

ANUARIO DE PSICOLOGÍA
Núm. 39 - 1988(2)

CONDUCTA INSTRUMENTAL
DEL CHIMPANCÉ (*Pan troglodytes*)
EN SU *HABITAT* NATURAL

JOAQUIM J. VEA
IMMACULADA C. CLEMENTE
Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica
Universidad de Barcelona

Joaquim J. Veà
e Immaculada C. Clemente
Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica
Facultad de Psicología
Avda. de Chile, s/n
08028 Barcelona.

El descubrimiento y observación sistemática, en la década de los sesenta, por Kortlandt (1962), Goodall (1964), Reynolds y Reynolds (1965), Suzuki (1966) y Jones y Sabater Pi (1969) de la fabricación y utilización, en diversas localidades, de distintos tipos de instrumentos por los chimpancés, creó una importante discusión por su implicación evidente en nuestra visión del proceso de hominización y en el concepto antropológico de cultura.

Desde entonces se han ampliado progresivamente el número de observaciones de distintos grupos de chimpancés en su *habitat* natural que utilizan algún tipo de instrumento, y también han aumentado los tipos de instrumentos o herramientas y los contextos en que ha sido observado su uso. La acumulación de datos sobre el comportamiento instrumental en distintos grupos y localidades, ha hecho posible la comparación entre estas observaciones, trabajo comparativo que ha sido emprendido por Sabater Pi (1974b, 1975, 1978), Teleki (1974) y McGrew, Tutin y Baldwin (1979). El objetivo de este trabajo es poner al día y completar con las observaciones más recientes estas comparaciones entre el comportamiento instrumental de las distintas poblaciones de chimpancés estudiadas hasta el momento.

Primeras observaciones de conducta instrumental

La primera observación publicada de conducta instrumental de la que tenemos noticia es el trabajo de Savage y Wyman (1843-44) en Gabón, en su expedición a lo largo del río Ogoué. En este artículo describen el uso de hojas y hierbas para la limpieza del cuerpo, la rotura de frutos de cáscara dura con piedras y bastones y el uso de bastones para producir sonidos en contextos agonísticos. Este comportamiento instrumental de los chimpancés no fue confirmado hasta la publicación del trabajo de Beaty (1951) con observaciones realizadas en Liberia. Beaty describe el empleo de piedras para romper el hueso de los frutos de la palmera del aceite (*Elaeis guineensis*). Merfield y Miller (1957), en su relato de cacería en el territorio Maka (Camerún) siguiendo el curso del río Djá, describen, por primera vez, el empleo de bastones para obtener miel:

«...watching through my binoculars, I could see that the chimps were sitting round the entrance to one of these (bee) nests. Each ape held a long twig, which it poked down the hole and withdrawn coated with honey...» (p. 64)

A partir de la década de los sesenta se generalizan las observaciones de conducta instrumental al iniciarse el estudio sistemático de los chimpancés en

su *habitat* natural (Beck [1975] proporciona una revisión de la literatura hasta el año 1974). Desde este momento, la diversidad de contextos, funciones e instrumentos presentes en el catálogo de observaciones registradas, aconsejan iniciar el trabajo de revisión a partir de la definición de conducta instrumental, el examen de sus posibles orígenes y las implicaciones que supone su existencia para la ampliación del concepto de cultura a un primate no humano.

Conducta instrumental

Podemos considerar la conducta instrumental como el uso de un objeto para conseguir un determinado fin, de modo que el uso de este objeto (instrumento) aumenta la eficiencia del individuo para alcanzar este fin. Intervienen en esta definición el *tipo de objeto* utilizado como instrumento [1], la *descripción topográfica de la conducta* del organismo realizada con el instrumento [2], y el *análisis de la función* de dicha conducta [3], que está íntimamente ligada a las características del medio (ver Apéndice 1).

1. *Tipo de instrumento:*

Los objetos utilizados por los chimpancés en la conducta instrumental son de una gran variedad. Desde piedras de diversos tipos y tamaños, hasta hojas, arbustos, ramas, troncos, etc. A continuación detallamos los tipos de instrumento descritos en la literatura, agrupados por su similitud física en 9 categorías:

1. *Bastones:* Varas o palos que presentan un tamaño que oscila entre 19.5 cms. y 170 cms. de longitud y entre 1 mm. y 15 mms. de diámetro. Se encuentran libres de hojas y ramas, y la mayoría son despojados total o parcialmente de la corteza, especialmente en los extremos, utilizando para ello las manos y los dientes. A veces presentan aspecto de cepillo en uno de sus extremos. Con frecuencia son transportados desde su lugar de origen hasta el lugar de su utilización. (Modificados).

2. *Piedras:* Material mineral duro y sólido, cuya dureza oscila en forma decreciente, desde el granito al cuarzo y a la laterita. Se observan distintas formas y tamaños según su utilización: Piedras de hasta 10 Kgs. de peso utilizadas en *displays* agonísticos que son lanzadas en contra de otros individuos de la misma especie o de otras especies. Piedras utilizadas como martillos para abrir frutos de cáscara dura y algunas especies de crustáceos, con unas dimensiones que oscilan entre 11-18 cms. \times 2-4 cms. y un peso entre 0.5 grs. y 10 Kgs. Piedras utilizadas como yunques para abrir frutos de cáscara dura y algunas especies de crustáceos, con unas dimensiones medias de 35 \times 25 \times 20 cms. y unos 10-18 Kgs. de peso, y generalmente con la superficie plana o con pequeñas oquedades. (No hay constancia de modificaciones).

3. *Ramas y ramitas:* Cada una de las partes que nacen del tronco o del

tallo de un árbol o un arbusto. Generalmente van provistas de hojas y son arrancadas por los chimpancés de los árboles o bien recogidas directamente del suelo. Utilizadas en *displays* agonísticos (sacudiéndolas, lanzándolas o golpeando con ellas), o bien desprovistas total o parcialmente de sus hojas, para la obtención de alimentos. (Modificado).

4. *Cortezas*: Parte externa de algunas especies vegetales que generalmente tienen una estructura fibrosa. Normalmente son arrancadas de los árboles y arbustos por los chimpancés para lanzarlas en contra de otros individuos (de la misma o diferente especie), o para introducir las en cavidades, termiteros, colmenas, etc. (Modificados).

5. *Cañas*: Tallo de las plantas gramíneas, hueco, flexible y nudoso. Generalmente los chimpancés utilizan el de bambú, que es una gramínea leñosa de países cálidos, usualmente despojado de sus hojas y de sus flores. Son introducidas en cavidades para conocer u obtener su contenido interior. (Modificados).

6. *Peciolos, nerviaciones de hojas, lianas o fragmentos de enredadera*: Peciolos: Extremos de las hojas que unen la lámina con la base foliar o el tallo. Los chimpancés suelen separarlos del resto de la hoja. Nerviaciones de hojas: Filamentos generalmente ramificados y salientes en el limbo de una hoja. Los chimpancés suelen utilizar el nervio central o raquis de una hoja (que es una prolongación del peciolo), al que despojan del resto de la hoja. Liana o enredadera: Planta de tallo voluble o trepador. Los chimpancés arrancan fragmentos de lianas, enredaderas y parras de vid. Estos tres tipos de instrumento son utilizados para sondear el contenido de diferentes tipos de cavidades (colmenas, termiteros, etc.). Algunas veces fragmentos de enredadera son también utilizados por los chimpancés para ser lanzados en contra de otros individuos, o para el aseo corporal (limpieza de dientes y nariz). (Modificados).

7. *Hierbas, hojas y líquenes*: Plantas pequeñas percederas, de tallo tierno no leñoso. Hojas: Órgano vegetal fijado a lo largo de un tallo o una rama. Liqueen: Vegetal que vive sobre el suelo, los árboles y las piedras, constituidos por un tallo aplanado o ramoso formado por la asociación de un hongo y una alga. Estas especies vegetales son arrancadas por los chimpancés y utilizadas en funciones varias: Aseo personal, cobertura del cuerpo, sondeo de cavidades y *displays* agonísticos. Algunas hojas y hierbas modificadas se utilizan como esponjas para absorber o recoger alimento y líquidos (agua y restos de fluidos de presas animales). (Modificados).

8. *Arbustos*: Vegetal leñoso que se eleva a poca altura y cuyo tallo está ramificado desde la base. Suelen ser arrancados por los chimpancés, y utilizados en *displays* agonísticos sacudiéndolos o lanzándolos a otros individuos de su misma especie o de otras especies. También pueden ser utilizados para golpear. (No modificados).

9. *Troncos, raíces y contrafuertes de árboles*: Troncos: Tallo principal de una planta arbórea, que abarca desde su unión con la raíz hasta el nacimiento de las ramas. Generalmente los troncos utilizados por los chimpancés son en realidad fragmentos leñosos de grandes ramas. Raíces: Órgano de los vegetales que fija la planta al suelo. Contrafuertes: Conjunto de raíces aéreas

que producen un ensanchamiento en la base de algunas especies arbóreas. (No modificados).

Los objetos incluidos en estas categorías cumplen por lo menos dos condiciones imprescindibles para considerarlos instrumentos (Parker y Gibson, 1977): No formar parte del cuerpo del organismo que los utiliza [A] y no estar ligado al substrato [B]. Sin embargo el interés de la descripción de los objetos utilizados por los chimpancés estriba en que, en su mayor parte, han sido modificados para adaptarlos a una actividad concreta [C], o cuando esta modificación no se realiza, en gran parte de los casos observados, los objetos son seleccionados por sus características físicas y transportados [D], hasta el lugar donde serán utilizados. Como sugiere Teleki (1974):

«The apparent absence of transport behavior in baboons, the conditional presence of rudimentary transport behavior in chimpanzees, and the routine practice of long-distance transport behavior in humans are suggestive of ordered levels of complexity in Primate subsistence technology.» (p. 580-581).

Estas modificaciones sufridas por los objetos citados permiten, como indica Sabater Pi (1974c, 1978), hablar de la existencia de una *industria elemental* de los chimpancés.

2. Descripción topográfica de la conducta:

Presentamos a continuación un inventario completo de los tipos de conducta instrumental descritos en la literatura, definidos por la acción principal del patrón de conducta:

1. *Machacar, martillear*: Utilización de piedras y troncos leñosos a modo de martillo para abrir distintas variedades de frutos duros (como por ejemplo los de los géneros *Coula*, *Panda* y *Olea*) y pequeños crustáceos, para obtener así la parte interior comestible. Suelen utilizarse golpeando sobre otras piedras o raíces a modo de yunque. También pueden utilizarse golpeando otros objetos para emitir sonidos.

2. *Investigar, sondear, explorar*: Tantear, examinar, averiguar con cautela la naturaleza o el contenido de algo, utilizando algún tipo de instrumento. Los chimpancés utilizan bastones, ramas, enredaderas y otros tipos de instrumentos que son introducidos en cavidades, colmenas o termiteros y retirados de nuevo para obtener información de su contenido. A veces son utilizados para alcanzar a tocar objetos o seres extraños o potencialmente peligrosos, y posteriormente son olfateados para su identificación.

3. *Hurgar, pinchar*: Acción de remover con fuerza en un hueco o cavidad utilizando un instrumento. Los chimpancés utilizan bastones, lianas, ramas y otros instrumentos que introducen y retiran de diversos tipos de cavidades.

4. *Cavar*: Acción de excavar, ahondar o ensanchar con algún tipo de instrumento la entrada subterránea de cavidades como colmenas y termiteros para alcanzar su contenido interior.

5. *Absorber, recoger*: Atraer o embeber algún tipo de sustancia utilizando un instrumento. Los chimpancés utilizan hojas y hierbas, frecuentemente masticadas, a modo de esponjas para obtener agua de cavidades o bien fluidos y restos de partes blandas de presas animales. Otras veces utilizan hojas modificadas o pequeñas ramas frondosas para recoger hormigas y termitas de la superficie.

6. *Frotar, rascar (aseo personal)*: Pasar repetidamente un instrumento sobre el cuerpo con fuerza. Los chimpancés se limpian el cuerpo de distintos tipos de residuos como heces, sangre, barro, residuos de comida, insectos, etc., utilizando hojas, hierba y ramitas. Se lo pueden realizar a sí mismos o a otros chimpancés. También se pueden secar la humedad de su espalda y de sus hombros, frotándolos con las ramas del nido.

7. *Lanzar*: Arrojar con fuerza objetos, en ocasiones apuntando a otros individuos o sin apuntar. Los objetos lanzados son de una gran variedad y depende de los que se pueden obtener en el medio en el momento del lanzamiento.

8. *Sacudir*: Agitar violentamente ramas, arbustos u otros objetos, generalmente en contextos agonísticos.

9. *Cubrir*: Tapar total o parcialmente el cuerpo con hojas, líquenes, ramas frondosas, etc., con objeto de sustraerlo de las inclemencias del tiempo.

10. *Golpear*: Entrechocar con fuerza instrumentos entre sí o contra otro objeto.

