

# Eläinten työkalujen käyttö

Janette Arppi

LUK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma, ekologia

Oulun yliopisto

2019

## Sisällysluettelo

Johdanto .....	3
Ilmiön määrittely .....	3
Rajatapaukset .....	4
Työkalujen käyttöesimerkit .....	5
Ravinnon- ja vedenhankinta .....	5
Muut työkalujen käytön kohteet.....	12
Tietoisuus.....	15
Tavoitteellisuus.....	15
Syy-seuraussuhteen hahmottaminen .....	15
Oivallus .....	16
Suunnitelmallisuus.....	16
Vaikutukset aivojen morfologiaan.....	18
Nisäkkäillä.....	18
Linnuilla .....	18
Kaloilla .....	19
Sosiaalinen oppiminen työkalujen käytössä ja kulttuuri .....	21

## Johdanto

Pitkään ajateltiin, että työkalujen käyttö on yksi niistä asioista, joka erottaa ihmisen muista eläimistä (Seed & Byrne, 2010). Ensimmäiset tiedeyhteisön hyväksynnän saaneet raportit työkalujen käytöstä teki Jane Goodall Gomben kansallispuistossa, Tansaniassa, havainnoidessaan simpanssiuroksen (*Pan troglodytes*) termiittien onkimista pesästään ruohonkorren avulla ravinnoksi (Goodall, 1964). Sen jälkeen työkalujen käyttöä on raportoitu eri puolilta eläinkuntaa ((Bentley-Condit & Smith, 2010).

Parhaiten edustettuina ovat kuitenkin kädelliset, esimerkiksi simpanssit vaihtelevine työkalukulttuureineen (Gruber ym., 2010) ja tötökapusiiniapinat (*Sapajus apella*, ent. *Cebus apella*), jotka käyttävät kiveä vasarana rikkoessaan pähkinöitä (Antinucci & Visalberghi, 1986). Lisäksi myös linnut ovat hyvin edustettuina työkalujen käytössä; esimerkiksi uudenkaledonianvarikset (*Corvus moneduloides*), jotka rakentavat ongenkoukun tapaisia työkaluja päästäkseen käsiksi syvissä koloissa olevaan ravintoon (Hunt ym., 2006), sekä pikkukorppikotkat (*Neophron percnopterus*), jotka tiputtavat kiviä ilmasta strutsinmunien (*Struthio camelus*) päälle saadakseen ne rikki ja päästäkseen käsiksi niiden sisältöön (van Lawick-Goodall & van Lawick-Goodall, 1966). Huolimatta siitä, että pullokuonodelfiinit (*Tursiops* sp.) elävät hieman erilaisessa habitaatissa edellisiin esimerkkeihin verrattuna, on niilläkin havaittu työkalujen käyttöä (Mann ym., 2008). Australian Shark Bayn pullokuonodelfiinien populaation on raportoitu kantavan sienieläimiä (engl. marine sponge) kuonossaan etsiessään ravintoa meren hiekkapohjasta (Mann ym., 2008).

Vaikka pitkään ajateltiin, että työkalujen käyttö on vain älykkäiden, pitkälle kehittyneiden selkärankaisten, kuten lintujen ja nisäkkäistä kädellisten erityisominaisuus, on työkalujen käyttöä löydetty myös muista taksoneista. Jopa muutamilla selkärangattomilla on havaittu työkalujen käyttöä. Esimerkiksi *Amphioctopus marginatus* -tursaslaji kantaa mukanaan kookospähkinänkuoria suojautuakseen pedoilta (Finn ym., 2009) ja jotkin *Aphaenogaster* -suvun muurahaislajit käyttävät mm. lehtiä kuljettaessaan ravintoa pesään (Fellers & Fellers, 1976). Myös kaloilta on löydetty työkalujen käyttöä vastaavaa käyttäytymistä, esimerkiksi *Choerodon schoenleinii* -huulikalalaji (engl. black-spotted tuskfish) hakkaa simpukoita kiviin päästäkseen niiden sisältöön käsiksi ja ampujakalat (Toxotidae) saalistavat vedenpinnan yläpuolelle kaartuvassa kasvistossa olevia hyönteisiä ampumalla suustaan vesisuihkun, mikä pudottaa saaliin veteen kalan ulottuville (Brown, 2012). Joskin jälkimmäisessä tapauksessa hyväksyminen työkalujen käytöksi riippuu paljolti ilmiön määrittelystä, ja se lasketaan yleensä rajatapaukseksi.

## Ilmiön määrittely

Työkalujen käytön määrittely ei ole helppoa. Yksi varhaisimmista määritelmistä on Jane van Lawick-Goodallin (1971) määritelmä työkalujen käytölle: ”ulkoisen objektin käyttöä suun, nokan, käden tai kynnen jatkeena saavuttamaan välittömästi tavoitteen”. Toinen määritelmä työkalujen käytölle on, että ”työkalujen käyttö sisältää sellaisten elottomien objektien, joita ei ole sisäisesti tuotettu, manipulaatiota, ja jonka seurauksena on eläimen parantunut suorituskyky muokata jonkin erillisen objektin muotoa tai asemaa” (Alcock, 1972). Edellä mainitun määritelmän pohjalta on tehty yksi yleisesti hyväksytyimmistä määritelmistä työkalujen käytölle: ”yksilö käyttää objektia muokkaamaan toisen organismin, objektin tai itsensä muotoa, asemaa tai tilaa joko pitelemällä, kantamalla tai suoraan käyttämällä työkalua” (Beck, 1980).

Vaikka Beckin määritelmä on laajasti käytetty, ei sekään ole aivan ongelmaton. Määritelmä keskittyy vahvasti työkalujen käytön fyysisiin aspekteihin, samalla jättäen aisteihin ja kommunikaatioon

liittyvät aspektit määritelmän ulkopuolelle (St Amant & Horton, 2008). Määritelmän julkaisemisen jälkeen näistä on saatu runsaasti uutta tutkimustietoa, mitä ei ollut vielä olemassa julkaisuhetkellä (St Amant & Horton, 2008). Myös uusia työkalujen käyttötapauksia on tullut esille runsaasti määritelmän julkaisemisen jälkeen, eikä näistä kaikkia voida määritellä työkalujen käytöksi, vaikka ne ovat sitä selkeästi (St Amant & Horton, 2008). Esimerkiksi tapaus, jossa gorillan on havainnointu luonnossa käyttävän keppiä arvioidessaan veden syvyyttä kahlatessaan (St Amant & Horton, 2008). Gorillat eivät kuitenkaan ”muokkaa toisen organismin, objektin tai itsensä tilaa”, joten Beckin määritelmän mukaan kyseessä ei ole työkalujen käyttö (St Amant & Horton, 2008). Beckin määritelmä jättää ulkopuolelle myös mm. muodottomien materiaalien (esim. vesi) käyttämisen työkaluna; tapaukset, joissa työkalun käyttämisen funktio ei ole tarkasti määriteltävissä; työkalujen käyttötapaukset, joiden lopputulos ei ole onnistunut; sekä syötin käyttämisen ja tapaukset, joissa objektia lyödään esim. kiveä vasten (toisinpäin tapahtuessaan tämä määriteltäisiin työkalujen käytöksi) (St Amant & Horton, 2008).

St Amant ja Horton (2008) ovat ehdottaneet työkalujen käytölle päivitettyä määritelmää: ”Työkalujen käyttö on kontrolloitua ja tapahtuu käyttämällä vapaasti manipuloitavissa olevaa objektia (työkalu), kun tavoitteena on muokata toisen objektin, aineen, pinnan tai välittäjän (kohde, joka voi olla työkalun käyttäjä itse tai toinen organismi) fyysisten ominaisuuksien dynaamisen mekaanisen vuorovaikutuksen avulla, tai välittää informaatiota työkalun käyttäjän ja ympäristön tai toisen organismin välillä.”

