian Rodent Communities. SEQS Annual Meeting "The Quaternary southern Spain: a bridge between Africa and the Alpine domain". Abstracts book. Orce, pp. 50–51.
- Arcadi, A. C. (2006). "Species resilience in Pleistocene hominids that traveled far and ate widely: An analogy to the wolf-like canids." J. of Human Evol. **51**: 383-394.
- Aronson, J. L., M. Hailemichael, et al. (2008). "Hominid environments at Hadar from paleosol studies in a framework of Ethiopian climate change." J. of Human Evol. **55**: 532-550.
- Bamford, M. K., F. H. Neumann, et al. (2010). "Botanical remains from a coprolite from the Pleistocene hominin site of Malapa, Sterkfontein Valley, South Africa." Palaeontologia Africana **45**: 23-28.
- Bates, P., M. Chiba, et al. (2009). Learning and Knowing in Indigenous Societies Today. Paris, 2009, UNESCO.
- Beaulieu, D.A. & Blunt Bugental, D (2007) An Evolutionary Approach to Socialization. In Handbook of Socialization. Theory and Research. Grusec, J. E. and P. D. Hastings, Eds. (2007). New York & London, The Guilford Press 71-95.
- Bentley-Condit, V. K. and E. O. Smith (2010). "Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog." Behaviour **147**(2): 185-221.
- Berger, L. R. and P. V. Tobias (1996). "A chimpanzee-like tibia from Sterkfontein, South Africa and its implications for the interpretation of bipedalism in *Australopithecus africanus*." J. of Human Evol. **30**: 343-348.
- Björklund, D. F., J. L. Yunger, et al. (2002). "The generalization of deferred imitation in enculturated chimpanzees (*Pan troglodytes*)." Animal Cognition **5**: 49-58.
- Blondel, C., G. Merceron, et al. (2010). "Dental mesowear analysis of the late Miocene Bovidae from Toros-Menalla (Chad) and early hominid habitats in Central Africa." Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **292**(1-2): 184-191.

- Bobe, R. (2006). "The evolution of arid ecosystems in eastern Africa." J. of Arid Environments **66**: 564-584.
- Boesch, C., Boesch, H. 1984. Mental Map in Wild Chimpanzees: An Analysis of Hammer Transports for Nut Cracking. Primates **25** (2), 160-170.
- Boesch, C. and H. Boesch-Achermann, Eds. (2000). The Chimpanzees of the Taï Forest: Behavioural Ecology and Evolution. Oxford, Oxford University Press. (DISTANCES 300M, p.203, 230)
- Boesch, C., G. Hohmann, et al., Eds. (2002). Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bonmatí, A., A. Gómez-Olivencia, et al. (2010). "Middle Pleistocene lower back and pelvis from an aged human individual from the Sima de los Huesos site, Spain." PNAS **107**(43): 18386-18391.
- Bonnefille, R. and G. Riollet (1987). Palynological spectra from the Upper Laetolil Beds. In Laetoli. A Pliocene Site in Northern Tanzania. Ed. by M.D. Leakey and J.M. Harris. Oxford, Clarendon Press: 52-61.
- Bonnefille, R. (1995). A Reassessment of the Plio-Pleistocene Pollen Record of East Africa. In Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins. Ed. by E. Vrba, G.H. Denton et al. New Haven and London, Yale University Press: 299-310.
- Brantingham, P. J. (1998b). "Hominid–Carnivore Coevolution and Invasion of the Predatory Guild." J. of Anthropol. Archaeol. **17**: 327–353.
- Braun, D.R., Plummer, T., Ditchfield, P., Ferraro, J.V., Maina, D., Bishop, L.C., and Potts, R., 2008, Oldowan behavior and raw material transport: perspectives from the Kanjera Formation. Journal of Archaeological Science **35**:2329–2345.
- Bril, B., J. Smaers, et al. (2012). "Functional mastery of percussive technology in nut-cracking and stone-flaking actions: experimental comparison and implications for the evolution of the human brain." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **367**: 59-74.
- Brosnan, S. F., N. E. Newton-Fisher, et al. (2009). "A melding of the minds: When primatology meets social psychology." Personality and Social Psychology Review **13**(2): 129-147.
- Brugal, J.-P., Roche, H., and Kibunjia, M., 2003, Faunes et Paleoenvironnements des Principaux Sites Archeologiques Plio-Pleistocenes des la Formation de Nachukui (Ouest- Turkana, Kenya). Comptes Rendus Palevol **2**:675–684.