11. *Levantar con palanca, abrir con fuerza*: Utilizar bastones, troncos o ramas a modo de palanca para ensanchar cavidades, desprender frutos o nidos arbóreos, etc.

12. *Arrastrar*: Desplazar por el suelo algún tipo de instrumento, generalmente desde su lugar de origen hasta el lugar donde va a ser utilizado.

Como puede verse la conducta instrumental de los chimpancés está altamente diversificada, incluso cuando está relacionada con los mismos contextos: subsistencia, acicalamiento, etc., siendo un repertorio altamente flexible y variable considerando globalmente todas las observaciones.

3. *Funciones de la conducta instrumental:*

De un modo general podemos considerar como funciones de la conducta instrumental (Beck, 1975) el ampliar o extender el alcance de la conducta del usuario, el amplificar la fuerza mecánica que éste puede ejercer y el aumentar y diversificar su repertorio conductual. Obviamente estas funciones están integradas en patrones conductuales relacionados con el contacto social, intra e interespecífico (conducta agonística, aseo social, etc.) la subsistencia (alimentación, comida, bebida) y el mantenimiento corporal (limpieza, extracción de insectos, etc.). Relacionaremos a continuación las funciones de la conducta instrumental abordadas en el comportamiento de los chimpancés en sus *habitats* naturales:

1. *Agonística*: Acción de advertir, intimidar o agredir a otro individuo de la misma especie o bien de otra especie diferente mediante el lanzamiento de objetos (ramas, enredaderas, piedras, etc.), sacudiéndolos, o golpeando con fuerza objetos con las manos u otros instrumentos (troncos y contrafuertes de árboles, raíces, etc.).

2. *Aseo personal*: Limpieza del cuerpo de distintos tipos de residuos corporales: heces, sangre, barro, residuos de comida, insectos, etc., utilizando hojas, hierba y ramitas. Se la pueden realizar a sí mismos (*autogrooming*) o a otros chimpancés.

3. *Exploración*: Empleamos el término conducta exploratoria para referirnos a procesos conductuales en los que el animal asimila información acerca de su ambiente utilizando algún tipo de instrumento.

4.-5. *Alimentación*: Acción de conseguir y dar al organismo los materiales necesarios para su sustento, ya sean sólidos (comida) o líquidos (bebida), utilizando algún tipo de instrumento. 4.- Comida: Obtención de termitas, hormigas, miel, resina, nueces de frutos, cangrejos, camarones, etc. 5.- Bebida: Obtención de agua y fluidos de restos de presas animales.

6. *Juego*: Los chimpancés, especialmente los jóvenes, suelen utilizar arbustos, ramas pequeñas y hojas para sondear termiteros y otras cavidades del terreno, o bien las sacuden, doblan, cortan y mordisquean en un contexto de juego o de incitación al mismo.

7. *Abrigo, cobertura del cuerpo*: Acción de defender o resguardar al cuerpo del frío, la lluvia y el viento, utilizando ramas con hojas, líquenes, hojas, etc.

8. *Comportamiento sexual*: Utilización de instrumentos por parte de los chimpancés, en contextos de cortejo e incitación a la cópula.

Es interesante destacar que en el uso de instrumentos en funciones no relacionadas directamente con la subsistencia (básicamente alimentación) es rara la realización de modificaciones sistemáticas de éstos. Como sugieren Teleki (1975) y Sabater Pi (1978) estas observaciones parecen indicar que existe una relación más fuerte entre la modificación de objetos para su uso como instrumentos y las funciones de subsistencia (alimentación, bebida), que entre esta modificación y otras funciones (p.e. la agonística). Aunque hay que hacer la salvedad de que no se ha observado (Teleki 1973) el uso de instrumentos para desmembrar y cortar presas animales.

Conducta instrumental y concepto de cultura

Los antropólogos, en sus estudios de los grupos sociales humanos, definen la cultura como un complejo sistema de conductas, instrumentos, conocimientos y creencias que se transmiten socialmente. Como indica Malinowsky (1981):

«Los problemas planteados por las necesidades nutritivas, reproductivas e higiénicas del hombre, deben ser resueltos, y lo son, mediante la construcción de

un nuevo ambiente artificial o secundario. Este ambiente es la cultura (...) todos estos problemas son solucionados por los individuos con herramientas y mediante la organización en grupos cooperativos (...) también por el desarrollo (y transmisión) del conocimiento...» (p. 43-44).

En otras palabras puede considerarse la cultura como conducta aprendida –y sus productos– que se transmite socialmente. Si nos atenemos a esta definición, la conducta instrumental de los chimpancés, y particularmente la que se refiere a la modificación intencional de los instrumentos, puede considerarse como una conducta cultural. Examinaremos con más detalle esta afirmación.

Según Kummer (1971), la adaptación ontogenética se produce por reacción a factores de tipo ecológico (cambios climáticos y geológicos, presión predatoria, interferencia humana, etc.) y por los cambios conductuales de un grupo social producidos por la difusión de conductas innovadoras originadas en algún individuo del grupo. En el caso de que tales modificaciones alcancen a la mayor parte del grupo y se mantengan a lo largo de generaciones puede considerarse que el grupo presenta un patrón de conducta cultural.

En conclusión, podemos considerar que un grupo de primates presenta las características que definen la cultura en las sociedades humanas cuando:

1. Hay procesos de *innovación* conductual que modifican los repertorios de uno o varios individuos del grupo. Se trata pues, de conductas *aprendidas*.
2. Existe una *difusión*, por aprendizaje imitativo, de los nuevos patrones conductuales a otros animales próximos.
3. Se produce una *transmisión* entre generaciones de los nuevos patrones dentro del grupo, con lo que la innovación se estabiliza.
4. Estos procesos producen *diferencias intergrupales* de repertorio conductual. Dichas diferencias se mantienen por la falta de contacto entre los distintos grupos. Por lo que cabe establecer una relación entre las diferencias de repertorio y la *situación geográfica* de los grupos.

En el caso de que los patrones de comportamiento que cumplan estas condiciones sean de conducta instrumental la *modificación* sistemática de los objetos, en otras palabras la presencia de una *industria elemental*, es un criterio determinante para poder considerarlo como un comportamiento cultural. En palabras de Sabater Pi (1974a):

«La modificación y el uso de simples objetos naturales como herramientas, actividad que conocen algunos primates y de manera muy especial los chimpancés, es uno de los elementos más significativos de la cultura material de cualquier complejo cultural; los chimpancés en éste, y en otros muchos aspectos, son los animales que más cerca se hallan del hombre.» (p. 10).

Comparaciones interculturales

Uno de los criterios que define la presencia de comportamientos culturales en una especie, es la existencia de diferencias en los patrones comporta-

mentales que presentan los distintos grupos. Esta consideración produjo, en cuanto se hubieron reunido las observaciones suficientes, un interés por los estudios comparativos de la conducta instrumental de los chimpancés. En el trabajo de Sabater Pi (1974b), publicado simultáneamente al de Teleki (1974), y posteriormente en el de McGrew, Tutin y Baldwin (1979), se revisaron los datos disponibles. Las principales conclusiones a las que llegan estos autores pueden resumirse en:

1. El elemento cultural que se puede considerar común a todas las poblaciones de chimpancés estudiadas es el uso de instrumentos (bastones, ramas, etc.) en contextos agonísticos.

2. Existen diferencias sistemáticas en la utilización de instrumentos en contextos de subsistencia (comida, bebida). Estos patrones característicos se agrupan en las observaciones realizadas en tres áreas geográficas: África occidental, África centro-occidental y África oriental, denominadas por Sabater Pi (1974a, 1974b, 1975, 1978) área cultural de las piedras, de los bastones y de las hojas, respectivamente (ver figura 1).

3. Estas diferencias son atribuibles principalmente a determinantes de tipo social (cultura de grupo) y no ecológico, puesto que en parte, pueden encontrarse en las tres zonas de las mismas especies vegetales y animales consumidas por los chimpancés.

En el siguiente apartado, utilizando las categorías de funciones y tipos de conducta, y tipos de instrumentos ya descritas, se revisarán las conclusiones precedentes a la luz del mayor número de observaciones disponibles.

Comparaciones interculturales: Revisión actualizada

Factores geográficos: Dispersión de las observaciones:

Después de realizar una revisión bibliográfica de las observaciones realizadas hasta el momento hemos elaborado un listado (Tabla 1), ordenado cronológicamente, de las situaciones geográficas donde se han llevado a cabo. Estas localidades están representadas en el mapa de la Figura 1, correspondiendo la numeración a las localidades citadas en la Tabla 1.

Considerando, como se ha mencionado en el apartado anterior, que la difusión de patrones de comportamiento cultural está afectada por las distancias físicas que separan a los distintos grupos sociales, hemos realizado un análisis de las agrupaciones de localidades a partir de su situación geográfica (latitud y longitud), detallada en la Tabla 1.

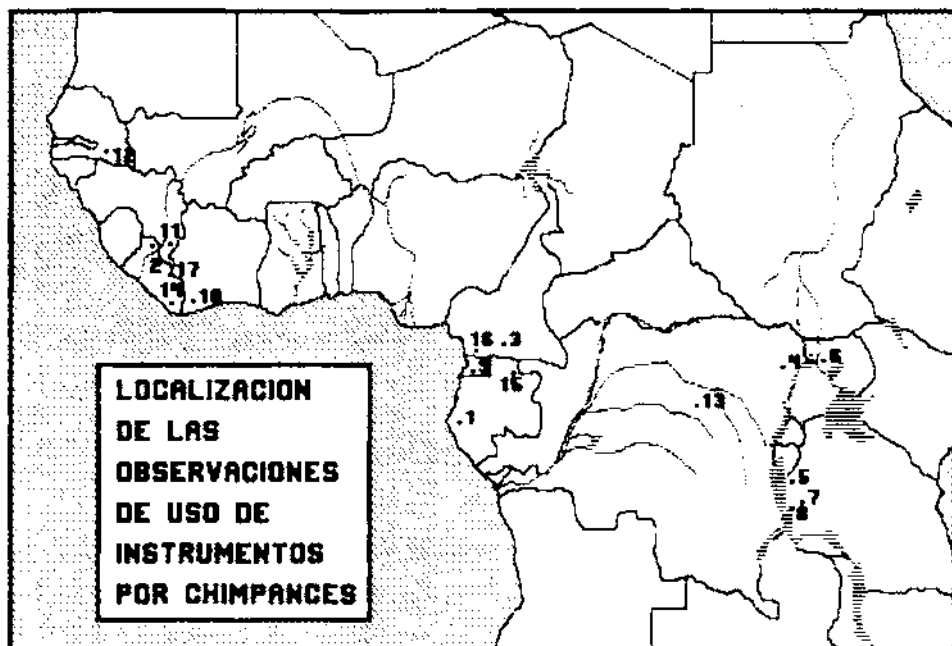


FIGURA 1. Localización geográfica de las observaciones del uso de instrumentos por chimpancés. Los números del mapa corresponden a las referencias de la Tabla 1.

TABLA 1. Localización geográfica de las observaciones de uso de instrumentos por chimpancés. La numeración se refiere a la que aparece en la Figura 1.

1	==> Gabón. A lo largo del río Ogooué. SAVAGE, T. y WYMAN, J. (1843-1844)	Gabón. A lo largo del río Ogooué.	0° 40' S, 9° 50' E.
2	==> Norte de Liberia. BEATY, E. (1961)	Norte de Liberia	7° 50' N, 10° 10' O.
3	==> Territorio Maka (Cursos del Río Dja - Camerún meridional). MERFIELD, F. y MILLER, H. (1957)	Territorio Maka (Río Dja).	2° 55' N, 13° 15' E.
4	==> Beni (Zaire). KORTLAND, A. (1962)	Beni (Zaire).	0° 30' N, 28° 38' E.
6	==> Parque Nacional de Gombe (Tanzania). GOODALL, J. (1964) VAN LAWICK GOODALL, J. (1968, 1970) TELEKI, G. (1973) McGREW, W.C. (1974, 1979)		4° 40' S, 29° 38' E.
6	==> Bosque de Budongo (Uganda). SUGIYAMA, Y. (1969) REYNOLDS, V y REYNOLDS, F. (1965) SUGIYAMA, Y. (1969)	Bosque de Budongo (Uganda).	1° 50' N, 31° 21' E.
7	==> Depresión de Kusakati (Oeste de Tanzania). SUZUKI, A. (1966, 1969) IZAWA, K. y ITANI, J. (1966) ITANI, J. y SUZUKI, A. (1967)	Depresión de Ksakati	5° 30' S, 30° 10' E.