### Rajatapaukset

Eläinten työkalujen käyttö on sellainen ilmiö, jonka määrittely ei ole ollut aivan yksiselitteistä, joten sen takia on olemassa paljon rajatapauksia, joita kutsutaan myös prototyökalujen käyttäjiksi (Lefebvre ym., 2002). Yleensä rajatapauksiksi luetaan sellaiset tapaukset, joissa työkalun käyttö ei täytä Beckin määritelmää. Silloin, kun eläin ei itse kannattele työkalua, vaan työkalu on esimerkiksi maassa, kyseessä on rajatapaus (Lefebvre ym., 2002). Tämän takia tapaukset, joissa eläin esimerkiksi tiputtaa tai iskee saaliinsa maahan tarkoituksenaan rikkoa se, määritellään rajatapaukseksi (Lefebvre ym., 2002). Myös syötin käyttäminen saaliin houkutteluun on samasta syystä rajatapaus (Lefebvre ym., 2002). Myös tapaukset, joissa työkalu muodotonta materiaalia (esim. vesi) tai työkalun funktiota ei voida tarkasti määritellä, ovat Beckin määritelmän ulkopuolella, ja näin rajatapauksia (St Amant & Horton, 2008). Oikeiden työkalujen käytön uskotaan olevan kognitiivisesti vaikeampaa kuin prototyökalujen, ja tämä on ainakin linnuilla havaittu vaikuttavan aivojen morfologiaan (Lefebvre ym., 2002).

## Työkalujen käyttöesimerkit

Listaan tässä kappaleessa työkalujen käyttöesimerkkejä pyrkien esittämään työkalujen käyttöä mahdollisimman laajasti eri puolilta eläinkuntaa. Kyseessä ei ole kuitenkaan kattava listaus kaikista eläinten työkalujen käyttötapauksista, vaan olen pyrkinyt valitsemaan tapaukset niin, että se sisältäisi tunnetuimmat tapaukset, sekä mahdollisimman laajasti tapauksia erilaisista habitaateista ja että lajit poikkeaisivat ekologiaaltaan toisistaan. Lisäksi olen valinnut ainoastaan sellaisia lajeja, joilla työkalujen käyttöä on tavattu luonnossa, koska se auttaa paremmin ymmärtämään niitä ekologisia paineita, jotka ovat johtaneet jollakin lajilla työkalujen käyttöön, kun taas toisilla ei. Tästä syystä olen jättänyt esimerkiksi bonobon eli kääpiösimpanssin työkalujen käytön esittelemättä, vaikka bonobon työkalujen käyttöä on tutkittu paljon vankeudessa (Bentley-Condit & Smith, 2010).

### Ravinnon- ja vedenhankinta

Ensimmäiset havainnot simpanssien (*Pan troglodytes*) työkalun käytöstä käynnistivät eläinten työkalujen käytön tutkimuksen. Se ei välttämättä ole ensimmäinen laji, jolla työkalujen käyttöä havaittiin (Bentley-Condit & Smith, 2010), mutta ensimmäinen, jonka työkalujen käytöstä tehdyt havainnot otettiin vakavasti laajemmin tiedeyhteisössä (Goodall, 1964). Ennen tätä uskottiin, että työkalujen käyttö on yksi niistä asioista, jotka erottavat ihmisen muusta eläinkunnasta. Simpanssitutkija Jane Goodall raportoi simpanssiuroksesta Gomben kansallispuistosta, Tansaniasta, joka onki termiittejä niiden keosta käyttämällä oksasta tekemäänsä työkalua. Sen jälkeen ei ollut muuta mahdollisuutta kuin hyväksyä, että työkalujen käyttö ei ole meidän erikoisominaisuutemme (Goodall, 1964). Viidessäkymmenessä vuodessa on tehty paljon tutkimusta simpanssien työkalujen käytöstä. Paljon uutta tietoa on paljastunut, esimerkiksi kuinka monimutkaista ja joustavaa se voi olla. Tämän lisäksi populaatioiden välillä on suuria eroavaisuuksia esimerkiksi yleisimpien työkalujen käyttö kohteiden välillä, samoin kun sen millaisia työkaluja käytetään (McGrew, 2010).

Monilla lajeilla, joilla työkalujen käyttöä esiintyy, on yleensä kyseessä yhdenlainen työkalu, jota käytetään aina samaan käyttötarkoitukseen. Simpansseilla kuitenkin työkalujen käyttö käsittää laajan valikoiman työkaluja hyvinkin erilaisin tilanteisiin. Vertaillen eri simpanssipopulaatioiden välistä variaatiota työkalujen käytössä, tutkijat ovat käyttäneet sanaa ”työkalupakki” (engl. toolkit) kuvaamaan tietyn populaation käyttämiä erilaisia työkaluja eri käyttötarkoituksiin (Watts, 2006). Keskimäärin ”työkalupakki” sisältää noin 20 työkalua (McGrew, 2010). Määrä pysyy aika lailla vakiona populaatioiden välillä. Esimerkiksi se, eläkö populaatio savannilla vai sademetsässä, ei näyttäisi vaikuttavan ”työkalupakin” kokoon (McGrew, 2010). Kuitenkin tähän on yksi poikkeus, nimittäin Ugandassa elävät kolme populaatiota (Budongo, Kanyawara ja Ngogo), joiden kaikkien ”työkalupakit” ovat vain noin puolet keskimääräisestä koosta. Syytä tähän ei tiedetä (McGrew, 2010). Sen lisäksi, että simpanssit käyttävät suurta joukkoa erilaisia työkaluja, niiden on havaittu käyttävän myös erilaisia työkalusarjoja (engl. tool sets), mikä tarkoittaa sitä, että yksilö käyttää kahta tai useampaa työkalua peräkkäin saavuttaakseen yhden tavoitteen (McGrew, 2010).

Simpanssien työkalujen käytön pääpaino on ravinnonhankinnassa (Watts, 2008), kuten termiittien ja muurahaisten nappaamisesta niiden pesistä oksaa apuna käyttäen (Goodall, 1964, Yamamoto ym., 2008) tai käsiksi pääsy mehiläisten pesien sisällä olevaan hunajaan ja toukkiin (Sanz & Morgan, 2009). Vuonna 2007 tehtiin ensimmäinen havainto siitä, että simpanssit (alalaji *verus*) käyttivät keihään kaltaisia työkaluja osana senegalingalagojen (*Galago senegalensis*) metsästystä (Pruetz & Bertolani, 2007). Hyvin merkittävän siitä teki se, että se oli ensimmäinen havainto työkalujen käytöstä metsästykseseen muulla kädellislajilla kuin ihmisellä (Pruetz & Bertolani, 2007). Näiden

lisäksi simpanssit myös käyttävät kiviä vasaran tavoin rikkoessaan pähkinöitä, mutta tätä on tavattu ainoastaan länsiafrikkalaisella *verus* -alalajilla (Watts, 2007).