- Cadman, A. and R. J. Rayner (1989). "Climatic change and the appearance of *Australopithecus africanus* in the Makapansgat sediments." J. of Human Evol. **18**: 107-113.
- Caldwell, C. A., K. Schillinger, et al. (2012). "End State Copying by Humans (*Homo sapiens*): Implications for a Comparative Perspective on Cumulative Culture." J. Comp. Psych. (Advance online publication. doi: 10.1037/a0026828 (2012, April 2)): 1-9.
- Carbonell, E., R. Sala, Xosé Pedro Rodríguez, Marina Mosquera, Andreu Ollé, Josep Maria Vergès, Bienvenido Martínez-Navarro and José María Bermúdez de Castro (2010) "Early hominid dispersals: A technological hypothesis for "out of Africa"." Quaternary International 223-224: 39-44.
- Carter, B. D. (2006). Paleoecological Reconstructions of the South African Plio-Pleistocene Based on Low- Magnification Dental Microwear of Fossil Primates. Anthorpology Theses. Master of Arts (MA). Department of Anthropology. Georgia State University.
- Carvalho, S., E. Cunha, et al. (2008). "Chaînes opératoires and resource-exploitation strategies in chimpanzee (*Pan troglodytes*) nut cracking." J. of Human Evol. **55**: 148-163.
- Chapais, B. (2008). Primeval Kinship. How Pair-Bonding Gave Birth to Human Society. Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Chapman, C. A. and J. M. Rothman (2009). "Within-species differences in primate social structure: evolution of plasticity and phylogenetic constraints." Primates **50**: 12-22.
- Clarke, R. J. and P. V. Tobias (1995). "Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid." Science **269**(28 July 1995): 521-524.
- Clutton-Brock, T. H., S. West, et al. (2009). "Introduction. The Evolution of Society." Proc. R. Soc. Lond. B **2009 364**: 3127-3133.
- Copeland, S. R., M. Sponheimer, et al. (2011). "Strontium isotope evidence for landscape use by early hominins." Nature **474**(2 June 2011): 76-78.
- Crook, R. and J. Basil (2008). "A biphasic memory curve in the chambered nautilus, *Nautilus pompilius* L. (*Cephalopoda: Nautiloidea*)." The Journal of Experimental Biology **211**: 1992-1998.
- Darwin, C. (1871). The Descent of Man, and Selection in relation to Sex. Princeton, NJ, 1981, Princeton University Press. With an Introduction by John Tyler Bonner and Robert M. May.

- de Heinzelin, J., Clark, J.D., White, T., Hart, W., Renne, P., WoldeGabriel, G., Beyene, Y., and Vrba, E., 1999, Environment and Behavior of 2.5-Million-Year-Old Bouri Hominids. *Science* 284:625–629.
- de la Torre, I., 2004, Omo Revisited: Evaluating the Technological Skills of Pliocene Hominids. *Current Anthropology* 45:439–465.
- deRuiter, D. J., R. Pickering, et al. (2009). "New *Australopithecus robustus* fossils and associated U-Pb dates from Cooper's Cave (Gauteng, South Africa)." *J. of Human Evol.* **56**: 497-513.
- Dean, L. G., R. L. Kendal, et al. (2012). "Identification of the Social and Cognitive Processes Underlying Human Cumulative Culture." *Science* **335**(2 March 2012): 1114-1118.
- DeGusta, D. (2003). "Aubesier 11 is not evidence of Neanderthal conspecific care." *J. of Human Evol.* **45**: 831-834.
- Delagnes, A. and H. Roche (2005). "Late Pliocene hominid knapping skills: The case of Lokalalei 2C, West Turkana, Kenya." *J. of Human Evol.* 48: 435-472.
- Domínguez-Rodrigo, M., T. R. Pickering, et al. (2005). "Cutmarked bones from Pliocene archaeological sites at Gona, Afar, Ethiopia: implications for the function of the world's oldest stone tools." *J. of Human Evol.* **48**(49): 109-121.
- Domínguez-Rodrigo, M. (2009) Are all Oldowan Sites Palimpsests? If so, What Can They Tell us About Hominin Carnivory?. In *Interdisciplinary Approaches to the Oldowan*. Ed. by E. Hovers and D. R. Braun. Dordrecht, The Netherlands, Springer, pp.129-147.
- Domínguez-Rodrigo, M., T. R. Pickering, and H. T. Bunn (2010). "Configurational approach to identifying the earliest hominin butchers." *PNAS* 107(49): 20929–20934.
- Dunbar, R. I. M. and S. Shultz (2007). "Evolution in the Social Brain." *Science* **317**(7 September 2007).
- Duval, M., Falgueres, C., Bahain, J.J., Grün, R., Shao, Q., Aubert, M., Hellstrom, J., Dolo, J.M., Agusti, J., Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., Toro-Moyano, I., 2011. The challenge of dating Early Pleistocene fossil teeth by the combined uranium series-electron spin resonance method: the Venta Micena palaeontological site (Orce, Spain). *Journal of Quaternary Science* 26, pp. 603–615.
- Fox, E. A., C. P. Schaik van, et al. (2004). "Intra-and Interpopulational Differences in Orangutan (*Pongo pygmaeus*) Activity and Diet: Implications for the Invention of Tool Use." *Amer. J. of Physical Anthropol.* **125**: 162-174.