8	==>Montañas Mahale (Tanzania). NISHIDA, T. (1968, 70, 73, 79, 80) NISHIDA, T. y UEHARA, S. (1980) NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982) HAYAKI, H. (1985) COLLINS, D.A. y McGREW, W.C. (1987) COLLINS, D.A. y McGREW, W.C. (1987)	Montañas Mahale. Montañas Mahale (Bilenge). Montañas Mahale (Kasoje). Montañas Mahale. Montañas Mahale (Kasoje). Montañas Mahale (Bilenge).	6° 7' S, 29° 55' E.
9	==>Rto Muni JONES, C. y SABATER PI, J. (1969) JONES, C. y SABATER PI, J. (1969) JONES, C. y SABATER PI, J. (1969) SABATER PI, J. (1974)	Isla de Dipikar. (Río Muni). Cerca de Ayamiken. (Río Muni). Montaña Okorobikó. (Río Muni). Montaña Okorobikó. (Río Muni).	2° 12' N, 10° 3' E. 2° 7' N, 10° 1' E. 1° 28' N, 9° 52' E. 1° 28' N, 9° 52' E.
10	==> Parque Nacional de Tai (Costa de Marfil). STRUHSAKER, T. y HUNKELER, P. RAHM, U. (1971) BOESCH, C. (1978) BOESCH, C. y BOESCH, H. (1981, 1983) BOESCH, C. y BOESCH, H. (1981)	Parque Nacional de Tai (Costa de Marfil)	5° 41' N, 7° 22' O.
11	==> Bossou (Guinea). SUGIYAMA, Y. y KOMAN, J. (1979, 1987) SUGIYAMA, Y. (1981) KORTLAND, D.T. y HOLZHAUS, G.E. (1987)	Bossou (Guinea).	7° 39' N, 8° 30' O.
12	==> Mt. Assirik, Parque Nacional de Niokolo-Koba (Senegal). McBEATH, N.M. y McGREW, W.C. (1982) BERMEJO, M.; ILLERA, G. y SABATER, J. (En prensa)	Mt. Assirik (Senegal).	12° 53' N, 12° 46' O.
13	==> Wamba (Zaire). KANO, T. (1982)	Wamba (Zaire).	0° 10' S, 22° 30' E.
14	==> Parque Nacional de Sapo (Este de Liberia). ANDERSON, J.; WILLIAMSON, E.A. y CARTER, J. (1983)	Parque Nacional de Sapo.	7° 5' N, 10° 10' O.
15	==> Belinga. (Noroeste del Gabón). McGREW, W.C. y ROGERS, M.E. (1983)	Belinga. (Noroeste del Gabón).	1° 06' N, 13° 12' E.
16	==> Reserva Animal de Campo. (Suroeste de la República del Camerún). SUGIYAMA, Y. (1985)	Reserva Animal de Campo.	2° 22' N, 10° 6' E.
17	==> Bondi, mont. Kanton (Noroeste de Liberia, 10 km. al noroeste de Gba). KORTLAND, A. y HOLZHAUS, G.E. (1987)	Bondi, Mt. Kanton (Liberia).	7° 39' N, 8° 37' O.

El método empleado ha sido considerar las coordenadas geográficas como las dimensiones de un plano cartesiano donde el punto 0,0 está definido por la intersección del meridiano de Greenwich con el Ecuador, por lo que las localidades situadas al Sur del Ecuador, y al Este de Greenwich tienen latitud y longitud negativa, respectivamente. Una vez obtenidas las coordenadas en valores numéricos y reducidas al sistema decimal se ha hallado la matriz de distancias entre todos los puntos geográficos por el método de las distancias euclídeas (Whishart, 1978); aplicando a esta matriz el algoritmo de análisis de agrupaciones de Ward (1963), implementado en el programa CLUSTAN (ver Whishart, 1978). Los resultados de este análisis pueden verse en la Figura 2. En la parte superior de la figura tenemos las agrupaciones surgidas del análisis, los números se corresponden con las localidades reseñadas en el mapa de la Figura 1. En la parte central podemos observar las tres zonas definidas por el análisis de agrupaciones, zonas cuya composición se detalla en la parte inferior de la figura.

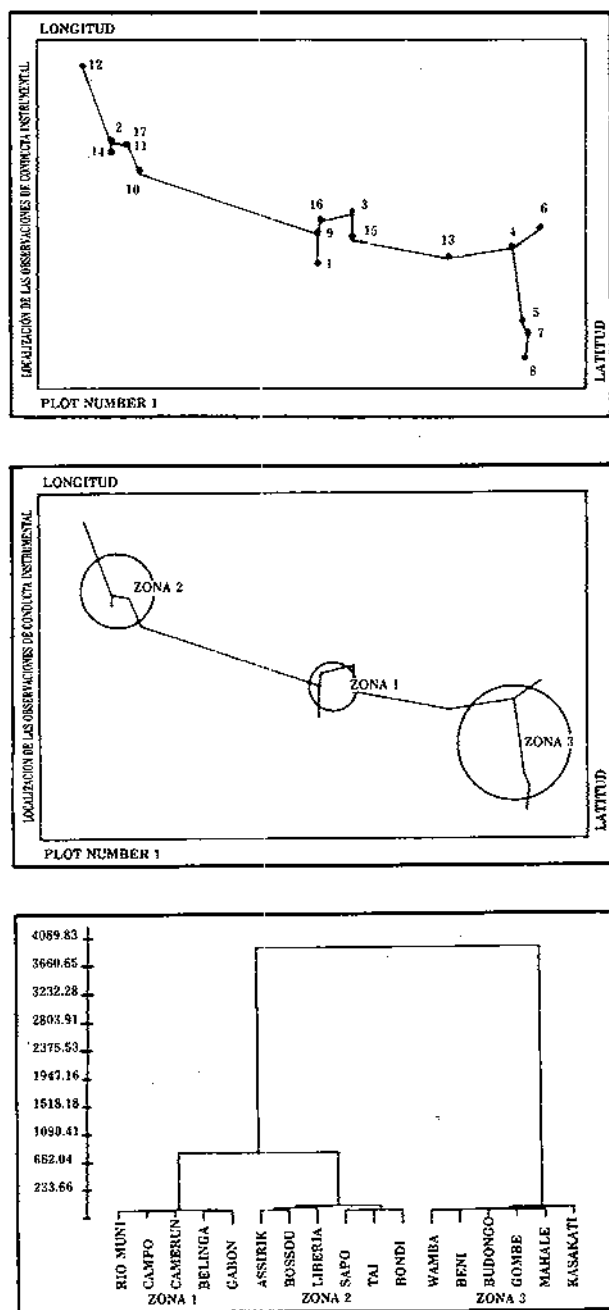


FIGURA 2. Resultado del análisis de agrupaciones (*cluster*) realizado con la localización geográfica (latitud y longitud) de las zonas donde se ha observado conducta instrumental.

TABLA 2. Localización geográfica de las observaciones de uso de instrumentos por chimpancés, agrupadas en zonas a partir de los resultados del análisis de «cluster» presentados en la Fig. 2.

1	==> Gabón. A lo largo del río Ogooué. SAVAGE, T. y WYMAN, J. (1843-1844)	Gabón, A lo largo del río Ogooué.	0° 40' S, 9° 50' E.
3	==> Territorio Maka (Curso del Río Dja - Camerún meridional). MERFIELD, F. y MILLER, H. (1957)	Territorio Maka (Río Djà).	2° 65' N, 15° 15' E.
9	==> Río Muni JONES, C. y SABATER PI, J. (1969) JONES, C. y SABATER PI, J. (1969) JONES, C. y SABATER PI, J. (1969) SABATER PI, J. (1974)	Isla de Dipikar. (Río Muni). Cerca de Ayamiken. (Río Muni). Montaña Okorobikó. (Río Muni). Montaña Okorobikó. (Río Muni).	2° 12' N, 10° 3' E. 2° 7' N, 10° 1' E. 1° 28' N, 9° 52' E.
15	==> Belinga. (Noroste del Gabón). McGREW, W.C. y ROGERS, M.E. (1983)	Belinga. (Noroste del Gabón).	1° 06' N, 13° 12' E.
16	==> Reserva Animal de Campo. (Suroeste de la República del Camerún). SUGIYAMA, Y. (1985)	Reserva Animal de Campo.	2° 22' N, 10° 6' E.
ZONA 2			
2	==> Norte de Liberia. BEATY, E. (1951)	Norte de Liberia	7° 50' N, 10° 10' O.
10	==> Parque Nacional de Tai (Costa de Marfil). STRUHSAKER, T. y HUNKELER, P. RAHM, U. (1971) BOESCH, C. (1978) BOESCH, C. y BOESCH, H. (1981, 1983) BOESCH, C. y BOESCH, H. (1981)	Parque Nacional de Tai (Costa de Marfil)	5° 41' N, 7° 22' O.
11	==> Bossou (Guinea). SUGIYAMA, Y. y KOMAN, J. (1979, 1987) SUGIYAMA, Y. (1981) KORTLAND, D.T. y HOLZHAUS, G.E. (1987)	Bossou (Guinea).	7° 39' N, 8° 30' O.
12	==> Mt. Assirik, Parque Nacional de Niokolo-Koba (Senegal). MEBEATH, N.M. y McGREW, W.C. (1982) BERMEJO, M.; ILLERA, G. y SABATER, J. (En prensa)	Mt. Assirik (Senegal).	12° 53' N, 12° 46' O.
14	==> Parque Nacional de Sapo (Este de Liberia). ANDERSON, J.; WILLIAMSON, E.A. y CARTER, J. (1983)	Parque Nacional de Sapo.	7° 5' N, 10° 10' O.
17	==> Bondi, mont. Kanton (Noroste de Liberia, 10 km. al noroste de Gba). KORTLAND, A. y HOLZHAUS, G.E. (1987)	Bondi, Mt. Kanton (Liberia).	7° 39' N, 8° 37' O.
ZONA 3			
4	==> Beni (Zaire). KORTLAND, A. (1962)	Beni (Zaire).	0° 30' N, 28° 38' E.
5	==> Parque Nacional de Gombe (Tanzania). GOODALL, J. (1964) VAN LAWICK GOODALL, J. (1968, 1970) TELEKI, G. (1978) McGREW, W.C. (1974, 1979)		4° 40' S, 29° 38' E.
6	==> Bosque de Budongo (Uganda). SUGIYAMA, Y. (1969) REYNOLDS, V. y REYNOLDS, F. (1965) SUGIYAMA, Y. (1969)	Bosque de Budongo (Uganda).	1° 50' N, 31° 21' E.
7	==> Depresión de Kasakati (Oeste de Tanzania). SUZUKI, A. (1966, 1969) IZAWA, K. y ITANI, J. (1966) ITANI, J. y SUZUKI, A. (1967)	Depresión de Kasakati	5° 30' S, 30° 10' E.
8	==> Montañas Mahale (Tanzania). NISHIDA, T. (1968, 70, 73, 79, 80) NISHIDA, T. y UEHARA, S. (1980) NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982) HAYAKI, H. (1985) COLLINS, D.A. y McGREW, W.C. (1987) COLLINS, D.A. y McGREW, W.C. (1987)	Montañas Mahale. Montañas Mahale (Bilenge). Montañas Mahale (Kasoje). Montañas Mahale. Montañas Mahale (Kasoje). Montañas Mahale (Bilenge).	6° 7' S, 29° 55' E.
13	==> Wamba (Zaire). KANO, T. (1982)	Wamba (Zaire).	0° 10' S, 22° 30' E.

En el árbol resultante podemos observar las dos zonas de África Occidental separadas por la fractura botánica de Dahomey y la zona de África Oriental (Rift), separadas claramente. A partir de la delimitación estadística de los tres grupos de localidades donde se ha observado conducta instrumental reorganizaremos las observaciones agrupándolas por zonas (Tabla 2).

Factores ecológicos: Distribución de la vegetación:

Para considerar los factores ecológicos que podrían influir en parte en las diferencias conductuales observadas analizaremos la composición dominante de la vegetación en las localidades estudiadas en cada zona. Para ello utilizaremos el «Mapa de la Vegetación de África», editado por Keay (1959). Se han registrado observaciones de conducta instrumental en los tipos de vegetación siguientes:

Tipo 3.— Vegetación de montaña sin diferenciar: Prados, bosques de hoja perenne, bosques con zonas arbustivas y derivados (altitud entre 1300 y 2000 m.).

Tipo 7.— Selva densa húmeda de baja y mediana altitud: Bosque tropical denso de hoja perenne, compuesto por distintos estratos de vegetación, árboles de 40-60 metros de altura. Existen muchas zonas en explotación agrícola con un predominio de la palmera de aceite (*Elaeis guineensis*), y zonas en repoblación que presentan abundantes arbutos y árboles de crecimiento rápido (*Musanga cecropioides* y *Elaeis guineensis*). En algunos casos también se encuentran marismas.

Tipo 8.— Mosaico bosque-sabana: Zonas de bosque húmedo rodeadas por zonas de sabana herbácea. Las zonas de bosque denso húmedo están formadas total o parcialmente por árboles perennes, y contrastan con la escasa vegetación de las zonas de sabana que es de tipo herbáceo y con predominio de las especies *Pennisetum purpureum*, *Loudetia arundinacea* e *Imperata cylindrica*.