Eri simpanssipopulaatiot ovat kehittäneet erilaisia keinoja päästä käsiksi mehiläispesien hunajaan ja toukkiin työkalujen avulla (Sanz & Morgan, 2009). Esimerkiksi populaatiossa A yksilöt käyttävät oksaa kastamalla sitä hunajaan, kun taas populaatiossa B yksilöt hakkaavat oksalla mehiläispesän rikki, kunnes pääsevät sen sisältöön käsiksi (Sanz & Morgan, 2009). Pääsääntöisesti simpanssit keräävät hunajamehiläisten (*Apis*) ja pistimettömien mehiläislajien (*Meliponini*) hunajaa, mutta Länsi-Afrikassa on tavattu myös rautamehiläisten (*Xylocopa* sp.) hunajan keräämistä (Sanz & Morgan, 2009). Hunajamehiläisten pesät saattava sisältää jopa useita kilogrammoja hunajaa, kun taas pistimettömien mehiläislajien pesät harvoin sisältävät yli kilogrammaa hunajaa (Sanz & Morgan, 2009).

Monet mehiläislajit ovat kehittäneet tehokkaita keinoja suojella pesäänsä, jotka usein sisältävät pesän tekemisen mahdollisimman läpäisemättömäksi pedoille ja sen rakentamisen suojaisaan paikkaan (Sanz & Morgan, 2009). Näiden lisäksi yksi yleinen keino suojella pesää on karkottaa tai pistää tunkeutujaa. Sekä hunajaismehiläiset, että pistimettömät mehiläislajit erittävät hälytysferomoneja opastaakseen lajitoverinsa tunkeutujan luokse (Sanz & Morgan, 2009). Mehiläisten puolustuskeinoista johtuen simpanssien on täytynyt kehittää keinoja suojautuakseen mehiläisten hyökkäyksestä, päästäkseen pesää suojelevien rakenteiden ohi, sekä päästäkseen käsiksi itse hunajaan ja toukkiin (Sanz & Morgan, 2009).

Yleisin ja laajimmilla käytetty tapa on työkalun, yleensä oksan, kastaminen hunajassa (Sanz & Morgan, 2009). Simpanssit saattavat myös ensin irrottaa koko pesän tai esimerkiksi oksan, jossa se on kiinni, ja vasta sen jälkeen yrittää päästä käsiksi hunajaan oksalla kastamalla (Sanz & Morgan, 2009). Myös maassa pesivien lajien pesien kaivamista tai kankeamista auki työkalun avulla on havaittu (Sanz & Morgan, 2009). Näiden lisäksi myös työkalua vipuna käyttämällä pesän suuaukon suurentamista on raportoitu (Sanz & Morgan, 2009). Harvinainen työkalujen käytön muoto hunajaan käsiksi pääsemiseksi on hakata työkalulla koko pesä rikki, mutta kuitenkin joissakin populaatioissa, esimerkiksi Kongon altaan alueella, se näyttäisi olevan pääasiallinen tapa (Sanz & Morgan, 2009).

Työkalujen käyttö simpansseilla, kun kohteena ovat muurahaiset, on hyvin populaatiosidonnaista, eikä sitä esiinny kaikissa populaatioissa (Yamamoto ym., 2008). Muurahaisten nappaaminen työkalun avulla jaetaan ”muurahaisdippaukseen” (engl. ant-dipping) ja muurahaisten onkimiseen (engl. ant-fishing) (Yamamoto ym., 2008). Näitä kahta erottaa se, millaisia muurahaisia yksilö pyydystää (Yamamoto ym., 2008). ”Muurahaisdippauksen” kohteena ovat *Dorylus* spp. -muurahaiset (engl. driver ants), jotka elävät maanpinnalla, kun taas muurahaisten onkimisen kohteena ovat puissa elävät hevosmuurahaiset (*Camponotus* spp.) (Yamamoto ym., 2008). Tämän lisäksi eroavaisuuksia on esimerkiksi työkaluna käytetyn oksan pituudessa, yleensä ”muurahaisdippauksessa pidempi kuin muurahaisten onkimisessa (Yamamoto ym., 2008). ”Muurahaisdippausta” on tavattu populaatioilla Gomben luonnonpuistossa, Tansaniassa sekä Tai:n metsässä, Norsunluurannikolla. Muurahaisten onkimista esiintyy pääsääntöisesti Mahalen simpanssipopulaatioilla, Tansaniassa, jossa ei ole koskaan toisaalta havaittu ”muurahaisdippausta” (Yamamoto ym., 2008).

Bossoussa, Guineassa, ei ollut koskaan havaittu muurahaisten onkimista ennen vuotta 2003, vaikka kyseinen populaatio (alalaji *verus*) on hyvin tunnettu (Yamamoto ym., 2008). Toisaalta ”muurahaisdippaus” on populaation keskuudessa yleistä (Yamamoto ym., 2008). Kuitenkin vuonna 2003 tehtiin havainto silloin 5-vuotiaasta urossimpanssista, joka käytti kumpaakin metodologiaa. Ne olivat edelleen käytössä, kun kyseistä urosta havainnoitiin vuonna 2005 (Yamamoto ym., 2008). Kahden

vuoden aikana uroksen työkaluna käyttämät oksat olivat lisäksi muuttuneet lyhyemmiksi ja vuonna 2005 tehdyissä havainnoissa uros oli kehittynyt työkalujen käytössä mm. siten, että se pystyi helpommin välttämään muurahaisten puremia (Yamamoto ym., 2008). Tapauksen tekee mielenkiintoiseksi se, että kyseiseen simpanssipopulaatioon ei ollut tapahtunut tulomuuttoa pitkään aikaan, joten kyseinen uros ei ole pystynyt oppimaan uutta muurahaisten nappaustapaa toiselta yksilöltä, vaan on mitä luultavammin kehittänyt käyttämänsä muurahaisten onkimisen muokkaamalla ”muurahaisdippausta” (Yamamoto ym., 2008).

Fongolin simpanssipopulaatio (alalaji *verus*) Senegalissa elää mosaiikkimaisessa savannihabitaatissa (Pruetz & Bertolani, 2007). Vuosina 2005–2006 on tehty havaintoja tämän populaation työkalujen käytöstä metsästyksen yhteydessä (Pruetz & Bertolani, 2007). Simpanssit käyttivät hampailla teroittamia oksia ajaakseen senegalingalagoja ulos ontoista oksista tai puunrungoista, jossa ne piileskelivät (Pruetz & Bertolani, 2007). Keihäsmäiseksi teroitettu oksa tökättiin voimalla onttoon puuhun, jossa saalis piilotteli (Pruetz & Bertolani, 2007). Tökkäysten välillä työkalua käyttävä yksilö saattoi nuolla tai haistella oksan kärkeä (Pruetz & Bertolani, 2007). Osissa havainnoissa oli selvästi nähtävissä, että työkalun käyttäjä halusi vahingoittaa saaliskohdettaan, ja mahdollisesti joissakin tapauksessa onnistui jopa tappamaan sen työkalua käyttämällä (Pruetz & Bertolani, 2007). Toinen tämän työkalun käytön funktioista on mahdollisesti ollut myös saada onttoon puuhun sen verran suuri kolo, että simpanssi pääsisi käsiksi saaliiseensa, ja onnistuikin osassa havainnoista tässä (Pruetz & Bertolani, 2007).

Työkalujen käytön esiintyessä metsästyksessä oli jonkin verran eroavaisuuksia simpanssien tavanomaisesta metsästyskäyttäytymisestä (Pruetz & Bertolani, 2007). Yleensä metsästykseseen osallistuvat ainoastaan aikuiset urokset. Kun työkaluja käytettiin, mukana oli myös naaraita ja nuoria yksilöitä. Myös saalislaji erosi simpanssien pääasiallisesta saaliista, jotka ovat piliocolobuksia (engl. red colobus, *Piliocolobus* sp.) (Pruetz & Bertolani, 2007).