- Geribas, N., M. Mosquera, and J. M. Vergès (2010). "What novice knappers have to learn to become expert stone toolmakers." *J. of Archaeol. Sc.* 37(11): 2857-2870.
- Gintis, H. (2009). *The Bounds of Reason: Game Theory and the Unification of the Behavioral Sciences*. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Goldman-Neuman, T., Hovers, E. 2009. Methodological Considerations in the Study of Oldowan Raw Material Selectivity: Insights from A. L. 894 (Hadar, Ethiopia). In E.Hovers and D. R. Braun (Eds.), *Interdisciplinary Approaches to the Oldowan*, pp.71-84.
- Goren Inbar, N., G. Sharon, et al. (2002). "Nuts, nut cracking, and pitted stones at Gesher Benot Ya'aqov, Israel." *PNAS* 99(4): 2455-2460.
- Gracia, A., J. L. Arsuaga, et al. (2009). "Craniosynostosis in the Middle Pleistocene human Cranium 14 from the Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain." *PNAS* 106(16): 6573-6578.
- Grine, F. E., J. G. Fleagle, et al. (2009). The First Humans - Origin and Early Evolution of the Genus Homo. Contributions from the Third Stony Brook Human Evolution Symposium and Workshop October 3 - October 7, 2006. New York, Springer.
- Hall, R. (1977). "Paleobiology and Systematics of Canids and Hominids." *J. of Human Evol.* 6: 519-531.
- Hamilton, W. D. (1964). "The genetical evolution of Social Behaviour I-II." *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.
- Harding, R. S. O. and G. Teleki Eds. (1981). Introduction. Omnivorous Primates. New York, Columbia University Press.
- Hare, B. and M. Tomasello (2005). "Human-like social skills in dogs?" *TRENDS in Cog Sc* 9(9): 439-444.
- Hare, B. (2007). "From Nonhuman to Human Mind What Changed and Why?" *Curr. Dir. in Psychol Sc* 16(2): 60-4.
- Hare, B. (2011). "From Hominoid to Hominid Mind:What Changed and Why?" *Annu. Rev. Anthropol.* 40: 293-309.
- Harris, J.W.K., 1983, Cultural Beginnings: Plio-Pleistocene Archaeological Occurrences from the Afar, Ethiopia. *African Archaeological Review* 1:3-31.

- Harris, J.W.K. and Capaldo, S., 1993, The Earliest Stone Tools: Their Implications for an Understanding of the Activities and Behaviour of Late Pliocene Hominids. In *The Use of Tools by Non-Human Primates*, edited by A. Berthelet and J. Chavaillon, pp. 196–224. Clarendon Press, Oxford.
- Heinze, J. and B. Walter (2010). "Moribund Ants Leave Their Nests to Die in Social Isolation." Curr. Biol. **20**: 249–252.
- Hernandez-Aguilar, R. A. (2009). "Chimpanzee nest distribution and site reuse in a dry habitat: implications for early hominin ranging." J. of Human Evol. **57**: 350–364.
- Herrmann, E., J. Call, et al. (2007). "Humans Have Evolved Specialized Skills of Social Cognition: The Cultural Intelligence Hypothesis." Science **317**(7 september 2007): 1360-1366.
- Hill, K. (2010). "Experimental studies of animal social learning in the wild: Trying to untangle the mystery of human culture." Learning & Behavior **38**(3): 319-328.
- Horner, V. K. & Whiten, A. 2005 Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children. *Anim. Cogn.* **8**, 164-181.
- Hovers, E., 2003, Treading Carefully: Site Formation Processes and Pliocene Lithic Technology. In *Oldowan: Rather More than Smashing Stones*, edited by J. Martinez, R.Mora and I. de la Torre, pp. 145–164. *Treballs d'Arqueologia* 9.
- Hovers, E., Campisano, C., and Feibel, C., 2008, Patterns of Land Use by Late Pliocene Hominins in Hadar, Ethiopia. Paper Presented at the Paleanthropology Society Annual Meeting (Abstract), 25–26 March, Vancouver, B.C., Canada. *PaleoAnthropology* 2008:A14.
- Hovers, E., Schollmeyer, K., Goldman, T., Eck, G., Reed, K., Johanson, D., and Kimbel, W., 2002, Late Pliocene Archaeological Sites in Hadar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution* 42:A17.
- Howell, F.C., Haesaerts, P., and de Heinzelin, J., 1987, Depositional Environments, Archaeological Occurrences and Hominids from Members E and F of the Shungura Formation (Omo Basin, Ethiopia). *Journal of Human Evolution* 16:665–700.
- Howell, N. (2010). Life Histories of the Dobe !Kung. Food, Fatness, and Well-being Over the Life Span. Berkeley, University of California Press.