Tipo 16.— Bosque relativamente húmedo no diferenciado: Comprende zonas de bosque secundario degradado con zonas de sabanas y zonas arbustivas. Se observan abundantes especies arbóreas (con predominio de las especies *Isobertinia*, *Brachystegia* y *Julbernardia*), y especies herbáceas que forman una cubierta densa y alta.

Tipo 18.— Areas Sur-Orientales con abundancia de *Brachystegia* y *Julbernardia*: comprende zonas de bosque secundario claro (denominadas «myombo») con predominio de las especies *Brachystegia* y *Julbernardia* que alternan con zonas de sabana en los valles en las que predominan especies como *Monotes*, *Terminalia*, *Combretum* y *Acacia*.

Tipo 20.— Tipos relativamente secos no diferenciados: comprende matorral, altiplanicie, pradera, bambú y bosque. En esta categoría se incluye un número considerable de tipos florísticos, dominando los tipos de bosques claros y la estepa arbolada, con abundancia de *Acacia* y *Commiphora*. También

existen árboles de hojas largas como los de las especies *Combretum* y *Terminalia*; la *Adansonia digitata* y *Sclerocarya* son particularmente abundantes. Las sabanas de hierbas altas también están incluidas, con especies de Acacias (*A. polyacantha campyloacantha* y *A. sieberiana*) que son muy diferentes ecológicamente, de las otras comunidades de estepa donde dominan otros tipos de acacia.

Una vez anotados los tipos de vegetación de cada localización (ver Apéndice 2), calculamos los porcentajes de cada tipo correspondientes a cada zona, considerando como total (100%) el número de observaciones registradas en la literatura para cada zona. Por este motivo la composición por tipos de vegetación no es representativa de toda la zona, sino únicamente de los puntos en donde se ha observado conducta instrumental. En la Figura 3 podemos observar la composición de la vegetación en las tres zonas. En las zonas 1 y 2 domina el tipo selva densa, y una gran parte de la zona 3 está compuesta por la alternancia de bosques de galería con sabana esteparia.

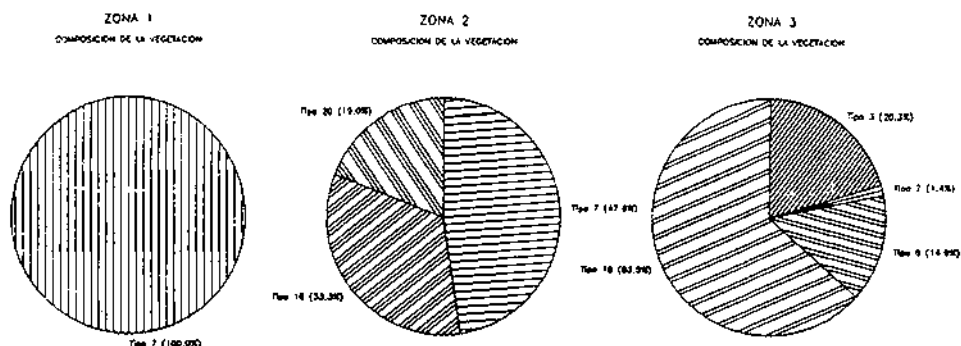


FIGURA 3. Tipos de vegetación dominantes en las zonas delimitadas por el análisis de agrupaciones, según Keay (1959). Los números se refieren a los tipos descritos en el texto. Los porcentajes se han calculado a partir de considerar el número de observaciones relacionadas en la literatura (100%) y los diversos tipos de vegetación descritos en cada referencia (ver Apéndice 2).

Tipos de instrumento, tipos de conducta y funciones de la conducta instrumental comparados por zonas

En las Figuras 4 y 5 se presentan los resultados de la comparación de las categorías de tipos de instrumento, funciones, y tipos de conducta instrumental ya descritas, expresados en porcentajes, siendo el 100% el total de observaciones en la zona. En el Apéndice 3 puede encontrarse un listado de las observaciones registradas en la literatura.

En general podemos decir, de todas las observaciones, que existen muchos más datos de la zona 3 que de la 1 y la 2. Ello es debido probablemente a la mayor facilidad de realizar observaciones en la zona 3 por el tipo de vegetación, habiendo también contribuido esta relativa facilidad a que se hayan realizado mayor número de investigaciones en esta zona. Este puede ser uno de los motivos de que determinadas categorías aparezcan vacías en las zonas 1 y 2, no pudiendo asegurar que los chimpancés de estas zonas no presenten estos tipos de categorías conductuales no observadas a partir de los datos disponibles.

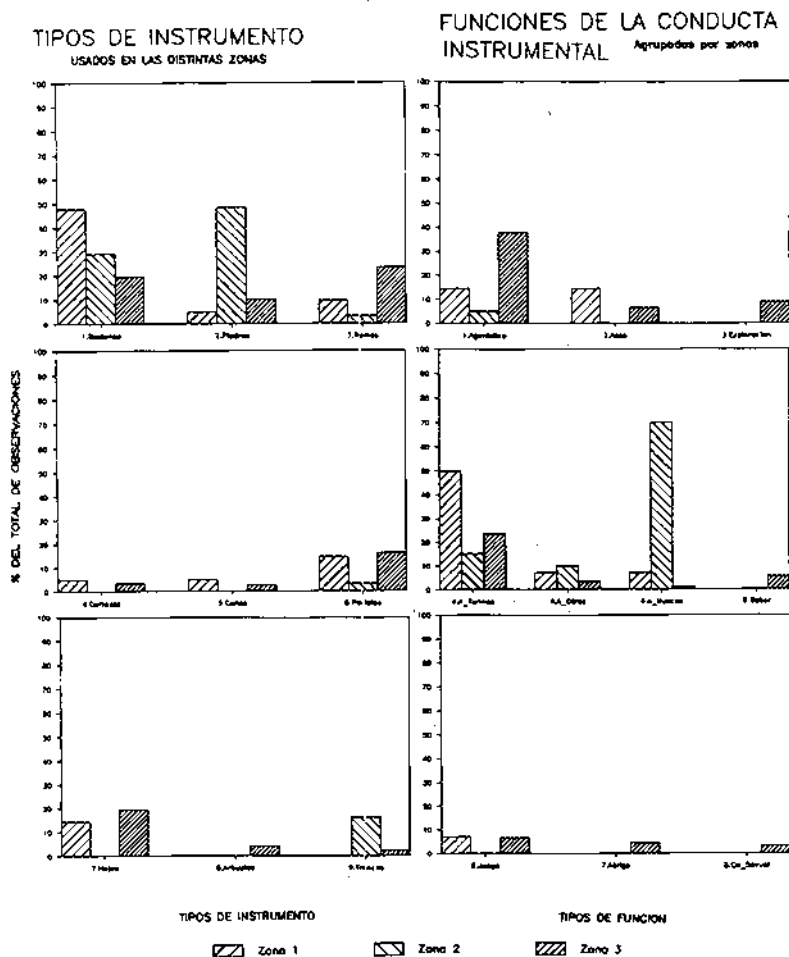


FIGURA 4.

1. Izquierda: Porcentajes de uso (observado) de los distintos tipos de instrumento en las tres zonas. Los tipos de instrumento son descritos en el texto.
2. Derecha: Funciones de la conducta instrumental en las tres zonas descritas. Las definiciones funcionales de cada categoría de conducta pueden encontrarse en el texto.

En referencia al tipo de instrumento utilizado en cada zona hay que destacar el uso prioritario de bastones en la zona 1, piedras en la zona 2 y ramas, hojas y peciolo en la zona 3. En cuanto a las funciones de la conducta instrumental, predominan las relacionadas con la subsistencia (comida y bebida) destacando las diferencias notables que se producen al considerar el tipo de alimento (p.e. termitas, nueces, etc.). Es de destacar que el comportamiento agonístico es común a las tres zonas aunque manifestándose con más frecuencia en los chimpancés de la zona 3.

Los tipos de conducta instrumental registrados en las distintas zonas presentan también notables diferencias. En la zona 2 domina el comportamiento de machacar con piedras los frutos duros de algunas especies, en la zona 1 el sondear (clavando) con bastones, siendo la zona 3 donde más variedad de conducta instrumental se ha observado, y también mayor variedad de instrumentos.

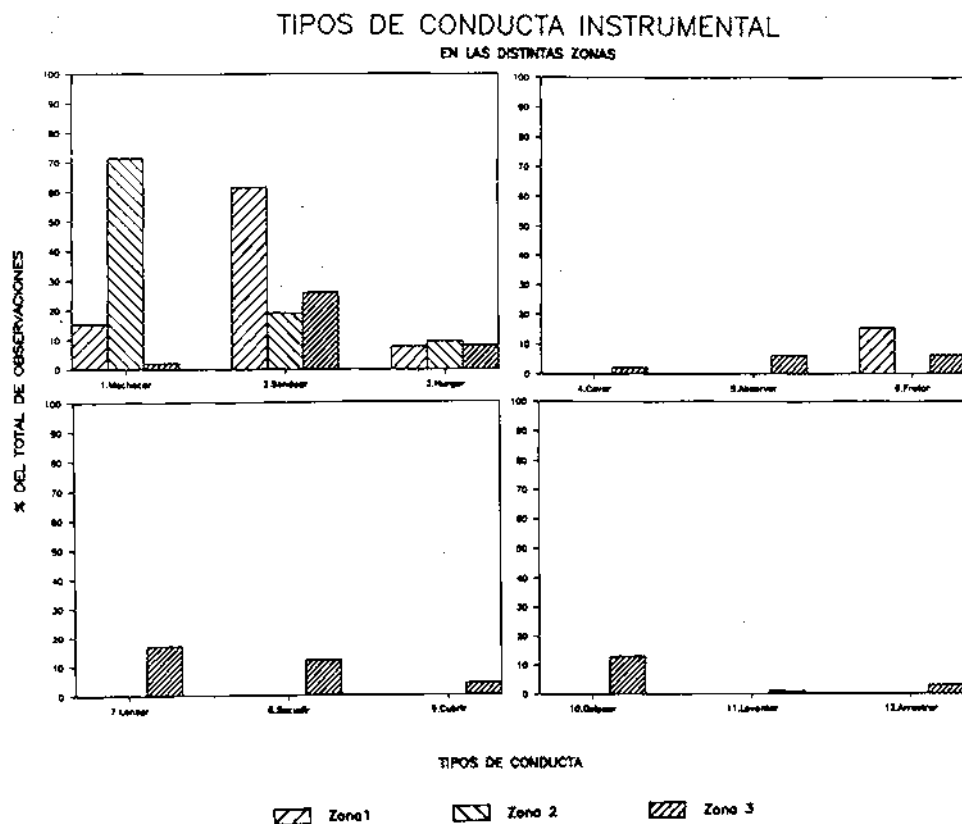


FIGURA 5. Tipos de conducta realizados con los instrumentos descritos agrupados por zonas geográficas (ver texto).

Conclusiones

A modo de conclusión podemos afirmar que a la luz de los nuevos datos descritos en la literatura, sigue vigente la hipótesis de las «tres culturas» formulada por Sabater Pi (1974a, 1974b). Sin embargo pensamos que es necesario investigar de forma más detallada la influencia del *habitat* en los patrones conductuales del comportamiento instrumental, lo que puede ayudar a interpretar de modo más preciso las diferencias conductuales entre individuos de una misma especie. Sin estos trabajos complementarios resulta imposible responder a problemas como los que presenta la conducta instrumental de beber utilizando fibras vegetales machacadas a modo de esponja. Dicha conducta sólo ha sido observada en la zona 3, ¿es esto debido a que la mayor sequedad de la zona hace su uso más ventajoso? ¿o bien la mayor dificultad de observación (por la vegetación) ha hecho imposible por el momento su observación en las demás zonas?

Como vemos algunas de las diferencias observadas entre las conductas instrumentales de los chimpancés de las tres zonas pueden ser el fruto de condicionantes ecológicos, como p.e. la accesibilidad o disponibilidad del tipo de comida, pero indudablemente hay otras características comportamentales que presentan diferencias totalmente gratuitas y que pueden considerarse culturales.

Considerando la conducta instrumental como parte del etograma de la especie que facilita la adaptación a posibles cambios ambientales habría que distinguir, como sugieren Alcock (1982) y Parker y Gibson (1977), entre uso «inteligente» de instrumentos y uso «dependiente del contexto». Uno de los criterios para realizar esta distinción es la modificación intencional de los objetos utilizados. Este uso «inteligente» parece estar relacionado con una dieta omnívora, ya que proporciona los medios para obtener y aprovechar recursos variables. En esta variabilidad de la conducta, tipos de instrumento y su aplicación, estriba la mayor dificultad para conseguir descripciones conductuales precisas. Estas descripciones, acompañadas de perfiles de vegetación más complejos, permitirían, una vez constatadas las diferencias interculturales, discriminar con mayor precisión entre el origen ambiental o social de las conductas instrumentales.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Dr. Sabater Pi sus comentarios y valiosa ayuda en la localización de referencias.