Kapusiiniapinoiden alaheimo Cebinae jakaantuu nykyään kahteen sukuun, jotka ovat *Cebus* ja *Sapajus*, mutta aikaisemmin kaikki lajit kuuluivat sukuun *Cebus* (Alfaro ym., 2012). *Sapajus* -suvussa työkalujen käyttö näyttäisi olevan yleisempää havaintojen perusteella kuin *Cebus* -suvussa. *Cebus* -suvussa työkalujen käyttöä havaittu ainoastaan lajeilla *C. olivaceus* (suom. vaaleakapusiiniapina, engl. wedge-capped capuchin), *C. albifrons* (suom. valko-otsakapusiiniapina, engl. white-fronted capuchin), josta vain alalajilla *trinitatis* (Bentley-Condit & Smith, 2010), sekä lajilla *C. capucinus* (engl. white-faced capuchin) lehtien ulkoista lääkinnällistä käyttöä (Baker, 1996), josta lisää myöhemmin. Suvun *Sapajus* lajeista työkalujen käyttöä on raportoitu lajeilla *S. apella* (suom. töyhtökapusiiniapina, engl. tufted capuchin), *S. xanthosternos* (engl. yellow-breasted capuchin) ja *S. libidinosus* (bearded capuchin), joista jälkimmäiseksi mainitusta on tehty eniten havaintoja luonnossa kapusiiniapinoiden työkalujen käytön suhteen (Bentley-Condit & Smith, 2010). Lisäksi *S. nigritus* -lajilla (engl. black capuchin) on havaittu kompleksista palmusiementen manipulaatiota luonnossa (Ottoni & Izar, 2008). Kapusiiniapinoista tehdyt työkalujen käyttöhavainnot liittyvät yleensä ravinnonhankintaan, ja tunnetuimpana näistä on kiven käyttäminen vasarana rikkoakseen pähkinöitä tai päästäkseen käsiksi kovakuorisen hedelmän sisältöön (Ottoni & Izar, 2008).

Ensimmäiset luotettavat raportit, lukuun ottamatta yksittäisistä yksilöistä tehtyä havaintoja, kapusiiniapinoiden työkalujen käytöstä on tehty vankeudessa elävistä *C. apella*-lajin yksilöistä (Antinucci & Visalberghi, 1986). *C. apella* -lajilla onkin tämän jälkeen tutkittu vankeudessa ainoana lajina kapusiiniapinoista työkalujen käyttöä (Bentley-Condit & Smith, 2010), ensin pähkinöiden

rikkomista kiveä vasarana käyttäen, siirtyen monimutkaisiin keinotekoisiiin työkalunkäyttö tehtäviin, ja lopulta esim. itsekontrollia työkalujen käytössä ja syy- ja seuraussuhteen käsittämistä (Antinucci & Visalberghi, 1986; Visalberghi & Limongelli, 1994; Evans & Westergaard, 2006).

Kuitenkin vasta 1990-luvun lopulla on raportoitu ensimmäiset havainnot useamman kuin yhden yksilön spontaanista työkalujen käytöstä luonnossa (Ottoni & Izar, 2008). Tähän osasyynä on mahdollisesti se, ettei uskottu, että kapusiiniapinoilla esiintyisi työkalujen käyttöä luonnossa, koska luultiin kaikkien uuden maailman apinalajien elävän suurimmaksi osaksi puissa (Ottoni & Izar, 2008). Lisäksi ajateltiin, että kapusiiniapinoiden taitava ruuan manipulointi olisi aiheuttanut työkalujen käytön tarpeettomaksi (de A. Moura & Lee, 2004). Edellä mainitut 1990-luvun lopun havainnot raportoitiin *S. libidinosus* -lajilta Paraíba osavaltiossa Brasiliassa 1997, jossa oli kyseessä pähkinöiden rikkominen käyttämällä kiveä vasarana (Ottoni & Izar, 2008), sekä *C. albifrons* -lajin *trinitatis* -alalajilta Trinidadilla 1998, jossa useamman yksilön havaittiin käyttävän lehtiä kuppina saadakseen vettä puiden onkaloista (Phillips, 1998). Vuoden 1997 jälkeen lajista *S. libidinosus* on tehty useita havaintoja ja pidempiaikaisiakin tutkimuksia työkalujen käytöstä (Ottoni & Izar, 2008). Pähkinöiden rikkomisen kiveä vasarana käyttäen lisäksi on havaittu muitakin työkalun käytön muotoja, esim. juurimukuloiden kaivamista maasta kiven avulla, toukkien ja hyönteisten pilkkomista oksan avulla, sekä oksien käyttämistä päästäkseen käsiksi ravintoon tai veteen halkeamissa, onkaloissa tai hyönteisten pesissä (Ottoni & Izar, 2009). Serra de Capivaran luonnonpuistossa, Brazilian caatinga -tyyppisessä kuivassa metsässä toteutetussa seitsemän vuoden tutkimuksessa havaittiin kyseisessä *S. libidinosus* populaatiossa työkalujen käyttö hyvin yleiseksi (keskiarvona 5,1 havaintoa/vrk) ja kaikkia edellä mainittuja työkalun käytön muotoja havaittiin. Yleisintä oli kiven käyttäminen kaivaessa joko juuria, juurimukuloita tai hyönteisiä (de A. Moura & Lee, 2004). Vuoteen 2003 asti *S. libidinosus* oli ainoa kapusiiniapinalaji, jolla oli luonnossa tavattu pähkinöiden, siementen tai kovien hedelmien rikkomista käyttämällä kiveä vasaran tavoin (Canale ym., 2009). Aikavälillä 2003-2005 toteutetussa tutkimuksessa havaittiin myös *S. xanthosternos* lajin käyttävän kiviä vasaran tavoin hyvin samankaltaisesti kuin *S. libidinosus* (Canale ym., 2009).

Luonnossa on havaittu, että kapusiiniapinoiden työkalujen käyttö ei ole yhtä yleistä eri lajien kesken (Ottoni & Izar, 2008). Pääsyy tähän uskotaan olevan lajien erilaiset habitaatit (Ottoni & Izar, 2008). Myös genetiikalla voi olla jotain osaa tässä asiassa (Ottoni & Izar, 2008). On havaittu, että lajeilla ja populaatioilla, joiden habitaattina on terrestrinen ympäristö, on myös työkalujen käytön todennäköisyys suurempi (Ottoni & Izar, 2008). Yleisimmin työkalujen käyttöä on raportoitu lajilta *S. libidinosus*, jonka habitaatti on savanninkaltaiset cerrado ja caatinga (Ottoni & Izar, 2008). Tämänkaltaisessa habitaatissa apinat liikkuvat enemmän kahdella jalalla ja pystyvät siten kantamaan myös objekteja tehokkaammin käsissään (Ottoni & Izar, 2008). Vähäinen predaatoririski nostaa myös työkalujen käytön todennäköisyyttä populaatiossa (Ottoni & Izar, 2008). Jotkut tutkijat ovat myös ehdottaneet, että ravinnon määrä tai lähinnä sen puute selittäisi työkalujen käytön ilmenemistä populaatiossa (Ottoni & Izar, 2008). Kuitenkin näyttäisi, että terrestrinen ympäristö selittäisi sen, ilmeneekö populaatiossa työkalujen käyttöä vai ei (Ottoni & Izar, 2008).

Vaikka nisäkkäiden työkalujen käyttöä selvästi dominoivat kädelliset, tavataan sitä myös muilla nisäkästaksoneilla. Merisaukot (*Enhydra lutris*) käyttävät kovia objekteja, esimerkiksi kiviä, apunaan rikkoessaan ravinnoksi käyttämiensä selkärangattomien kovan kuoren (Fujii ym., 2015). Saukot käyttävät esimerkiksi kiveä joko vasaran tavoin hakaten sillä saalistaan, tai käyttämällä sitä alaisimen tavoin (Fujii ym., 2015).