- Hublin, J. J. (2009). "The prehistory of compassion." PNAS **106**(16): 6429–6430.
- Immerman, R. S. (2003). "Perspectives on human attachment (pair bonding): Eve's unique legacy of a canine analogue." Evolutionary Psychology **1**: 138-154.
- Johanson, D. C., M. Taieb, et al. (1982). "Pliocene Hominids From the Hadar Formation, Ethiopia (1973-1977): Stratigraphic, Chronologic, and Paleoenvironmental Contexts, With Notes on Hominid Morphology and Systematics." Amer. J. of Physical Anthropol. **57**: 373-402.
- Jordan, P. (2010). Understanding the spread of innovations in prehistoric social networks: new insights into the origins and dispersal of early pottery in Northern Eurasia. Transference. Interdisciplinary Communications 2008/2009. E. b. W. Østreg. Oslo, Centre for Advanced Study, Oslo, January 2010.
- Kappeler, P. M. and C. P. Schaik van, Eds. (2006). Cooperation in Primates and Humans. Mechanisms and Evolution. Berlin, 2006, Springer Verlag.
- Kappeler, P.M.; J. B. Silk, J. M. Burkart, and C.I P. van Schaik (2010) Primate Behavior and Human Universals: Exploring the Gap. In Mind the Gap: Tracing the Origins of Human Universals. Ed. by P.M. Kappeler and J. Silk. Heidelberg, 2010, Springer-Verlag.
- Key, C. and L. Aiello (2000). "A prisoner's dilemma model of the evolution of paternal care." Folia Primatol. **71**: 77-92.
- Kibunjia, M., 1994, Pliocene Archaeological Occurrences in the Lake Turkana basin. Journal of Human Evolution **27**:159–171.
- Kimbel, W.H., Walter, R.C., Johanson, D.C., Reed, K.E., Aronson, J.L., Assefa, Z., Marean, C.W., Eck, G.G., Bobe, R., Hovers, E., Rak, Y., Vondra, C., Yemane, T., York, D., Chen, Y., Evensen, N.M., and Smith, P.E., 1996, Late Pliocene Homo and Oldowan Tools from the Hadar Formation (Kada Hadar Member), Ethiopia. Journal of Human Evolution **31**:549–561.
- King, G. E. (1975). "Socioterritorial units among carnivores and early hominids." J. of Anthropol. Res. **31**(1): 69-87.
- King, G. E. (1976). "Society and Territory in Human Evolution." J. of Human Evol. **5**: 323-332.
- King, G. E. (1980). "Alternative Uses of Primates and Carnivores in the Reconstruction of Early Hominid Behavior." Ethol. Sociobiol. **1**: 99-109.

- Kingston, J. D., B. F. Jacobs, et al. (2002). "Stratigraphy, age and environments of the late Miocene Mpesida Beds, Tugen Hills, Kenya." J. of Human Evol. **42**: 95-116.
- Kingston, J. D., B. D. Marino, et al. (1994). "Isotopic evidence for Neogene hominid paleoenvironments in the Kenya Rift Valley." Science **264**: 955-959.
- Kingston, J. D. and T. Harrison (2007). "Isotopic dietary reconstructions of Pliocene herbivores at Laetoli: Implications for early hominin paleoecology." Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **243**: 272-306.
- Kuba, M. J., R. A. Byrne, et al. (2010). "A new method for studying problem solving and tool use in stingrays (*Potamotrygon castexi*)." Animal Cognition **13**(3): 507-513.
- Kuhn, B. F., L. Werdelin, et al. (2011). "Carnivoran Remains from the Malapa Hominin Site, South Africa." Plos One **6**(11): e26940.
- Laland, K. N., J. Odling-Smee, et al. (2000). "Niche construction, biological evolution, and cultural change." Behavioral and Brain Sciences **23**: 131-175.
- Leakey, M. G., C. S. Feibel, et al. (1995). "New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya." Nature **376**(17 august 1995): 565-571.
- Leakey, M. G. and J. M. Harris, Eds. (2003). Lothagam: The Dawn of Humanity in Eastern Africa. New York, Columbia University Press.
- Lebel, S., E. Trinkaus, et al. (2001). "Comparative morphology and paleobiology of Middle Pleistocene human remains from the Bau de l'Aubesier, Vaucluse, France." PNAS **98**(20): 11097-11102.
- Leney, M. and R. A. Foley (1999). Competition Ecology: Pleistocene Hominids and the Carnivore Community. In Hominid Evolution. Lifestyles and Survival Strategies. Ed. by H. Ullrich. Gelsenkirchen / Schwelm, Ed. Archaea: 205-23.
- Le Fur, S., E. Fara, et al. (2009). "The mammal assemblage of the hominid site TM266 (Late Miocene, Chad Basin): ecological structure and paleoenvironmental implications." Naturwissenschaften **96**: 565-574.
- Levin, N.E., Quade, J., Simpson, S.W., Semaw, S., and Rogers, M., 2004, Isotopic Evidence for Plio-Pleistocene Environmental Change at Gona, Ethiopia. Earth and Planetary Science Letters 219:93-110.