RESUMEN

La constatación del uso sistemático de instrumentos por los chimpancés en su *habitat* natural ha planteado el problema de la aplicación del término cultura a un primate no humano. Una de las características de la cultura es la

aparición de variantes conductuales en grupos separados. El propósito de este trabajo es revisar, con los datos disponibles en la actualidad, la hipótesis formulada por Sabater Pi (1974b) de que existen tres zonas culturales en los chimpancés e intentar identificar el origen ecológico y/o social de estas diferencias.

SUMMARY

The confirmation of systematic tool-use in wild chimpanzees poses the question of how to apply the concept of culture to non-human primate societies. One characteristic of the human culture is the manifestation of inter-group differences between groups geographically separated. The aim of this paper is to review –with the data available at present– Dr. Sabater Pi's hypothesis about the existence of three cultural areas in communities of wild chimpanzees, and try to identify the ecological and/or social origin of these cultural differences.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aicock, J. (1972). The evolution of the use of tools by feeding animals. *Evolution*, 26, 464-473.
- Anderson, J.R.; Williamson, E.A. y Carter, J. (1983). Chimpanzees of Sapo Forest, Liberia: Density, nests tools and meat-eating. *Primates*, 24, 594-601.
- Beatty, H. (1951). A note on the behavior of the chimpanzee. *Journal of Mammalogy*, 32, 118.
- Beck, B.B. (1974). Baboons, Chimpanzees, and Tools. *Journal of Human Evolution*, 3, 509-516.
- Beck, B.B. (1975). Primate Tool Behavior. En R.T. Tuttle (Ed.), *Socioecology and Psychology of Primates*. The Hague: Mouton, 413-451.
- Bermejo, M.; Illera, G. y Sabater Pi, J. (In Press). New observations on the tool behavior of the chimpanzees of Mont Assirik (Senegal, West Africa), *Primates*.
- Boesch, C. (1978). Nouvelles observations sur les chimpanzés de la forêt de Tai (Côte d'Ivoire). *La Terre et la Vie*, 32, 195-201.
- Boesch, C. y Boesch, H. (1981). Sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees: A preliminary report. *Journal of Human Evolution*, 10, 585-593.
- Boesch, C. y Boesch, H. (1983). Optimisation of nut-cracking with natural hammers by wild chimpanzees. *Behaviour*, 83(3-4), 265-286.
- Boesch, C. y Boesch, H. (1984a). Possible causes of sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 13, 415-440.
- Boesch, C. y Boesch, H. (1984b). Mental map in wild chimpanzees: An analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates*, 25, 160-170.
- Candland, D.K. (1987). Tool Use. En (Ed.), *Comparative Primate Biology: Behavior, Cognition and Motivation*. Allan R. Liss Inc., 85-103.
- Collins, D.A. y McGrew, W.C. (1987). Termite Fauna Related to Differences in Tool-use Between Groups of Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Primates*, 28(4), 457-471.
- Ghiglieri, M.P. (1984). *The chimpanzees of Kibale Forest: A field study of ecology and social structure*. New York: Columbia University Press.
- Goodall, J. (1964). Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. *Nature*, 201, 1264-1266.
- Goodall, J. (1965). Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve. En I. DeVore (Ed.), *Primate Behavior*. Chicago: Holt, Rinehart and Winston.

- Goodall, J. (1986). *The chimpanzees of Gombe*. Cambridge: Belknap Press of Harvard U. Press.
- Goustard, M. (1987). L'utilisation d'instruments et la capacité d'adaptabilité chez le chimpanzé (*Pan troglodytes schweinfurthi*) observé en semi-liberté. *Journal de Psychologie Normale et Pathologique*, 81(3-4), 395-411.
- Guilmet, G.M. (1977). The evolution of tool-using and tool-making behaviour. *Man*, 12, 33-47.
- Hall, K.R.L. (1963). Tool-Using Performances as Indicators of Behavioral Adaptability. *Current Anthropology*, 4, 479-494.
- Hannah, A.C. y McGrew, W.C. (1987). Chimpanzees Using Stones to Crack Open Oil Palm Nuts in Liberia. *Primates*, 1, 31-46.
- Hayaki, H. (1985). Social play of juvenile and adolescent chimpanzees in the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, 26, 343-360.
- Itani, J. y Suzuki, A. (1967). The social unit of chimpanzees. *Primates*, 8, 355-381.
- Izawa, K y Itani, J. (1966). *Chimpanzees of Kasakati Basin, Tanzania*. Kyoto: Kyoto University, African Studies.
- Jones, C. y Sabater Pi, J. (1969). Sticks used by Chimpanzees in Rio Muni, West Africa. *Nature*, 223, 100-101.
- Jones, C. y Sabater Pi, J. (1971). *Comparative ecology of Gorilla gorilla (Savage and Wyman) and Pan troglodytes (Blumenbach) in Rio Muni, West Africa*, Basel: S. Karger Verlag.
- Kano, T. (1982). The use of leafy twigs for rain cover by the Pygmy Chimpanzees of Wamba. *Primates*, 23, 453-457.
- Kawanaka, K. (1982). Further Studies on Predation by Chimpanzees of the Mahale Mountains. *Primates*, 23, 364-384.
- Keay, R.W.J. (1959). *Vegetation Map of Africa (South of the Tropic of Cancer)*. Oxford: Oxford University Press & UNESCO.
- Kollar, E. (1972). Object relations and the origin of tools. *Archives of General Psychiatry*, 26, 23-37.
- Kortlandt, A. (1962). Chimpanzees in the wild. *Scientific American*, 206, 128-138.
- Kortlandt, A. (1965). How do chimpanzees use weapons when fighting leopards? En (Ed.), *American Philosophical Society Year Book*: 327-332.
- Kortlandt, A. (1986). The Use of Stone Tools by Wild-living Chimpanzees and Earliest Hominids. *Journal of Human Evolution*, 15, 77-132.
- Kortlandt, A. y Holzhaus, E. (1987). New Data on the Use of Stone Tools by Chimpanzees in Guinea and Liberia. *Primates*, 28(4), 473-496.
- Kortlandt, A. y Koji, M. (1963). Protohominid behavior in primates (preliminary communication). *Symposia of the Zoological Society of London*, 10, 61-68.
- Kummer, H. (1971). *Primate societies*. Chicago: Aldine-Atherton.
- Lancaster, J. (1968). On the evolution of tool-using behavior. *American Anthropologist*, 70, 55-56.
- Lenglet, G.L. (1987). Animals eaten by chimpanzees: a bibliographical review. *Revue Zool. Afr.*, 101, 197-219.
- Malinowsky, B. (1931). *Una teoría científica de la cultura*. Barcelona: Edhasa.
- McBeath, N.M. y McGrew, W.C. (1982). Tool use by wild chimpanzees to obtain termites at Mt. Assirik, Senegal: The influence of Habitat. *Journal of Human Evolution*, 11, 65-72.
- McGrew, W. y Tutin, C. (1973). Chimpanzee tool use in dental grooming. *Nature*, 241, 477-478.
- McGrew, W.C. (1974). Tool Use by Wild Chimpanzees in Feeding upon Driver Ants. *Journal of Human Evolution*, 3, 501-508.
- McGrew, W.C. (1979). Evolutionary Implications of Sex Differences in Chimpanzee Predation and Tool Use. En D.A. Hamburg y E.R. McCown (Eds.), *The Great Apes*. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings, 441-463.
- McGrew, W.C. y Rogers, M.E. (1983). Chimpanzees, Tools and Termites: New Record from Gabon. *American Journal of Primatology*, 5, 171-174.
- McGrew, W.C.; Tutin, C.E.G. y Baldwin, P.J. (1979). Chimpanzees, tools and termites: Cross-cultural comparisons of Senegal, Tanzania and Tio Muni. *Man*, 14, 185-214.
- Merfield, F. y Miller, H. (1957). *Gorillas were my neighbours*. London: The Companion Book Club.
- Nishida, T. (1968). The social group of wild chimpanzees in the Mahali Mountains. *Primates*, 9, 167-224.
- Nishida, T. (1970). Social behavior and relationship among wild chimpanzees of the Mahali Mountains. *Primates*, 11, 47-87.
- Nishida, T. (1973). The Ant-Gathering Behaviour by the Use of Tools Among Wild Chimpanzees of the Mahali Mountains. *Journal of Human Evolution*, 2, 357-370.
- Nishida, T. (1979). The social structure of chimpanzees of the Mahale mountains. En D.A. Hamburg y E.R. McCown (Eds.), *The Great Apes*. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings, 73-121.
- Nishida, T. (1980). The Leaf-Clipping Display: A Newly-Discovered Expressive Gesture in Wild Chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 9, 117-128.

- Nishida, T. y Hiraiwa, M. (1982). Natural History of a Tool-using by Wild Chimpanzees in Feeding Wood-Boring Ants. *Journal of Human Evolution*, 11, 73-99.
- Nishida, T. y Uehara, S. (1980). Chimpanzees, Tools and Termites: Another Example from Tanzania. *Current Anthropology*, 21, 671-672.
- Nissen, H.W. (1931). A field study of the chimpanzee. Observations of chimpanzee behavior and environment in Western French Guinea. *Comparative Psychology Monographs*, 8, 1-122.
- Parker, C. (1968). The use of tools by apes. *Zoosoz*, 41, 10-13.
- Parker, S.T. y Gibson, K.R. (1977). Object Manipulation, Tool Use and Sensorimotor Intelligence as Feeding Adaptations in Cebus Monkeys and Great Apes. *Journal of Human Evolution*, 6, 623-641.
- Rahm, U. (1971). L'emploi d'outils par les chimpancés de l'ouest de la Côte d'Ivoire. *La Terre et la Vie*, 25, 506-509.
- Reynolds, V. y Reynolds, F. (1965). Chimpanzees of the Budongo Forest. En I. DeVore (Ed.), *Primate Behavior*. Chicago: Holt, Rinehart and Winston, 368-424.
- Sabater Pi, J. (1972). Bastones fabricados y usados por los chimpancés de las montañas de Okorobiko, en Río Muni. *Ethnica*, 4, 190-199.
- Sabater Pi, J. (1974a). Protoculturas materiales e industrias elementales de los chimpancés en la naturaleza: Aportación a una biología de la cultura. *Ethnica*, 7, 215-226.
- Sabater Pi, J. (1974b). An Elementary Industry of the Chimpanzees in the Okorobiko Mountains, Río Muni (Republic of Equatorial Guinea), West Africa. *Primates*, 15(4), 351-364.
- Sabater Pi, J. (1974c). ¿Es correcto hablar de industrias elementales de los chimpancés?. *Zoo*, 20, 9-11.
- Sabater Pi, J. (1975). Aportación al estudio de la conducta de los chimpancés en la naturaleza y su transcendencia en la problemática evolutiva de los primates. *Anuario de Psicología*, 13, 37-46.
- Sabater Pi, J. (1978). *El chimpancé y los orígenes de la cultura*. Barcelona: Anthropos.
- Savage, T. y Wyman, J. (1843-1844). Observations on the external characters and habits of the *Troglodytes niger Geoff.* and on its organization. *Boston Journal of Natural History*, 4, 362-386.
- Strushaker, T. y Hunkeler, P. (1971). Evidence of Tool-using by chimpanzees in the Ivory Coast. *Folia Primatologica*, 15, 212-219.
- Sugiyama, Y. (1969). Social behavior of chimpanzees of Budongo Forest, Uganda. *Primates*, 10, 197-225.
- Sugiyama, Y. (1981). Observations on the populations dynamics and behavior in wild chimpanzees at Bossou, Guinea, in 1979-1980. *Primates*, 22, 435-444.
- Sugiyama, Y. (1985). The Brush-stick of Chimpanzees found in Southwest Cameroon and Their Cultural Characteristics. *Primates*, 26(4), 361-374.
- Sugiyama, Y. (1987). A Preliminary List of Chimpanzees' Alimentation at Bossou, Guinea. *Primates*, 28, 133-147.
- Sugiyama, Y. y Koman, J. (1979). Tool-using and making behavior in wild chimpanzees at Bossou, Guinea. *Primates*, 20, 513-524.
- Suzuki, A. (1966). On the insect-eating habits among wild chimpanzees in the savanna woodland of west Tanzania. *Primates*, 7, 481-487.
- Suzuki, A. (1969). An ecological study of chimpanzees in a savanna woodland. *Primates*, 10, 103-148.
- Teleki, G. (1973). The omnivorous chimpanzee. *Scientific American*, 228, 32-42.
- Teleki, G. (1974). Chimpanzee subsistence technology: materials and skills. *Journal of Human Evolution*, 3, 575-594.
- Tobias, P. (1965). Australopithecus, Homo habilis, tool-using and tool-making. *South African Archeological Bulletin*, 20, 167-192.
- van Lawick Goodall, J. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monographs*, 1(3), 161-311.
- van Lawick Goodall, J. (1970). Tool-Using in Primates and Other Vertebrates. En D. Lehrman; R. Hinde y E. Shaw (Eds.), *Advances in Study of Behavior*. New York: Academic Press, 195-249.
- Ward, J.H. (1963). *Journal of American Stat. Ass.*, 58, 236.
- Wishart, D. (1978). *CLUSTAN: User Manual*. Edinburgh: Edinburgh University Press.