Kuitenkin merisaukkojen ruokavalioon kuuluvat selkärangattomat eivät yksinomaan ole kovan kalkkikuoren omaavia kotiloita (*Gastropoda*) ja simpukoita (*Bivalvia*), vaan ne syövät myös mm. merisiilejä (*Echinoidea*), kymmenjalkaisia (*Decapoda*), sekä pehmeäkuorisia matoja ja pääjalkaisia (*Cephalopoda*) (Fujii ym., 2015). Työkalujen käyttö näyttäisi kuitenkin liittyvän pääasiassa kotiloiden ja simpukoiden käyttämiseen ravintona, eikä sitä juurikaan esiinny muiden edellä mainittujen taksonien ravinnonkäytön yhteydessä (Fujii ym., 2015). Yksilöt käyttävät työkalua usein monia kertoja säilyttäen sitä myös sukellusten aikana pitäen sitä kainalossaan, ja hylkäävät sen vasta, kun sille ei ole enää käyttöä (Fujii ym., 2015).

Tutkimuksessa, jossa seurattiin neljää populaatiota Alaskassa ja neljää populaatiota Kaliforniassa, havaittiin, etteivät kaikki populaatioiden yksilöt käyttäneet työkaluja, mutta jokaisesta populaatiosta oli löydettävissä työkalujen käyttöä (Fujii ym., 2015). Tässä tutkimuksessa havaittiin myös, että työkalujen käytön todennäköisyys vaihteli saman yksilön sukellusten, saman populaatioiden yksilöiden ja populaatioiden välillä (Fujii ym., 2015). Vaikka yksilö ei käyttäisikään työkalua, ei kovan kalkkikuoren omaavien saaliiden sisältö ole niiltä ulottumattomissa, sillä merisaukon puruvoima riittää yleensä rikkomaan simpukan tai kotilon kuoren (Fujii ym., 2015). Työkalujen käyttö kuitenkin poistaa hampaiden vahingoittumisen riskin avatessa saalista ja säästää aikaa (Fujii ym., 2015). Koska vankeudessa on havainnointu myös nuorten ja kokemattomien yksilöiden käyttävän kiviä päästäkseen käsiksi saaliin sisältöön ilman harjoittelua, työkalujen käyttö lajin sisällä ei voi siirtyä sosiaalisen oppimisen kautta yksilöltä toiselle, vaan sen täytyy olla ainakin osittain geneettisesti periytyvää (Fujii ym., 2015). On ehdotettu, että työkalujen käyttö olisi ainakin osittain merisaukkojen vaste niiden saalislajien morfologiaan (kovakuorisuus) (Fujii ym., 2015). Työkalujen käytön määrä vaihtelee myös populaatioiden välillä, mihin uskotaan syinä olevan erot työkalujen saatavuudessa, kovakuoristen saaliseläinten kuoren paksuuden vaihtelut, geneettiset eroavaisuudet populaatioiden välillä ja populaatioiden ruokavalion eroavaisuudet (Fujii ym., 2015).

Merisaukot eivät kuitenkaan ole ainoita merinisäkkäitä, joilla työkalujen käyttöä on tavattu. Esimerkiksi veden fyysiset ominaisuudet ja vedessä elävien eläinten tarttumaraajojen puute ovat ainakin osasyitä monien merinisäkkäiden, mm. valaiden, puutteelliseen edustukseen työkalujen käyttäjissä. Kuitenkin Australian Shark Bayn pullokuonodelfiinien populaatiossa on havaittu työkalujen käyttöä, sillä nämä delfiinit käyttävät sienieläimiä etsiessään merenpohjasta ravintoa tonkimalla, mutta eivät napatessaan saalista (Mann ym., 2008).

Tämän käytöksen huomattiin olevan voimakkaasti sidoksissa sukupuoleen (naarilla yleisintä), sekä delfiinin habitaattiin (yleisintä syvissä uomissa) (Mann ym., 2008). Habitaattina syvien uomien uskotaan olevan epäsuotuisia, ja niissä onkin pienimmät naarastiheydet (Mann ym., 2008). Kuitenkin tässä habitaatissa sienieläinten käyttäminen on pääasiallinen ravinnonhankintatapa, joten on mahdollista, että sienieläimiä käyttämällä delfiinit pääsevät käsiksi ravintoon, joka olisi muuten niiden saavuttamattomissa (hiekan seassa lymyävät kalat) (Mann ym., 2008).

Lisäksi käytöksen takana on luultavammin sosiaalinen oppiminen ja varsinkin naaraspoikaset omaksuvat käytöksen emoltaan. Ei ole tiedossa tapauksia, jossa delfiini olisi omaksunut kyseisen ravinnonhankintatavan muulta yksilöltä kuin emoltaan. Niissä tapauksissa, kun sienieläimiä käyttävän yksilön emo oli tiedossa, käytti sekin usein samaa ravinnonhankintakeinoa (Mann ym., 2008). Kuitenkin tällä ravinnonhankintatavalla on myös hintansa, sillä delfiinit joutuvat käyttämään enemmän aikaa ravinnonhankintaan, sukeltamaan syvemmälle ja pidempään. Tämän vuoksi niille jää vähemmän aikaa muuhun esimerkiksi sosiaaliseen kanssakäymiseen (Mann ym., 2008). Kuitenkaan

ravinnonhankintatapa ei näyttäisi vaikuttavan naaraiden jälkeläismenestykseen, joten ilmeisesti tämä ravinnonhankintakeino maksaa itsensä takaisin (Mann ym., 2008).

Gálapagossaarilla eläviin darwininsirkkuihin (alaheimo Geospizinae) kuuluva tikkusirkku (*Camarhynchus pallidus*) on ehkä yksi kuuluisimmista ja ensimmäisenä havaituista lintujen työkalujen käytön tapauksista (Teblich ym., 2002). Luonnossa tikkusirkku käyttää oksia ja kaktuksen piikkejä päästäkseen käsiksi puiden koloissa oleviin niveljalkaisiin (Arthropoda), jotka olisivat muuten sen ulottumattomissa (Teblich ym., 2002). Tikkusirkkujen työkalujen käytön syynä on todennäköisesti niiden habitaatin suuri vuodenaikaisvaihtelu, ja se, että kasvillisuus vaihtelee suuresti korkeusgradientin suhteen (Teblich ym., 2002). On havaittu, että kesäkuusta joulukuuhun kestäväällä kuivalla kaudella, kun ravintotilanne on huono kuivilla alueilla, tikkusirkut saalistavat jopa puolet ravinnostaan yllämainitulla työkalujen käytön metodilla (Teblich ym., 2002). Pääasiassa kosteita metsäalueita käsittävällä *Scalesia*-vyöhykkeellä (hallitseva puulaji *Scalesia pedunculata*) elävät tikkusirkut eivät juurikaan käytä työkaluja, mikä on luultavasti seurausta paremmasta ravintotilanteesta (Teblich ym., 2002). Kun ravintotilanne on hyvä, ei työkalujen käyttäminen ole tarpeeksi kannattavaa esimerkiksi energian ja ajan suhteen, sillä myös ravintoa on saatavissa myös vähemmällä vaivalla (Teblich ym., 2002). Tätä päätelmää tukevat se, että tikkusirkut käyttävät työkaluja ravinnonhankinnassa enemmän kuivalla kaudella kuin kosteampana vuodenaikana, sekä se, että kosteamman *Scalesia*-vyöhykkeen tikkusirkut eivät juurikaan käytä työkaluja verrattuna kuivan alueen tikkusirkkuihin (Teblich ym., 2002).