- Levin, N. E., F. H. Brown, et al. (2011). "Paleosol carbonates from the Omo Group: Isotopic records of local and regional environmental change in East Africa." Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **307**: 75-89.
- Lewis, M. E. and L. Werdelin (2007). Patterns of change in the Plio-Pleistocene carnivorans of eastern Africa. Implications for hominin evolution. In Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence. Ed. by R. Bobe; Z. Alemseged et al. New York Springer: 77-105.
- Lordkipanidze, D. et al. (2005) The earliest toothless hominin skull. *Nature* **434**, 717-718.
- Lordkipanidze, D., A. Vekua, et al. (2006). "A fourth hominin skull from Dmanisi, Georgia." Anat Rec. **288A**: 1146–1157.
- Louchart, A., H. Wesselman, et al. (2009). "Taphonomic, Avian, and Small-Vertebrate Indicators of *Ardipithecus ramidus* Habitat." Science **326**(2 October 2009): 66e1-66e4.
- Lyons, D. E., D. H. Damrosch, et al. (2011). "The scope and limits of overimitation in the transmission of artefact culture." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **366**: 1158-1167.
- Marshall-Pescini, S. & Whiten, A. 2008a Social learning of nut-cracking behaviour in East African sanctuary-living chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *J. Comp. Psychol.*, **122**, 186-194.
- Marshall-Pescini, S. & Whiten, A. 2008b Chimpanzees (*Pan troglodytes*) and the question of cumulative culture: an experimental approach. *Anim. Cog*, **11**, 449-456.
- Martínez-Navarro, B. (1991). Revisión sistemática y estudio cuantitativo de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada). Ph. D. dissertation, Univ. Autónoma de Barcelona, 264 pp.
- Martínez-Navarro, B. (2004). Hippos, pigs, bovids, sabertoothed tigers, monkeys and hominids dispersals during late pliocene and early pleistocene times through the levantine corridor. In (N. Goren-Inbar & J. D. Speth, Eds.) *Proceedings of the Conference entitled "Human Paleoeology in the Levantine Corridor"*, Jerusalem July 2002. Oxbow Books, pp. 37-51.
- Martínez-Navarro, B. (2010). Early Pleistocene Faunas of Eurasia and Hominin Dispersals. In (J. G. Fleagle, J. J. Shea, F. E. Grine, A. L. Baden, R. E. Leakey, Eds.) "Out of Africa I. The First Hominin Colonization of Eurasia". Contributions from the Second Stony Brook Human Evolution

Symposium and Workshop, September 27–30, 2005. Springer, chap. 13, pp. 207-224.

- Martínez-Navarro, B., Rook, L. (2003). Gradual evolution in the African hunting dog lineage. Systematic implications. *Comptes Rendus Palevol*, 2, 695–702.
- Marwick, B., 2003. Pleistocene exchange networks as evidence for the evolution of language. *Cambridge Archaeological Journal* 13, 67–81.
- Maynard Smith, J. and G. R. Price (1973). "The Logic of Animal Conflict." Nature **246**: 15-18.
- McGrew, W. C. and L. F. Marchant (1997). "Using the tools at hand: manual laterality and elementary technology in *Cebus* spp. and *Pan* spp." Int. J. Primatol. **18**: 787-810.
- McGrew, W. C. 2004 *The cultured chimpanzee: reflections on cultural primatology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- McGrew, W. C. (2010). "Chimpanzee Technology." Science **328**(30 April 2010): 579-580.
- Mercader, J., M. Panger, et al. (2002). "Excavation of a Chimpanzee Stone Tool Site in the African Rainforest." Science **296**(24 may 2002): 1452-1455.
- Miklósi, A. (2007). Dog Behaviour, Evolution, and Cognition. Oxford, Oxford University Press.
- Montgomery, S. H., I. Capellini, et al. (2010). "Reconstructing the ups and downs of primate brain evolution: implications for adaptive hypotheses and *Homo floresiensis*." BMC Biology **8** (<http://www.biomedcentral.com/1741-7007/8/9>).
- Nielsen, M. and K. Tomaselli (2010). "Overimitation in Kalahari Bushman Children and the Origins of Human Cultural Cognition." Psychological Sc **21**(5): 729-736.
- Nishida, T., T. Matsusaka, et al. (2009). "Emergence, propagation or disappearance of novel behavioral patterns in the habituated chimpanzees of Mahale: a review." Primates **50**: 23–36.
- Ogawa, H., G. Idani, et al. (2007). "Sleeping Parties and Nest Distribution of Chimpanzees in the Savanna Woodland, Ugalla, Tanzania." Int. J. Primatol. **28**: 1397-1412.

- Palmqvist, P., Arribas, A., Martínez-Navarro, B. (1999). "Ecomorphological study of large canids from the lower Pleistocene of southeastern Spain." Lethaia **32**: 75-88.
- Palmqvist, P., Martínez Navarro, B., & Arribas, A. (1996). Prey selection by terrestrial carnivores in a Lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology*, *22*, 514–534.
- Palmqvist, P., Gröcke, D. R., Arribas, A., & Fariña, R. (2003). Paleoecological reconstruction of a lower Pleistocene large mammals community using biogeochemical (d13C, d15N, d18O, Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*, *29*, 205–229.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B., Pérez-Claros, J. A., Torregrosa, V., Figueirido, B., Jiménez-Arenas, J. M., Espigares, M. P., Ros-Montoya, S., De Renzi, M. (2011). The giant hyena *Pachycrocuta brevirostris*: Modelling the bone-cracking behavior of an extinct carnivore. *Quaternary International*. *243*, 1, 61-79.
- Passey, B. H., N. E. Levin, et al. (2010). "High-temperature environments of human evolution in East Africa based on bond ordering in paleosol carbonates." PNAS **107**(25): 11245-11249.
- Patterson, E. M. and J. Mann (2011). "The Ecological Conditions That Favor Tool Use and Innovation in Wild Bottlenose Dolphins (*Tursiops sp.*)." Plos One **6**(7): e22243.
- Pennisi, E. (2006). "Social Animals Prove Their Smarts." Science **312**(23 June 2006): 1734-1738.
- Pepperberg, I. M. and J. D. Gordon (2005). "Number Comprehension by a Grey Parrot (*Psittacus erithacus*), Including a Zero-Like Concept." J. Comp. Psych. **119**(2): 197-209.
- Pickford, M. and B. Senut (2001). "The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya." C.R. Acad. Sci. Paris Serie IIa(332): 145-152.
- Pickford, M., B. Senut, et al. (2004). "Early Pliocene Tragulidae and peafowls in the Rift Valley, Kenya: evidence for rainforest in East Africa." C.R. Acad. Sci. Paris **3**: 179-189.
- Plummer, T., 2004, Flaked Stones and Old Bones: Biological and Cultural Evolution at the Dawn of Technology. *American Journal of Physical Anthropology* *125*:118–164.