APENDICE 1.- Definiciones de conducta instrumental.

MALL (1963) p.479.

"tool use may be described as the use of a physical object or another living organism as a means of achieving some end, and in such a way as to extend the range of individual's movements or increase its efficiency."

VAN LANICK-GOODBALL (1970) p.195.

"the use of an external object as a functional extension of mouth or beak, hand or claw, in the attainment of an immediate goal."

ALCOCK (1972) p.466.

"the manipulation of an inanimate object, not internally manufactured, with the effect of improving the animal's efficiency in altering the position or form of some separate object."

SABATER PI (1975) p.39.

"entendamos por conducta instrumental...tanto la modificación y el uso de objetos naturales para ser empleados como herramientas como el simple empleo de las mismas."

BECK (1975) p. 414.

"Tool use is the manipulation of an unattached environmental object, the tool (not part of the user's body), to alter more efficiently the form or position of a separate object, when the user holds or carries the tool in toto during or just prior to use and is responsible for the critical connection between tool and incentive."

PARKER and GIBSON (1977) P.624.

"Tool use is a goal directed form of complex manipulation involving manipulation of an object (the tool), not part of the actor's anatomical equipment and not attached to a substrate, to change the position, action or condition of another object, either directly through the action of the tool on the object or of the object on the tool, or through action at a distance as in aimed throwing. In other words, it involves the use of a tool to transform an object. The definition includes aimed throwing of a tool to hit an object, but excludes aimed dropping of an object on a substrate to open it."

GOODALL (1986) p.556.

"To be classified as a tool an object must be held in the hand (or foot or mouth) and used in such way as to enable the operator to attain an immediate goal... The chimpanzees, with his advanced understanding of the relations between things, can modify objects to make suitable for a particular purpose."

APENDICE 2.- Tipos de vegetación detallados por zonas.

ZONA 1	
SAVAGE, T. y WYMAN, J. (1843-1844)	7.
MERFIELD, F. y MILLER, H. (1957)	7
JONES, C. y SABATER PI, J. (1969)	7.- Termopluvial, bosque primario.
SABATER PI, J. (1974)	7.- Montañas cubiertas de denso bosque ecuatorial, con ligera pendiente. Serie de elevaciones de textura geológica metamórfica intrusiva
McGREW, A. y ROGERS, M.E. (1983)	7.- Bosque primario húmedo
SUGIYAMA, Y. (1985)	7.- Bosque tropical lluvioso (denso, perenne, húmedo de baja o media altitud con sp de árboles) aquel cuyo dosel se alarga hasta 30m e
ZONA 2	
BEATY, E. (1951)	7
RAHM, U. (1971)	7.- Bosque primario tropical
STRUMSAKER, T. y HUNKELER, P. (1971)	7.- Bosque tropical primario.
BOESCH, C. (1978)	7.- bosque tropical primario.
SUGIYAMA, Y. y KOMAN, J. (1979)	16
BOESCH, CH. y BOESCH, H. (1981)	7. Bosque tropical primario
SUGIYAMA, Y. (1981)	16
McBEATH, N.M. y McGREW, W.C. (1982)	20.- Bosque (3%), Matorral (37%), Pradera (27%), Bambu (5%), Altiplanicie (28%)

ANDERSON, J.	7
WILLIAMSON, E.A. y CARTER, J. (1983)	
BOESCH, CH. v BOESCH, H. (1983)	7.- Bosque tropical primario
BOESCH, CH. v BOESCH, H. (1984)	7. Bosque tropical primario
KORTLAND, A. y HOLZHAUS, G.E. (1987)	16.- Bosque primario (640m alt.)
SUGIYAMA, Y. y KOMAN, J. (1987)	16
BERMEJO, M.	20. (ver McBeath y McGrew)
ILLERA, G.	
SABATER PI, J. (En Prensa)	

ZONA 3	
KORTLAND, A. (1962)	7
GODDALL, J. (1964)	18
REYNOLDS, V. y REYNOLDS, F. (1965)	8
IZAMA, K. y ITANI, J. (1966)	18
SUZUKI, A. (1966)	18
ITANI, J. y SUZUKI, A. (1967)	18
NISHIDA, T. (1968)	3. Bosque secundario. Zonas arbustivas.
VAN LAWICK GODDALL, J. (1968)	18.
SUGIYAMA, Y. (1969)	8
SUZUKI, A. (1969)	3. Bosque secundario. Zonas arbustivas.
NISHIDA, T. (1970)	3
VAN LAWICK GODDALL, J. (1970)	18.
NISHIDA, T. (1973)	18.- Bosque de Galería seco y húmedo con claros abundantes.
TELEKI, G. (1973)	18
McGREW, W.C. (1974)	18.- Bosque secundario, zonas abiertas de matorrales.
McGREW, W.C. (1979)	18. Bosque secundario. Zonas abiertas de matorrales.
NISHIDA, T. (1979)	3. Bosque secundario. Zonas arbustivas.
NISHIDA, T. (1980)	3.- Bosque secundario, zonas arbustivas.
NISHIDA, T. y UEHARA, S. (1980)	3. Bosque secundario. Zonas arbustivas.
KANO, T. (1982)	7
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	3.- Bosque de galería (k-Group) Matorral y vegetación menor (m-Group)
HAYAKI, H. (1985)	18. Bosque secundario (de galería seco y húmedo con claros abundantes)
COLLINS, D.A. y McGREW, W.C. (1987)	18.3.- Biliense. Matorrales y zonas arbustivas abiertas, pequeñas zonas de bosque secundario

APENDICE 3.- Tipos de instrumento, tipos de conducta instrumental y funciones de esta conducta agrupados por zonas.

ZONA 1			
SAVAGE, T. y WYMAN, J. (1843-1844)	Bastones.	Mechacar, martillear. Los chimpancés golpean o mechacan con bastones sobre cavidades o contrafuertes de los árboles en un contexto agonístico o en momentos de gran excitación.	Agonístico (arousal alto).
SAVAGE, T. y WYMAN, J. (1843-1844)	Hojas y hierba.	Aseo personal. Los chimpancés limpian su cuerpo de distintos tipos de residuos (heces, sangre, barro, residuos de	Aseo personal. Limpieza del cuerpo.

SAVADE, T. y WYMAN, J. (1943-1944)	Piedras y bastones.	comido....). (Información anónima). Machacar, martillar. Los chimpancés golpean frutos de cáscara dura, semillas y nueces con piedras y bastones.	Alimentación, comido (frutos duros, nueces y semillas).
HERFIELD, F. y MILLER, H. (1957)	Bastones y ramas pequeñas de árboles.	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen los objetos citados en los panales de abejas subterráneos para obtener la miel que queda adherida en ellos.	Alimentación. Obtención de miel.
HERFIELD, F. y MILLER, H. (1957)	Hojas y hierba.	Aseo personal. Los chimpancés utilizan las hojas y briznas de hierba para la limpieza del cuerpo de distintos tipos de residuos (heces, sangre, barro, residuos de comida....).	Aseo personal. Limpieza del cuerpo.
JONES, C. y SABATER PI, J. (1969)	15 bastones	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen los bastones en los termiteros para la obtención y pesca de termitas (<i>Macrotermes muelleri</i>).	Alimentación, comida, termitas, <i>Macrotermes muelleri</i>
JONES, C. y SABATER PI, J. (1969)	Bastones: (a) 2. Oscilaban entre 19,5-86,7 cm long. y 1-15 mm de diámetro. Las fuentes de que provenían sin identificar.	Sondear, investigar, alimentación. Los bastones se encontraban libres de hojas y ramas, la mayoría de ellos despojados total o parcialmente de la corteza, especialmente en los extremos. Utilizados para la obtención de termitas introduciéndolos en los termiteros	Alimentación. Pesca termitas (<i>Macrotermes muelleri</i>)
JONES, C. y SABATER PI, J. (1969)	Bastones, pequeñas ramas, cortezas, cañas, peciolos, nervios centrales de hojas, briznas de hierbas y fragmentos de parras o enredadera	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés sondean los termiteros con los instrumentos citados y se comen las termitas que quedan adheridas a ellos.	Alimentación. Pesca de termitas.
JONES, C. y SABATER PI, J. (1969)	157 Bastones	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés utilizan los bastones introduciéndolos en los termiteros para la obtención de termitas (<i>Macrotermes muelleri</i>).	Alimentación, comida, termitas, <i>Macrotermes muelleri</i>
SABATER PI, J. (1974)	157 bastones; 27-65 cm long- 1-15 mm diám.	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés utilizan los bastones para la obtención de termitas. Los bastones presentaban señales y	Alimentación (termitas). Juego (1), agonísticas (1)

		marcas de haber sido cortados. 10 de los bastones mostraban marcas recientes de haber sido despojados de sus hojas	
McGREW, A. y ROGERS, M.E. (1983)	Bastones (2) y Remitas y lianas (20) (ver tabla 2 p.173)	Sondear, investigar, alimentación, hurgar?. No observado, se supone que los dos bastones son utilizados para agujerear y los demás instrumentos son utilizados para 'pescar'.	Alimentación, comida, termitas (Macrotermes? nobilis)
SUGIYAMA, Y. (1985)	110 bastones (30.5-73.5 cm long 4-15mm diám). Hojas desgarradas(4) de Podococcus sp.	Sondear, investigar, alimentación. Bastones sin hojas ni ramas pequeñas. No muller!?) se confirman marcas realizadas con los dientes. 52/110 presentaban en un extremo aspecto de cepillo (2.0-17 cm tamaño) con apariencia de ser un artefacto.	Alimentación. Pesca de termitas (Macrotermes)

 ZONA 2

BEATY, E. (1951)	Piedras	Machacar, martillar. Los chimpancés utilizan piedras como martillos para romper el fruto de la palmera del aceite (Elaeis guineensis).	Alimentación, comida, fruto palmera del aceite.
RAHM, U. (1971)	Bastones.	Machacar, martillar. Los chimpancés golpean o machacan con bastones sobre cavidades o contrafuertes de los árboles en un contexto agonístico o en momentos de gran excitación. (informado por Robillard).	Agonístico, display (arousal alto).
RAHM, U. (1971)	Piedras y yunques para romper frutos con cáscara	Machacar, martillar. Rotura de las cáscaras duras de Coula edulis y Penda oleosa con piedras usadas como martillos y yunques de madera o piedra. Los bastones y piedras parecen haber sido transportados.	Alimentación, comida, frutos con cáscara.
STRUNSAKER, T. y HUNKELER, P. (1971)	Piedras y bastones. (Usadas como martillos o yunques).	Machacar, martillar. Golpean o machacan frutos de cáscara dura (Coula edulis y Penda oleosa), semillas y nueces con piedras y bastones. Las piedras y bastones parecen haber sido transportados a una cierta distancia del lugar de origen.	Alimentación, comida (frutos duros, nueces y semillas).