Varikset (*Corvus*) ovat yksi niistä lintusuvuista, joka on varsin hyvin edustettuna työkalujen käyttötapauksissa (Lefebvre ym., 2002). Vuoteen 2009 mennessä yhteensä yhdeksältä lajilta oli raportoitu oikeaa työkalujen käyttöä luonnossa (Bentley-Condit & Smith, 2010). Nämä lajit ovat amerikanvaris (*C. brachyrhynchos*), rantavaris (*C. caurinus*), korppi (*C. corax*), nokivaris (*C. corone*), mustavaris (*C. frugilegus*), uudenkaledonianvaris (*C. moneduloides*), intianvaris (*C. splendens*), kalastajavaris (*C. ossifragus*) ja lyhytprstökorppi (*C. rhipidurus*), tosin kahdella jälkimmäisellä lajilla työkalun käyttötapaus oli raportoitu ainoastaan yhdestä yksilöstä (Bentley-Condit & Smith, 2010). Lukuun ottamatta korppia ja kalastajavarista muilla yllämainituilla lajeilla ainakin osa työkalujen käytöstä liittyy ravinnonhankintaan (Bentley-Condit & Smith, 2010).

Eniten työkalujen käyttöä on tutkittu variksista uudenkaledonianvariksella, joka luonnossa käyttää tikkuja ja oksista tekemiään koukkumaisia työkaluja päästäkseen käsiksi syvissä puunkoloissa olevaan ravintoon, esimerkiksi toukkiin (Hunt ym., 2006). Luonnossa eläville uudenkaledonianvariksille tehdyssä tutkimuksessa havaittiin, että tavoitellessaan ravintoa puunkoloista linnut tekevät yleensä ensin joka kerran noin saman pituisen työkalun, joka kuitenkin osoittautuu yleensä liian lyhyeksi syvimpien puunkolojen tapauksissa (Hunt ym., 2006). Ensimmäisen työkalun jälkeen lintu yleensä heti seuraavan työkalun, joka oli yleensä sopivan pituinen (Hunt ym., 2006). Tämän perusteella vaikuttaisi, että uudenkaledonianvarikset ymmärtävät miksi niiden ensimmäinen työkalu ei toimi halutulla tavalla. Täten ne omaavat ainakin jonkinlaisen käsityksen ympäristönsä fyysisistä ominaisuuksista (Hunt ym., 2006). Luonnossa tehtyjen tutkimusten lisäksi uudenkaledonianvariksilla on tehty iso joukko tutkimuksia vankeudessa, joissa on tutkittu esimerkiksi työkalujen käytön tavoitteellisuutta (Seed & Byrne, 2010), sekä peräkkäistä työkalujen käyttöä. Tuolloin lintu tarvitsee yhtä työkalua saadakseen sen avulla käyttöönsä sen työkalun, jonka avulla se voi saavuttaa haluamansa tavoitteen (Wimpenny ym., 2009).

Toinen laji, jolla on tutkittu työkalujen käyttöä vankeudessa, on uudenkaledonianvariksen lisäksi mustavaris (Seed & Byrne, 2010). Muita esimerkkejä *Corvus* -suvun lajien työkalujen käytöstä ovat

mm. amerikanvariksen tammenterhojen murskaaminen kiven avulla luonnossa ja vankeudessa rantavariksen oksan käyttö pähkinöiden kankeamiseen bambunoksan sisältä (Lefebvre ym., 2002).

Pikkukorppikotkien (*Neophron percnopterus*) ruokavalioon kuuluvat suurten lintujen munat, mutta niiden sisältöön ei ole helppo päästä käsiksi, joten pikkukorppikotkat käyttävät apunaan kiviä (Barcell ym., 2015). Lintu lentää korkealla ilmaan kivi kynsissään. Se päästää kivistä irti tähdäten munaan, jonka se aikoo rikkoa, toistaen tätä useamman kerran (van Lawick-Goodall & van Lawick-Goodall, 1966). Kun tätä käytöstä havaittiin ensimmäisiä kertoja, oli kohteena strutsinmuna (*Struthio camelus*) (van Lawick-Goodall & van Lawick-Goodall, 1966). Myöhemmin on raportoitu, että pikkukorppikotkat käyttävät samaa menetelmää myös muiden suurten lintujen munien rikkomiseen. Esimerkiksi Etelä-Espanjassa on tehty havainto, jossa pikkukorppikotkapari rikkoi tällä menetelmällä hanhikorppikotkan (*Gyps vulvus*) munan (Barcell ym., 2015).

Preeriapöllön (*Athene cunicularia*) on havaittu keräävän pesäkolonsa ympärille nisäkkäiden lantaa (Levey ym., 2004). On huomattu, että jos lanta poistetaan kolon ympäriltä, pöllö korvaa nopeasti menetetyn lannan uudella. Voidaan siis olettaa, että lannalla on jokin merkitys pöllölle (Levey ym., 2004). Lannan keräämisen syistä on esitetty kaksi hypoteesia: joko preeriapöllö käyttää lantaa syöttinä saalistaessaan pääravintoaan lantakuoriaisia, tai se kätkee pesäkolonsa hajun maapedoilta (Levey ym., 2004). Kuitenkin jälkimmäistä hypoteesia testatessa ei havaittu eroavaisuutta pesän pedoilta säilymisen suhteen sen välillä, oliko pesän ympärillä lantaa vai ei (Levey ym., 2004). Tosin tätä testattiin ainoastaan pöllönmunilla. On mahdollista, että jos kyseessä olisivat olleet jo kuoriutuneet linnunpoikaset, niin eroavaisuutta olisi ollut (Levey ym., 2004). Syöttihypoteesille kuitenkin saatiin sitä tukevia tuloksia tutkimuksessa, jossa manipuloitiin preeriapöllöjen pesäkolojen ympäröivän lannan määrää (Levey ym., 2004). Pöllöjen ruuanjäänteitä ja ulosteita analysoimalla saatiin tulokseksi, että kun pesäkolon ympärillä oli lantaa, pöllöt söivät kymmenen kertaa enemmän lantakuoriaisia ja saalislajien määrä kasvoi kuusi kertaa suuremmaksi (Levey ym., 2004).

Täysipainoisesti vedessä elävillä eläimillä työkalujen käyttö on paljon harvinaisempaa kuin maalla elävillä, sillä niillä harvoin on tarttumiseen sopivia raajoja. Työkalun käyttäminen suulla on harvoin käytännöllistä. Lisäksi vesi yleensä heikentää työkalun aiheuttamaa vaikutusta, esimerkiksi jos jotain objektia käytetään toisen rikkomiseen (Brown, 2012). Kuitenkin *Choerodon schoenleinii* -huulikalalajin (engl. black-spotted tuskfish) on raportoitu ja videoitu rikkovan sydänsimpukoita (Cardiidae) käyttäen merenpohjalla olevaa sopivan muotoista kiveä ikään kuin alasimena. Kala lyö simpukkaa sitä vasten tietyssä kulmassa päästäkseen käsiksi simpukan pehmeään sisältöön (Jones ym., 2011). Pitää ottaa kuitenkin huomioon, että tämä tapaus ei täytä yleisesti hyväksyttyä määritelmää työkalujen käytöstä (Beck, 1980), koska kala lyö simpukkaa kiveen eikä toisinpäin. Näin kyseessä on rajatapaus.