- Plummer, T., Bishop, L.C., Ditchfield, P., and Hicks, J., 1999, Research on Late Pliocene Oldowan Sites at Kanjera South, Kenya. *Journal of Human Evolution* 36:151–170.
- Potts, R. (1984). "Home Bases and Early Hominids. How old is the earliest campsite?" *American Scientist* **72**(4, july-august 1984): 338-47.
- Potts, R. (2007) Environmental hypotheses of Pliocene human evolution. In Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence. Ed. by R. Bobe, Z. Alemseged, et al. New York Springer, pp.25-
- Prat, S., Brugal, J.-P., Tiercelin, J.-J., Barrat, J.-A., Bohn, M., Delagnes, A., Harmand, S., Kimeu, K., Kibunjia, M., Texier, P.-J., and Roche, H., 2005, First Occurrence of Early Homo in the Nachukui Formation (West Turkana, Kenya) at 2.3–2.4 Myr. *Journal of Human Evolution* 49:230–240.
- Price, E. E., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J. & Whiten, A. 2009 A potent effect of observational learning on chimpanzee tool construction. *Proc. R. Soc. B* **276**, 3377- 3383.
- Quade, J., Levin, N., Semaw, S., Stout, D., Renne, P., Rogers, M., and Simpson, S., 2004, Paleoenvironments of the Earliest Stone Toolmakers, Gona, Ethiopia. *Geological Society of America Bulletin* 116:1529–1544.
- Quinn, R., Lepre, C., Wright, J., Feibel, C., Roche, H., and Harmand, S., 2008, Environmental Contexts of Early Homo: Pedogenic Carbonate Isotopic Evidence From the Nachukui Formation, West Turkana. Paper Presented at the Paleoanthropology Society Annual Meeting (Abstract), 25–26 March, Vancouver, B.C., Canada. *PaleoAnthropology* 2008:A25.
- Rayner, R. J., B. P. Moon, et al. (1993). "The Makapansgat australopithecine environment." *J. of Human Evol.* **24**: 219-231.
- Reader, S. M. and K. N. Laland (2001). "Primate Innovation: Sex, Age and Social Rank Differences." *Int. J. Primatol.* **22**(5): 787-805.
- Reed, K. E. (1997). "Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene." *J. of Human Evol.* **32**: 289-322.
- Roche, H., 1996, Remarques sur les Plus Anciennes Industries en Afrique et en Europe. In Proceedings of the XIII UISPP Congress, Colloquium VIII: Lithic Industries, Language and Social Behaviour in the First Human Forms, edited by D. Facchini, pp. 55–68. ABACO, Forli, Italy.
- Rogers, M. J., & S. Semaw (2009). From Nothing to Something: The Appearance and Context of the Earliest Archaeological Record. In

Sourcebook of Paleolithic Transitions. Ed. by Marta Camps and Parth Chauhan. New York. Springer, pp.155-171.

- Rook, L., (1994). The Plio-Pleistocene Old World *Canis* (*Xenocyon*) ex. gr. *falconeri*. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 33, 71–82.
- Rose, M. D. (1977). "The Roots of Primate Predatory Behavior." J. of Human Evol. 7: 179-189.
- Roth, G. and U. Dicke (2005). "Evolution of the brain and intelligence." TRENDS in Cog Sc 9(5): 250-257.
- Schaller, G. B. and G. B. Lowther (1969). "The relevance of carnivore behaviour to the study of early hominids." Southwestern J. of Anthropol 25: 307-341.
- Semaw, S., 2000, The World's Oldest Stone Artefacts from Gona, Ethiopia: Their Implications for Understanding Stone Technology and Patterns of Human Evolution Between 2.6–1.5 Million Years Ago. *Journal of Archaeological Science* 27:1197–1214.
- Semaw, S., Rogers, M.J., Quade, J., Renne, P.R., Butler, R.F., Dominguez-Rodrigo, M., Stout, D., Hart, W.S., Pickering, T., and Simpson, S.W., 2003, 2.6-Million-Year-Old stone Tools and Associated Bones from OGS-6 and OGS-7, Gona, Afar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution* 45:169–177.
- Semaw, S., Renne, P., Harris, J.W.K., Feibel, C.S., Bernor, R.L., Fesseha, N., and Mowbray, K., 1997, 2.5-Million- Year-Old Stone Tools from Gona, Ethiopia. *Nature* 385:333–336.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, Evolution, and Behavior*. Second Edition. Oxford, Oxford University Press.
- Sousa, Cl. & Matsuzawa, T. (2006) Token Use by Chimpanzees (*Pan troglodytes*): Choice, Metatool, and Cost. In Cognitive Development in Chimpanzees. Ed. by Tetsuro Matsuzawa, M. Tomonaga, et al.. New York, Springer, 411-438
- St. Amant, R. and T. E. Horton (2008). "Revisiting the definition of animal tool use." Animal Behaviour 75(4): 1199-1208.
- Stanford, C. G. and H. T. Bunn, Eds. (2001). Meat Eating and Hominid Evolution. Oxford, 2001, Oxford University Press.
- Sternberg, R. J. and S. B. Kaufman, Eds. (2011). The Cambridge Handbook of Intelligence. Cambridge, Cambridge University Press.