BOESCH, C. (1978)	Piedras usadas como martillos y yunques de piedra o madera	Machacar, martillar. Rotura de frutos con cáscara usando martillos de piedra y yunques de piedra o madera.	Alimentación, comida. Frutos con cáscara.
SUGIYAMA, Y. y KOMAH, J. (1979)	Piedras utilizadas como martillos (media de 790 gr) y como yunques	Machacar, martillar. Rotura de frutos con cáscara dura de la nuez de <i>Elaeis guineensis</i> .	Alimentación, comida. Frutos con cáscara.
BOESCH, CH. y BOESCH, H. (1981)	Rocas y raíces utilizadas como yunques y piedras o porras de madera utilizadas como martillos	Machacar, martillar. Los chimpancés utilizan las piedras y porras de madera como martillos para abrir diferentes especies de nueces (<i>Coula edulis</i> y Panda oleosa principalmente) sobre las piedras y raíces utilizados como yunques o sobre el suelo.	Alimentación, comida. <i>Coula edulis</i> . Panda oleosa. Rotura de frutos
SUGIYAMA, Y. (1981)	Piedras	Machacar, martillar. Rotura de frutos con cáscara dura.	Alimentación, comida. Frutos con cáscara.
MCBEATH, N.M. y MCGREW, H.C. (1982)	Bastones, ramitas, etc. (325) no información sobre tamaños y características	Sondear, investigar, alimentación, estudio ecológico, materiales de los bastones y densidad de termitas en cada tipo de vegetación.	Alimentación, comida, termitas
ANDERSON, J. WILLIAMSON, E.A. CARTER, J. (1983)	Piedras utilizadas como martillos (N=8) y como yunques (N=35?). Raíces de árboles utilizadas como yunques (N= 7).	Machacar, martillar. Los chimpancés utilizan las piedras como martillos para romper la dura cáscara de nueces de <i>Coula edulis</i> . Panda oleosa. <i>Parinari excelsa</i> y <i>Sacoglottis gabonensis</i> . Otras piedras de mayor tamaño o raíces de árboles como yunques.	Alimentación, Comida. Rotura de frutos (<i>Coula</i> , Panda, <i>Parinari</i> ...)
BOESCH, CH. y BOESCH, H. (1983)	Martillos de piedra y yunques	Machacar, martillar. Rotura de las cáscaras de diversos frutos (<i>Coula edulis</i> , <i>Detarium senegalense</i> , <i>Parinari excelsa</i> , Panda oleosa) con piedras utilizadas como martillos contra un yunque de piedra, raíces o troncos.	Alimentación, comida. Frutos con cáscara dura
BOESCH, CH. y BOESCH, H. (1984)	Raíces y rocas utilizadas como yunques y rocas y porras de madera utilizadas como martillos.	Machacar, martillar. Los chimpancés utilizan las piedras y porras de madera para abrir nueces de <i>Coula edulis</i> y Panda oleosa sobre otras piedras o raíces utilizadas como yunques o directamente sobre el suelo.	Alimentación, Comida. <i>Coula edulis</i> , Panda oleosa. Rotura de frutos
BOESCH, CH. y BOESCH, H. (1984)	Piedras utilizadas como martillos (0.5-18.0 gr) y de dureza decreciente	Machacar, martillar. Los chimpancés utilizan las piedras como martillos para	Alimentación, Comida. Rotura de frutos.

	desde granito a cuarzo y laterita.	abrir diferentes especies de nueces (<i>Coula edulis</i> y <i>Panda oleosa</i>). Transporte frecuente de las piedras hasta los árboles (mayor frecuencia en <i>Panda</i> que en <i>Coula</i>)	
KORTLAND, A. y HOLZHAUS, G.E. (1987)	Piedras (yunques, martillos)	Machacar, martillear. Los chimpancés utilizan piedras como martillos para romper la cáscara de frutos sobre otras piedras utilizadas como yunques.	Alimentación. Comida. Fruto <i>Elea Guineensis</i>
KORTLAND, A. y HOLZHAUS, G.E. (1987)	Piedras (martillo, yunque), Bastones (martillo, yunque)	Machacar, martillear. Los chimpancés utilizan las piedras y bastones como martillos para romper la dura cáscara de los frutos de <i>Elea guineensis</i> sobre otras piedras y bastones utilizadas como yunques.	Alimentación. Comida. Fruto <i>Elea guineensis</i>
SUGIYAMA, Y. y KOMAN, J. (1987)	Bastones (10-20 cm)	Sondear, investigar, explorar, hurgar. Los chimpancés introducen los bastones en cavidades y los agitan para obtener la resina de <i>Carapa procera</i> .	Alimentación. Obtención de resina (<i>Carapa procera</i>)
SUGIYAMA, Y. y KOMAN, J. (1987)	Bastones	Hurgar, pinchar. Los chimpancés machacan una pequeña cavidad de un árbol con un palo y después de retirarlo lo laman para comerse las termitas adheridas a él.	Alimentación. Comida. Obtención de termitas.
SUGIYAMA, Y. y KOMAN, J. (1987)	Piedras (de hasta 10 Kg) que utilizan como martillos	Machacar, martillear. Los chimpancés golpean con las piedras camarones, quisquillas y pequeños cangrejos de mar para despojarlos del caparazón y comerse los.	Alimentación. Obtención de comida. Camarones, cangrejos, quisquillas
BERMEJO, M. ILLERA, G. SABATER PI, J. (En Prensa)	Peciolos (N=5) de 18cm longitud	Sondear, investigar, alimentación. Los peciolos fueron deshojados y utilizados para la pesca de termitas.	Alimentación. Pesca de termitas (<i>Macrotermes subhyalinus</i>).
BERMEJO, M. ILLERA, G. SABATER PI, J. (En Prensa)	Piedras utilizadas como martillos (N=8?) (11-18 cm x 10-16 cm x 2-4 cm) y utilizadas como yunques (N=17?) (35x25x20 cm y 10-18 kg peso)	Machacar, martillear. Los chimpancés utilizan piedras como martillos para abrir frutos de cáscara dura (<i>Adansonia digitata</i>) contra otras piedras de mayor tamaño que utilizan como yunques.	Alimentación. Comida. Frutos (<i>Adansonia</i>)
BERMEJO, M. ILLERA, G. SABATER PI, J. (En Prensa)	Bastones (N=4) de 70-170 cm long. y 0.40-1.10 cm diámetro.	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen los bastones en las colmenas para la obtención de la miel.	Alimentación. Obtención de la miel de colmenas.

ZONA 3

KORTLAND, A. (1962)	Bastones, piedras, hierbas, hojas, nueces de palmera.	Display agonístico, los objetos citados son lanzados sin apuntar, indiscriminadamente, en presencia de congéneres.	Agonística, display.
GOODALL, J. (1964)			
REYNOLDS, V. y REYNOLDS, F. (1965)	Bastones, ramas y orbozillos.	Agonístico. Blenden y sacuden los instrumentos citados en encuentros intra e interespecíficos (Papiones y humanos).	Agonística, display.
REYNOLDS, V. y REYNOLDS, F. (1965)	Trozos de líquen.	Cobertura del cuerpo. Un chimpancé cubre su cabeza con trozos de líquen en un contexto poco claro.	Abrigo. Cobertura del cuerpo.
REYNOLDS, V. y REYNOLDS, F. (1965)	Bastones, piedras, hierbas, hojas, nueces de palmera.	Display agonístico, los objetos citados son lanzados sin apuntar, indiscriminadamente, en presencia de congéneres.	Agonística, display.
IZAMA, K. y ITANI, J. (1966)	Bastones y pequeñas ramas.	Sondear, investigar, alimentación. Sondeo de panales de abejas subterráneos con los bastones y ramas para obtener la miel que se adhieren en ellos.	Alimentación. Obtención de miel.
IZAMA, K. y ITANI, J. (1966)	Ramas.	Cobertura del cuerpo. Un chimpancé cubre su espalda con una rama durante la lluvia.	Abrigo (cobertura del cuerpo).
SUZUKI, A. (1966)	Bastones, ramas pequeñas, cortezas, cañas, peculios, nervios centrales de hojas, briznas de hierba y fragmentos de parras o enredaderas.	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen los objetos citados en los termiteros y se comen las termitas que se adhieren a ellos.	Alimentación. Pesca de termitas.
ITANI, J. y SUZUKI, A. (1967)	Bastones y hojas de Palma.	Display agonístico. Los chimpancés golpean y apalean a sus congéneres y a los papiones.	Agonística, contacto físico.
ITANI, J. y SUZUKI, A. (1967)	Piedras y bastones.	Machacar, martillear. Los chimpancés golpean o machacan frutos de cáscara dura, semillas y nueces con piedras y bastones.	Alimentación, comido (frutos duros, nueces y semillas).
NISHIDA, T. (1968)	Ramas de árboles, varas (ramitas) y otros fragmentos de enredadera o parras.	Display agonístico. Los chimpancés dejan caer o derriban los objetos anteriormente citados en contra de leopardos vivo de los humanos.	Agonística, display.
NISHIDA, T. (1968)	Ramas pequeñas de árboles y enredaderas o parras podridas.	Display agonístico. Un chimpancé para de comer y empieza a lanzar ramas pequeñas y enredaderas podridas hacia el suelo.	Agonística. Intimidación a un leopardo que merodea.

VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Piedras.	También sacude repetitivamente el tronco del árbol en el que se encuentra con pies y manos para ahuyentar a un leopardo próximo a él. Display agonístico, los chimpancés lanzan las piedras apuntando en contra de un lagarto que aparece en un monitor.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Hojas y pedúnculos de hierbas.	Absorber. Obtención de agua. Los chimpancés introducen las hojas y hierbas en cavidades que contienen agua y las retiran llevándose los extremos humedecidos a su boca.	Alimentación. Obtención de agua.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Bastones.	Sondear, investigar, obtención de alimento. Los chimpancés introducen los bastones y sondean los termiteros subterráneos y arbóreos. Posteriormente, se comen las termitas que se adhieren a los bastones.	Alimentación. Pesca de termitas.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Piedras de varios tamaños y hojas.	Display agonístico. Los chimpancés lanzan los objetos citados apuntando contra papiones.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Bastones, piedras, hierbas, pieles de bananas y otros fragmentos de vegetación.	Display agonístico, lanzamiento de los objetos citados apuntando contra sus congéneres.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Bastones, ramas pequeñas, cortezas, caños, peciolos, nervios centrales de hojas, briznas de hierbas, fragmentos de parras o enredaderas.	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen en los termiteros los objetos citados y se comen las termitas que quedan adheridas a ellos.	Alimentación. Pesca de termitas.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Bastones, piedras y bidones (latas?) metálicos.	Display agonístico. Arrastrar, golpear, hacer rodar o dar puntapiés a los objetos citados (haciendo ruido) en presencia de otros chimpancés.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Bastones, ramas y arbolillos.	Display agonístico. Los chimpancés blanden o sacuden los instrumentos delante de sus compañeros, papiones y humanos.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Bastones, ramitos y hierbas.	Sondear, investigar, explorar, hurgar. Los chimpancés introducen los objetos citados en cavidades y agujeros de las ramas y los troncos de árboles, y olfatean el	Exploración.

VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Hojas y hierbas.	extremo de los mismos después de retirarlos. Absorción. Los chimpancés utilizan las hojas y hierbas como esponjas para absorber el agua retenida en cavidades. En algunos casos, las hojas han sido cogidas y transportadas a distancia del lugar de utilización.	Alimentación (Debido, agua).
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Ramas pequeñas.	Sondear, investigar, explorar, hurgar, juego. Los chimpancés insertan las ramitas y sondean con ellas termiteros en un contexto que parece de juego.	Play context. Juego, alimentación?
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Bestones, piedras, hierbas, hojas, nueces de palmera.	Display agonístico. Los objetos citados son lanzados sin apuntar por los chimpancés, indiscriminadamente, en presencia de congéneres.	Agonístico, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Bestones y hojas de Palma.	Display agonístico. Los chimpancés golpean o apalean a papiónes y otros chimpancés.	Agonística, contacto físico.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Bestones.	Sondear, investigar, explorar, hurgar. Los chimpancés alcanzan a tocar con un bastón a sus congéneres, a una plátano muerta o a un plátano sostenido por un humano.	Exploración (potencialmente peligrosa)
VAN LAWICK GOODALL, J. (1968)	Hojas y hierbas.	Aseo personal. Limpieza del cuerpo de distintos tipos de residuos (heces, sangre, barro, residuos de comida...). Lo pueden realizar a sí mismos o a otros chimpancés.	Aseo personal. Limpieza del cuerpo.
SUGIYAMA, Y. (1969)	Ramitas con hojas.	Aseo personal. Limpieza del cuerpo. Los chimpancés cogen ramitas con hojas de los árboles y con ellas ahuyentan moscas que pululaban sobre sus genitales después de la copulación.	Aseo personal. Limpieza del cuerpo. Ahuyentar insectos.
SUGIYAMA, Y. (1969)	Ramas de árboles.	Display agonístico, los chimpancés dejan caer o derriban las ramas de los árboles en contra de los humanos.	Agonístico, display.
SUGIYAMA, Y. (1969)	Cortezas de árbol, ramas.	Display agonístico. Los chimpancés (machos) golpean con los pies violentamente la corteza de árboles, oscilan exageradamente ramas e incluso muerden el contrafuerte de los árboles.	Agonística. Falsos ataques. Comportamiento sexual.

SUGIYAMA, Y. (1969)	Ramas de árboles.	en falsos ataques o displays. También entre machos y hembras en estro. Display agonístico. Los chimpancés cogen ramas del suelo y las lanzan en contra del observador (humano).	Agonística. Intimidación. Humanos.
SUGIYAMA, Y. (1969)	Ramas de árboles.	Display agonístico. Los chimpancés sacuden o dan golpes violentamente con los manos a las ramas de los árboles cuando ven aparecer a un observador (humano).	Agonística. Golpear ramas fuertemente con las manos.
SUGIYAMA, Y. (1969)	Ramas y ramitas.	Display agonístico. El chimpancé se pone las ramas o ramitas en la boca o apoya su peso en su hombro y las lanza en contra del observador que se encuentra en el suelo.	Agonística. Lanzamiento de ramas.
SUGIYAMA, Y. (1969)	Contrafuertes o troncos de árboles y ramas.	Display agonístico. Los chimpancés golpean y temborilean los troncos o contrafuertes de árboles o sacuden violentamente ramas al ver a un observador humano. Suelen también emitir un tipo de gruñidos y abrir ligeramente la boca con expresión amenazante.	Agonística. Amenaza frente a humanos.
SUGIYAMA, Y. (1969)	Ramas de árboles.	Display agonístico. Los chimpancés (machos adultos) sacuden o dan golpes fuertemente con las manos a ramas de árboles para amenazar a jóvenes animales que se acercan descuidadamente a ellos.	Agonística. Display.
SUZUKI, A. (1969)	Ramitas de árboles.	Sondear. Investigar. alimentación. Los chimpancés utilizan las ramitas (N = 2, de unos 40 cm de longitud) para intentar obtener termitas (2 sp no identificadas).	Alimentación. Comida. Obtención de termitas.
HISHIDA, T. (1970)	Bastones, piedras, hierbas, hojas, nueces de palmera.	Display agonístico. Los objetos citados son lanzados sin apuntar por los chimpancés, indiscriminadamente, en presencia de congéneres.	Agonística, display.
HISHIDA, T. (1970)	Ramas, bastones y arbolillos.	Display agonístico. Los chimpancés sacuden y blanden los bastones, ramas y arbolillos en encuentros agonísticos intraespecíficos e interespecíficos (Papiones y Humanos).	Agonística, display.