Selkärangattomien työkalujen käyttö on harvinaista. Tietävästi ensimmäinen sosiaalisten hyönteisten työkalujen käyttöä koskeva raportti on tehty neljästä pistinmuurahaisten (Myrmicinae) alaheimoon kuuluvan *Aphaenogaster* -suvun muurahaislajista, jotka ovat *A. rudis*, *A. treatae*, *A. tennesseensis* ja *A. fulva* (Fellers & Fellers, 1976). Näillä muurahaisilla on havaittu, että ne käyttävät esimerkiksi lehtiä apuna kuljettaessaan mm. nestemäistä ravintoa pesäänsä (Fellers & Fellers, 1976). Yhdysvaltojen Marylandin osavaltiossa *A. rudis* -lajilla toteutetussa tutkimuksessa havaittiin, että löydettyään ravintoa, joka oli tässä tutkimuksessa hyytelöä, muurahaiset poistuvat paikalta ja palasivat sinne takaisin kantaen lehden paloja. Ne aseteltiin hyytelön päälle ja jätettiin siihen joksikin aikaa (Fellers & Fellers, 1976). Kun lehdenpalat olivat imeneet itseensä tarpeeksi hyytelöä, muurahaiset kantoivat ne pesäänsä (Fellers & Fellers, 1976). Muissa tehdyissä kokeissa havaittiin, että muurahaiset käyttivät

samaa metodologia myös esim. kuolleiden hyönteisten ruumiinnesteiden ja mädäntyneiden hedelmien nesteen kuljettamiseen. Muurahaiset käyttivät lehdenpalojen lisäksi mm. neulasia, kuivuneita mutapaakkuja ja pieniä lahoppunpalasia (Fellers & Fellers, 1976). Näiden neljän lajin yli 50:ssä koloniassa havaittiin työkalujen käyttöä, mutta yleisintä se oli *A. rudis* -lajilla (Fellers & Fellers, 1976). On ehdotettu, että koska kyseinen laji pystyy heikosti kilpailemaan muita alueella esiintyviä muurahaislajeja vastaan, niin se hyötyisi siitä, että työkalujen käytön ansiosta sen ei tarvitse olla ruokapaikalla niin pitkää aikaa. Täten se pystyy välttelemään kilpailevien lajien muurahaisten aggressiivista käyttäytymistä (Fellers & Fellers, 1976).

### Muut työkalujen käytön kohteet

Aikaisemmin esitellyn ravinnonhankintaan liittyvän työkalujen käytön lisäksi simpansseilla tavataan myös muuta työkalujen käyttöä, esimerkiksi apuna puhdistautumiseen tai osana sosiaalista kanssakäymistä (Watts, 2007). Hygieniää edistävästä työkalujen käytön tavoista yleisimpiä ovat lehtien käyttäminen ulosteen tai muun lian pyyhkimiseen turkista tai haavojen taputteluun (Watts, 2007). Yksi esimerkki työkalujen käytöstä osana sosiaalista kanssakäymistä, on lehtien leikkaamisen (engl. leaf-clipping) (Watts, 2007). Yksilö pitää yhtä lehteä kiinni sen ruodista vetäen sitä samalla huuliensa välistä vaakasuunnassa irrottaakseen lehtilavan keskisuonesta (Watts, 2007). Tämän käytöksen funktiona on luultavasti saada muiden lajitovereiden huomio (Watts, 2007). Ugandassa Ngogon simpanssipopulaatiolla tehdyssä tutkimuksessa havaittiin, että mm. edellä mainitut työkalujen käytön muodot olivat uroksilla yleisempiä kuin naarailta (Watts, 2007). Kyseisen populaation erityisominaisuuksia ovat sen pieni ”työkalupakki” ja se, että poiketen monista muista simpanssipopulaatioista, tällä populaatiolla muut työkalujen käytön kohteet ovat yleisempiä kuin ravinnonhankinnan työkalujen käyttömuodot (Watts, 2007).

Pitkään uskottiin, etteivät gorillat (*Gorilla* sp.) käytä luonnossa ollenkaan työkaluja, kunnes vuonna 2004 tehtiin havainto aikuisesta gorillanaaraasta (*Gorilla gorilla*), joka käytti oksaa apunaan arvioidessaan veden syvyyttä kahlatessaan lammikossa (Breuer ym., 2005). Arveltiin, että gorillojen työkalujen käytön puutteen syitä olivat erot ravinnonkäytössä muihin ihmisapinoihin, sekä gorillojen voimakkuus, eli niiden ei esimerkiksi tarvitse rikkoa pähkinöitä kiven avulla, koska voimat riittävän ilmankin (Breuer ym., 2005). Naaras oli ensin kahlannut lammikossa kahdella jalalla liikkuen noin vyötärön syvyyteen asti (Breuer ym., 2005). Tämän jälkeen se oli palannut takaisin rannalle, tarttunut noin metrin pituiseen suoraan oksaan, ja palannut takaisin veteen oksan kanssa (Breuer ym., 2005). Kahlatessaan naaras kokeili oksalla joko veden syvyyttä tai arvioi pohjan laatua, jonka lisäksi se käytti oksaa myös tukena kahlatessaan (Breuer ym., 2005). Naaras kahlasi noin 8-10 metrin päähän rannasta. Sen jälkeen se palasi rannalle emonsa perään huutavan poikasensa luokse, mutta oksan se hylkäsi veteen (Breuer ym., 2005).

Tämän tapauksen jälkeen gorilloilla on tehty myös muita havaintoja työkalujen käytöstä. Myöhemmin vuonna 2004 tehtiin havainto gorillanaaraasta, joka käytti oksaa pitämään itsensä tasapainossa samalla, kun se keräsi maasta kasveja ravinnokseen (Breuer ym., 2005). Kyseinen oksa oli painettu maahan tukevasti (Breuer ym., 2005). Vuonna 2007 raportoitiin työkalujen käyttöä gorillan *diehli* -alalajilla (*Gorilla gorilla diehli*, engl. Wild cross river gorilla) (Wittiger & Sunderland-Groves, 2007). Kamerunissa Kagwene-vuorten gorillapopulaatio käytti ruohon heittäilyä osana voimannäyttöesityksiään. Tosin kyseistä käytöstä esiintyi ainoastaan ihmisiä kohtaan (Wittiger & Sunderland-Groves, 2007). Tutkijat pitävät mahdollisena, että gorillat ovat omaksuneet tämän käytöksen ihmisiltä (Wittiger & Sunderland-Groves, 2007).

Yksi mielenkiintoisimmista työkalujen käytön muodoista on lehtien tai muiden kasvosien hierominen turkkia vasten lääkinnällisessä tarkoituksessa, mistä tunnetuimmat havainnot ovat kahdelta kädellislajilla, *Cebus capucinus* -kapusiiniapinalajilta (engl. white-faced capuchin) (Baker, 1996) ja hämähäkkiapinalta (*Ateles geoffroyi*) (Campbell, 2000).