- Stiner, M. C. (2002). "Carnivory, Coevolution, and the Geographic Spread of the Genus *Homo*." J. of Archaeol. Research **10**(1): 1-63.
- Stout, D., Quade, J., Semaw, S., Rogers, M.J., and Levin, N. E., 2005, Raw Material Selectivity of the Earliest Stone Toolmakers at Gona, Afar, Ethiopia. Journal of Human Evolution **48**:365–380.
- Tennie, C., J. Call, et al. (2009). "Ratcheting up the ratchet: on the evolution of cumulative culture." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **364**: 2405–2415.
- Thompson, P. R. (1975). "A Cross-species Analysis of Carnivore, Primate, and Hominid Behaviour." J. of Human Evol. **4**: 113-124.
- Thompson, P. R. (1978). "The Evolution of territoriality and society in top carnivores." Social Science Information **17**(6): 949-992.
- Tomasello, M. (2000) "Two hypotheses about primate cognition". In The Evolution of Cognition. Ed. by C. Heyes and L. Huber. Cambridge, MA, MIT Press, pp.165-184.
- Tomasello, M. (2006). The Co-operative Communication of Human Beings. Origins of Human Communicaton. Paris, May, 2006, Jean Nicod Lectures.
- Tomasello, M. and J. Call (2009). Why We Cooperate: based on the 2008 Tanner lectures on human values at Stanford University. Cambridge, MA, Massachusetts Institute of Technology.
- Trauth, M. H., J. C. Larrasoaña, et al. (2009). "Trends, rhythms and events in Plio-Pleistocene African climate." Quaternary Science Reviews **28**: 399-411.
- Treves, A. and P. Palmqvist (2007). "Reconstructing Hominin Interactions with Mammalian Carnivores (6.0–1.8 Ma)." In Primate Anti-Predator Strategies. Edited by S.L. Gursky and K.A.I. Nekaris. New York, Springer Science+Business Media, LLC: 355-381.
- Trinkaus, E. (1983). The Shanidar Neandertals. New York, Academic Press.
- Trivers, R. (2002). Natural Selection and Social Theory: Selected Papers of Robert Trivers. Oxford, 2002, Oxford University Press.
- Ungar, P. S., Ed. (2007). Early Hominin Diets: The Known, the Unknown and the Unknowable. Oxford, Oxford University Press.
- Uno, K. T., T. E. Cerling, et al. (2011). "Late Miocene to Pliocene carbon isotope record of differential diet change among East African herbivores." PNAS **108**(16): 6509-6514.

- Van Schaik, C. P., M. Ancrenaz, et al. (2003a). "Orangutan Cultures and the Evolution of Material Culture." Science **299**(3 January 2003): 102-105.
- Van Schaik, C.P. (2010) Social learning and culture in animals. In Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms. Ed. by P.M. Kappeler. Berlin, 2010, Springer Verlag, 623-653
- Visalberghi, E., E. Addessi, V. Truppa, N. Spagnoletti, E. Ottoni, and P. Izar (2009). "Selection of Effective Stone Tools by Wild Bearded Capuchin Monkeys." Curr. Biol. **19**: 213–217.
- Wakano, J. Y., K. Aoki, et al. (2004). "Evolution of social learning: a mathematical analysis." Theor. Popul. Biol. **66**: 249-258.
- Walker, A. and C. Stringer (2010). "The first four million years of human evolution." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **365**(1556): 3263–3410.
- Whitehead, H. (1998). "Cultural Selection and Genetic Diversity in Matrilineal Whales." Science **282**: 1708-1711.
- Whitehead, H. (2007). "Learning, climate and the evolution of cultural capacity." J. Theor. Biol. **245**(2): 341-350.
- Whiten, A. 1999 Parental encouragement in Gorilla in comparative perspective: implications for social cognition. In *The Mentality of Gorillas and Orangutans* (ed. S. T. Parker, H. L. Miles & R. W. Mitchell), pp. 432-366. Cambridge: Cambridge University Press.
- Whiten, A. 2005 The second inheritance system of chimpanzees and humans. Nature, **437**, 52-55.
- Whiten, A. (2011). "The scope of culture in chimpanzees, humans and ancestral apes." Phil. Trans. R. Soc. Lond. B **366**(1567): 997-1007.
- Whiten, A., Goodall, J., McGrew, W. C., Nishida, T., Reynolds, V., Sugiyama, Y., Tutin, C. E. G., Wrangham, R. W. & Boesch, C. 1999 Cultures in chimpanzees. Nature **399**, 682-685.
- Whiten, A., Horner, V., Litchfield, C.A. & Marshall-Pescini, S. 2004 How do apes ape? Learn. Behav., **32**, 36-52.
- Whiten, A., V. Horner, et al. (2005). "Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees." Nature **437**(29 September 2005): 737-740.
- Whiten, A., McGuigan, H., Hopper, L. M. and Marshall-Pescini, S. 2009. Imitation, over-imitation, emulation and the scope of culture for child and chimpanzee. Phil. Trans. R. Soc. B **364**, 2417-28.