NISHIDA, T. (1970)	Arbusto.	Display agonístico. Un chimpanzé golpea a un congénere con un arbusto durante el juego.	Agonística, contacto físico (juego?).
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Ramas de árboles.	Display agonístico, los chimpancés dejan caer o derriban las ramas de los árboles en contra de los humanos.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Hojas y pedúnculos de hierbas.	Absorción. Obtención de agua. Introducen las hojas y hierbas en cavidades que contienen agua y llevan sus extremos húmedos hacia su boca.	Alimentación. Obtención de agua.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones y hojas de Palma.	Display agonístico. Los chimpancés golpean y apalean a papiones y otros chimpancés.	Agonística, contacto físico.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones.	Sondear, investigar, explorar, hurgar. Los chimpancés alcanzan a tocar con un bastón a sus congénere, a una pitón muerta o a un humano sosteniendo un plátano.	Exploración (potencialmente peligrosa).
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones.	Abrir con fuerza, levantar con una palanca. Los chimpancés hacen presión o aplican un bastón como palanca para separar un hormiguero arbóreo de una rama.	Alimentación, comida, hormigas.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones, ramas y arbolillos.	Display agonístico. Los chimpancés blanden o sacuden los instrumentos delante de sus compañeros, papiones y humanos.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones, piedras y bidones (latas?) metálicos.	Display agonístico. Arrastrar, golpear, hacer rodar o dar puntapiés a los objetos citados (haciendo ruido) en presencia de otros chimpancés.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones, ramitas y hierbas.	Sondear, investigar, explorar, hurgar. Los chimpancés husmean el extremo de los objetos citados después de haberlos introducido en cavidades y agujeros de ramas y troncos de árboles.	Exploración.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Piedras	Machacar, martillar. Un chimpancé golpea (machaca) el suelo con una piedra en un contexto poco claro.	Desconocida.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Hojas y hierbo.	Aseo personal. Limpieza del cuerpo de distintos tipos de residuos (heces, sangre, barro, residuos de comida...). Lo pueden	Aseo personal. Limpieza del cuerpo.

VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones, ramas pequeñas, cortezas, cañas, peciolos, nervios, centrales de hojas, briznas de hierbas, fragmentos de parral o enredaderas.	realizar a sí mismos o a otras chimpancés. Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés sondean los termiteros con los objetos citados y se comen los termitas que se adhieren a ellos.	Alimentación. Pesca de termitas.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones, piedras, hierbas, hojas, nueces de palmera.	Display agonístico. Los objetos citados son lanzados sin apuntar, indiscriminadamente, en presencia de congéneres.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Hojas de hierba y ramitas.	Sondear, investigar, explorar, hurgar. Los chimpancés alcanzan a tocar con hojas de hierba y ramitas a una procesión de hormigas pese a ser posible el contacto directo.	Exploración (potencialmente peligrosa).
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones.	Juego social. Los chimpancés arrastran bastones (y ramas?) en juego social.	Juego.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones.	Sondear, investigar, alimentación. Obtención de alimento. Los chimpancés introducen los bastones en los termiteros subterráneos y arbóreos, sondeándolos e ingiriendo las termitas que se quedan adheridas a los bastones.	Alimentación. Pesca de termitas.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Arbusto	Display agonístico. Un chimpancé golpea a un congénere con un arbusto durante el juego.	Agonística, contacto físico (juego?).
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Ramas pequeñas.	Sondear, investigar, explorar, hurgar, jugar. Los chimpancés insertan las ramitas y sondean con ellas termiteros en un contexto que parece de juego.	Exploración. Juego. Termitas.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Piedras de varios tamaños y hojas.	Display agonístico. Los chimpancés lanzan los objetos citados apuntando contra Papiónes.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Hojas y hierbas.	Absorber. Los chimpancés utilizan las hojas y hierbas como esponjas para absorber el agua retenida en cavidades. En algunos casos, las hojas han sido cogidas y transportadas a cierta distancia del lugar de utilización.	Alimentación (Bebida, agua).
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones.	Cover. Los chimpancés excavan o ahondan la entrada subterránea de colmenas para conseguir ensancharla.	Alimentación (Comida, miel).

VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Bastones, piedras, hierbas, pieles de bananas y otros fragmentos de vegetación.	Display agonístico. Lanzamiento de los objetos citados por los chimpancés apuntando contra sus congéneres.	Agonística, display.
VAN LAWICK GOODALL, J. (1970)	Ramés pequeñas.	Aseo personal. Los chimpancés insertan las ramitas en su nariz y en sus dientes para el autogrooming.	Aseo personal. Autogrooming. Limpieza de nariz y dientes.
NISHIDA, T. (1973)	Bastones finos y gruesos, hojas, nervios centrales, pimpollos	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen los instrumentos en termiteros y posteriormente se comen las termitas adheridas a ellos.	Alimentación, comido, termitas
TELEKI, G. (1973)	Hojas y hierbas.	Absorción. Los chimpancés utilizan las hojas y hierbas como esponjas para absorber fluidos y partes blandas de restos de presas animales.	Alimentación (Fluidos animales).
McGREW, W.C. (1974)	Ramas deshojadas, lianas, nerviaciones de hojas, etc. (no descritas en el artículo, son las poropias de Gomba)	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen los instrumentos citados en los termiteros y posteriormente se comen las termitas adheridas a ellos.	Alimentación, comida, termitas
McGREW, W.C. (1979)	Ramas modificadas	Utilizan las ramas para recoger hormigas. Se observan diferencias en la frecuencia y motividad según el sexo (mayor en las hembras)	Alimentación. Obtención de hormigas.
McGREW, W.C. (1979)	Hojas de hierba, tiras de cortezas, trozos de enredaderas y ramitas.	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés utilizan los instrumentos citados para la pesca de termitas. Se observan diferencias en la eficiencia y frecuencia de pesca entre los dos sexos (mayor en las hembras)	Alimentación. Pesca de termitas.
NISHIDA, T. (1979)	Ramas, bastones.	Display agonístico. Los chimpancés rompen ramas o arrastran bastones en encuentros entre unidades de grupos de chimpancés en un contexto de ataque.	Agonística. Ataque a congéneres de otra unidad de grupo.
NISHIDA, T. (1979)	Tronco o contrafuerte de árboles.	Display agonístico. Intimidación. Los chimpancés dan golpes fuertes con las manos u troncos de árboles en señal de intimidación o advertencia agresiva a otros chimpancés en encuentros entre unidades de grupos (K y M).	Agonística. Intimidación.

NISHIDA, T. (1979)	Ramas de árboles.	Display agonístico. Intimidación. Advertencia. Un chimpancé sacude con fuerza ramas de árboles en encuentros entre unidades de grupos (K y M) como señal de advertencia.	Agonística. Intimidación.
NISHIDA, T. (1980)	Hojas	Display en contextos sexuales (23), dirigida a los observadores pidiendo comida (5), conductas de frustración o juego (13).	Comunicación, disp.sexual, juego, cond. desplazamiento?
NISHIDA, T. y UEHARA, S. (1980)	?	Sondear, investigar, alimentación. Uehara observa una única vez a un chimpanzé intentando "pescar termitas". Proponen que esta pesca de termitas el G. K la realiza exclusivamente en un breve periodo del año (el resto de año destruyen entrada termitero).	Alimentación. Obtención de termitas. Sondeo.
NISHIDA, T. y UEHARA, S. (1980)	Cortezas de árbol, enredaderas, ramitas, hierbas, bambú y juncos (Cyperus rotundus)	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés utilizan los instrumentos citados para la obtención y pesca de termitas. (N = 133)	Alimentación. Comida. Pesca de termitas.
NISHIDA, T. y UEHARA, S. (1980)	Bastones (N = 4)	Cavar. Los chimpancés cavan con los bastones la superficie del termitero para agrandarlo.	Alimentación. Obtención de termitas. Cavar.
KANO, T. (1982)	Ramas frondosas (con hojas)	Cobertura del cuerpo. Protección del cuerpo frente a la lluvia. Los chimpancés cubren su cuerpo con las ramas frondosas o modo de impermeable.	Abrigo. Cobertura del cuerpo frente a la lluvia. Protección.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Ramas de árboles, bastones y piedras.	Display agonístico. Los chimpancés lanzan desde los árboles hacia el suelo, ramas, bastones y piedras blenden bastones con una mano o golpean con ellos el suelo o arrastran ramas frondosas por el suelo con actitud de comunicación amenazante.	Agonística, display. Comunicación de amenazas.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Bastones.	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen y retiran los bastones de agujeros para obtener los insectos que se encuentran en ellos (Camponotus, Crematogaster y Pseudacanthotermes), obligándolos a salir del agujero.	Alimentación. Comida. Pesca de insectos.

NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Ramas y hojas del nido diario.	Aseo personal. Limpieza del cuerpo. Absorber, secar la humedad. Los chimpancés frotran su espalda húmeda y sus hombros tendidos de espaldas contra el nido para secarse la humedad.	Aseo personal. Limpieza del cuerpo. Absorver la humedad corporal.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Ramas, troncos de árboles.	Petición de alimento al observador (humano). Los chimpancés rompen ramas de árboles y les agitan como si fueran una bandera, o bien golpean el tronco de un árbol con un bastón e modo de tambor para solicitar alimento al observador.	Comunicación. Solicitud de alimento al observador.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Ramas frondosas.	Descansar, dormir. Realización del nido. Los chimpancés realizan con las ramas frondosas sus nidos o almohadones diarios para dormir.	Realización del nido. Descanso. Dormir.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Bastones.	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen los bastones en los termiteros y posteriormente los retiran para lamer las termitas que se quedan adheridas en los bastones.	Alimentación. Comida. Pesca de termitas.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Bastones.	Sondear, investigar, explorar. Los chimpancés olfatean bastones que introducen en agujeros o con los que tocan objetos extraños para explorarlos.	Exploración. Investigación de objetos extraños. Subsistencia.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Hojas.	Aseo personal. Limpieza del cuerpo. Los chimpancés se limpian el ano o la boca con hojas que cogen de los árboles.	Aseo personal. Limpieza del cuerpo.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Ramas de árboles, hierbas, enredaderas y hojas.	(ver tabla 10 de la referencia).	Alimentación, comida, termitas
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Ramas frondosas.	Cobertura del cuerpo. Los chimpancés utilizan las ramas frondosas levantándolas a modo de sombrilla para proteger su cuerpo cuando descansan o están en sus nidos.	Cobertura del cuerpo. Descanso.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Hojas de árboles.	Cortejo. Los chimpancés arrancan hojas y sujetan el borde con los labios y la boca causando un ruido característico.	Cortejo, display. Comunicación sexual.
NISHIDA, T. y HIRAIWA, M. (1982)	Bastones.	Sondear, investigar, alimentación. Los chimpancés introducen los	Alimentación. Comida. Obtención de miel.

		bestones en agujeros y posteriormente los retiran para lamer la miel que queda adherida en los bestones.	
HAYAKI, N. (1985)	Ramas, arbustos, hojas.	Sondear, investigar, explorar, hurgar, juego. Los chimpancés utilizan ramas y arbustos en juegos solitarios. También secuden, doblan cortan y mordisquean ramas y hojas en las manos y en la boca en play context o para-play context.	Conducta lúdica. Juego solitario o incitación al mismo
COLLINS, D.A. y McGREN, W.C. (1987)	?Ramitas, lianas, nerviaciones de hojas etc. (no consta en el artículo)	Sondear, investigar, alimentación. El grupo B (zona de Bilenge 9km. al N. de Kasoel) come Macrotermes cuando están disponibles usando instrumentos parecidos a los del grupo de Gombe.	Alimentación, comida, termitas (Macrotermes ?)
COLLINS, D.A. y McGREW, W.C. (1987)	?Ramitas, lianas, nerviaciones de hojas etc. (no consta en el artículo)	Sondear, investigar, alimentación. El grupo K no utiliza prácticamente instrum. Lo hipót. de los autores es que la especie de termitas más abundante en su zona (Pseudacanthotermes) puede comerse sin instrum. (Con lo que no hay dif. cult. con el grupo B)	Alimentación, comida, termitas ?