- Whiten, A., K. Schick, et al. (2009). "The evolution and cultural transmission of percussive technology: integrating evidence from palaeoanthropology and primatology." J. of Human Evol. **57**: 420-435.
- Williams, G. C. (1966). Adaptation and Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought. Princeton, NJ, 1996, Princeton University Press.
- Wilson, E. O. (1975). Sociobiology. The New Synthesis. Cambridge, MA, The Belknap Press of Harvard University Press.
- Winkler AJ (1995) Small mammals from the early Pliocene at Kanapoi, West Turkana, northern Kenya. *J. Vert. Paleontol.* *15(Supplement to no. 3):60A*.
- WoldeGabriel, G., T. D. White, et al. (1994). "Ecological and temporal placement of early Pliocene hominid at Aramis, Ethiopia." Nature **371**(22 september 1994): 330-333.
- Wrangham, R. W., J. L. Gittleman, et al. (1993). "Constraints on group size in primates and carnivores: Population density and day range as assays of exploitation competition." Behavioral Ecology and Sociobiology **32**(3): 199-209.

Referències del Capítol 6

- Bobe, R. (2006). "The evolution of arid ecosystems in eastern Africa." J. of Arid Environments **66**: 564-584.
- Byars, S. G., D. Ewbank, et al. (2009). "Natural selection in a contemporary human population." PNAS **107**(suppl. 1): 1787-1792.
- Carrion, J. S., J. Rose, et al. (2011). "Early Human Evolution in the Western Palaeartic: Ecological Scenarios." Quaternary Science Reviews **30**: 1281-1295.
- Creel, S. and N. M. Creel (2002). The African Wild Dog: Behavior, Ecology, and Conservation. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- Domínguez-Rodrigo, M. and B. Martínez-Navarro (2012). "Taphonomic analysis of the early Pleistocene (2.4 Ma) faunal assemblage from A.L. 894 (Hadar, Ethiopia)." J. of Human Evol. **62**(315-327).
- Hardus, M. E., A. R. Lameira, et al. (2012). "Behavioral, Ecological, and Evolutionary Aspects of Meat-Eating by Sumatran Orangutans (*Pongo abelii*)." Int. J. Primatol. **33**: 287-304.
- Hernandez-Aguilar, R. A. (2009). "Chimpanzee nest distribution and site reuse in a dry habitat: implications for early hominin ranging." J. of Human Evol. **57**: 350-364.
- Laland, K. N. and G. R. Brown (2006). "Niche Construction, Human Behavior, and the Adaptive-Lag Hypothesis." Evolutionary Anthropology **15**: 95-104.
- Lehmann, J., A. H. Korstjens, et al. (2007). "Group size, grooming and social cohesion in primates." Animal Behaviour **74**(6): 1617-1629.
- Lovejoy, C. O. (2009). "Reexamining Human Origins in Light of *Ardipithecus ramidus*." Science **326**(2 October 2009): 74e1-74e8.
- MacDonald, D. W. (1983). "The ecology of carnivore social behaviour." Nature(301): 379-384.
- McBrearty, S. and N. G. Jablonski (2005). "First fossil chimpanzee." Nature **437**(1 September 2005): 105-108.
- Ogawa, H., G. Idani, et al. (2007). "Sleeping Parties and Nest Distribution of Chimpanzees in the Savanna Woodland, Ugalla, Tanzania." Int. J. Primatol. **28**: 1397-1412.

- Randic, S., R. C. Connor, et al. (2012). "A novel mammalian social structure in Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*): complex male alliances in an open social network." Proc. R. Soc. Lond. B.
- Reed, K.E. & A.L. Rector (2007) "African Pliocene Paleoecology: Hominin Habitats, Resources, and Diets". In Early Hominin Diets: The Known, the Unknown and the Unknowable. Ed. by P.S. Ungar. Oxford, Oxford University Press, pp.262-288.
- Rogoff, B. (2003). The Cultural Nature of Human Development. Oxford, Oxford University Press.
- Sueur, C., J.-L. Deneubourg, et al. (2011). "Group size, grooming and fission in primates: A modeling approach based on group structure." J. Theor. Biol. **273**: 156-166.
- Watts, D. P. (2008). "Scavenging by chimpanzees at Ngogo and the relevance of chimpanzee scavenging to early hominin behavioral ecology." J. of Human Evol. **54**: 125-133.
- Wilson, A. C. (1985) "The molecular basis of evolution." Scientific American, 253 (4), 164–173.