Näistä kahdesta ensin mainitulla havainnot tehtiin villoilta apinoilta Costa Ricasta, jossa niiden raportoitiin hierovan turkkiinsa ainakin neljän eri suvun kasvosia (*Citrus*, *Clematis*, *Piper* ja *Sloanea*). Ainakin kolmella kasvilla tiedetään olevan hyönteisiä karkottavia ja/tai lääkinnällisiä ominaisuuksia, ja myös paikallisten ihmisten tiedetään käyttävän samoja kasveja samoihin tarkoituksiin (Baker, 1996). Apinoiden havainnoitiin käyttävän ainakin *Citrus* -suvun hedelmiä (suosituin apinoiden keskuudessa), *Sloanea terniflora* -lajin palkoja, sekä kolmen lajin lehtiä ja varsia (*Clematis dioica*, *Piper marginatum* ja tunnistamaton kasvilaji) (Baker, 1996). Ennen kasvosien hieromista turkkiinsa apinat saattoivat muokata sitä esim. rikkomalla sitä pienempiin osiin, murskaamalla sitä ja/tai sylkemällä siihen, luultavasti motiivinaan saada siitä helpommin levittyvää (Baker, 1996). Apinat hieroivat kasvosia nopein liikkein valikoituihin kehonosiinsa tai koko kehoonsa käyttäen käsiänsä, jalkojansa ja häntäänsä (Baker, 1996). Kasvosien hieromista tapahtui myös ryhmässä, jolloin apinat hieroivat kasvosia toisiinsa (Baker, 1996).

Tutkimusjaksoon kuului ajanjaksoja sekä sade- että kuivakaudelta. Havaittiin, että käytös oli huomattavasti yleisempää sadekaudella kuin kuivalla kaudella. Mahdollinen syy tähän voivat olla kuumassa ja kosteassa ilmastossa helpommin leviävät bakteeri- ja sienitaudit (Baker, 1996). On toki mahdollista, että kapusiiniapinoiden käytöksen motiivit eivät ole lääkinnällisiä. Ne esimerkiksi pitävät kasvien tuoksusta, mutta käytöksen yleistyminen sadekaudella ja se, että näillä kasveilla tiedetään olevan lääkinnällisiä ja hyönteisiä karkottavia ominaisuuksia, voivat viitata käytöksen lääkinnälliseen motiiviin (Baker, 1996).

Myös hämähäkkiapinoilla Panaman Barro Corodaron saarelta on havaittu samanlaista käytöstä (Campbell, 2000). Hämähäkkiapinat käyttivät kolmea kasvilajia: limettä (*Citrus aurantiifolia*), joka on harvinainen Panamalla ja ainoastaan aikuiset urokset käyttivät sitä; *Zanthoxylum procerum* -lajia, joka on kotoperäinen yleisempi laji ja jota tavataan sekä vanhassa että uudessa metsässä; *Z. belizens* -lajia, joka on edellisten tavoin kotoperäinen, mutta ainoastaan vanhan metsän laji (Campbell, 2000).

Hämähäkkiapinoiden kasvosien hierominen turkkiin eroaa kuitenkin monissa piirteissä selvästi kapusiiniapinoiden vastaavasta, mikä viittaisi siihen, että käytöksen tarkoitukset eroavat näillä kahdella lajilla toisistaan (Campbell, 2000). Hämähäkkiapinat levittävät murskatuista lehdistä ja syljestä tekemäänsä seosta lähinnä rinnan ja kainaloiden alueille, eivätkä koko kehoon niin kuin kapusiiniapinat (Campbell, 2000). Lisäksi hämähäkkiapinoilla tämän käytöksen yhteydessä monesti raportoitiin rinnan hieromista puun runkoon tai oksaan (Campbell, 2000). Muita eroja kapusiiniapinoihin olivat, että käytöksen yleisyydellä ei ollut eroa kuivan kauden ja sadekauden välillä, sekä se, että hämähäkkiapinoilla käytös oli huomattavasti yleisempää uroksilla, kun taas kapusiiniapinoilla ei sukupuolieroja havaittu (Campbell, 2000). Tämän lisäksi hämähäkkiapinoilla lehtien hierominen turkkiin tapahtui aina yksin, kun taas kapusiiniapinat hieroivat kasvosia myös toistensa turkkeihin (Campbell, 2000).

Erityisesti sukupuolierot käytöksen yleisyydessä hämähäkkiapinoilla viittaisivat siihen, ettei ole todennäköistä, että lehtien hieronnan motiivi olisi lääkinnällinen tai hyönteisten karkotus, koska ei ole syytä olettaa esimerkiksi hyönteisten kiusaavan uroksia naaraita enemmän (Campbell, 2000). Hämähäkkiapinoilla rinnassa sijaitsevat apokriiniset rauhaset (tietynätyypiset hikirauhaset) esittävät tärkeää osaa yksilöiden välisessä hajuaistiin perustuvassa kommunikaatiossa. Aikaisemmin on

havaittu, että esim. syljen levittäminen tälle alueelle liittyy tähän kommunikaatiomuotoon (Campbell, 2000). On hyvin mahdollista, että kasvosien hieromisen turkkiin ekologinen merkitys näille kahdella lajilla on aivan erilainen, kapusiiniapinoilla lääkinnällinen ja hyönteisten karkotus, kun taas hämähäkkiapinoilla se liittyy yksilöiden väliseen kommunikaatioon (Campbell, 2000).

Jyrsijät ovat hyvin huonosti edustettuina työkalujen käyttäjissä, minkä lisäksi suurin osa työkalujen käytöstä toimii osana ravinnonhankintaa (Thomsen ym., 2007). Euroopanmajavan (*Castor fiber*) työkalujen käyttö onkin kahdesta syystä erikoislaatuista: se on jyrsijä ja sen havaittu työkalujen käyttö on ollut osana reviirikäyttäytymistä, ei ravinnonhankintaa (Thomsen ym., 2007). Monilla eri eläinlajeilla fyysinen yhteenotto on viimeinen keino esimerkiksi reviiriä puolustaessa. Sitä edeltävät erilaiset voimannäyttö ja uhkailueleet, joilla yksilöt yrittävät saada vastapuolen perääntymään. Eteläisessä Norjan Telemarkissa tehdyssä tutkimuksessa havaittiin, että majavat esittivät reviirinsä rajoilla esityksiä, joissa ne käyttivät esimerkiksi oksia (Thomsen ym., 2007). Majava piteli oksasta kiinni etujaloillaan ja suullaan samalla liikuttaen ylävartaloaan nopealla tahdilla ylös ja alas seisoessaan takajaloillaan useimmiten matalassa vedessä, jolloin oksan osuessa veteen seuraa läiskähdyks (Thomsen ym., 2007). Suurin osa kyseisestä käytöksestä havaittiin majavaperhekkunnan dominoivalta parilta. Sitä yleensä seurasi tai edelsi hajumerkintä, joka on tärkeä osa reviirikäyttäytymistä majavilla (Thomsen ym., 2007). Nämä kaksi asiaa viittaisivat siihen, että myös nämä ”oksaesitykset” (engl. stick display) olisivat osa reviirinpuolustusta (Thomsen ym., 2007). Kuitenkaan kyseistä käytöstä ei ole havaittu muissa euroopanmajavapopulaatioissa, ja vain muutaman kerran kanadanmajavilla (*Castor canadensis*), joten kyseessä näyttäisi olevan hyvin populaatiospesifinen käyttäytyminen (Thomsen ym., 2007).

Toisin kuin monilta muilta nilviäisiltä, tursailta puuttuu pedoilta suojaava kuori. Kuitenkin *Amphioctopus marginatus* -tursaslaji on ratkaissut tämän ongelman varsin erikoisella tavalla, sillä se kantaa mukanaan kookospähkinänkuoria, joita se käyttää ainoastaan uhkaavassa tilanteessa suojautumiseen (Finn ym., 2009). Yleensä johonkin suojautumista ei lasketa työkalujen käytöksi, sillä suoja on käytössä myös silloin, kun sille ei ole tarvetta. Tämän takia esim. erakkorapuja (Paguroidea) ei lasketa työkalujen käyttäjiin (Finn ym., 2009). Kuitenkin edellä mainittu tursaslaji käyttää kookospähkinänkuoria suojanaan ainoastaan vaaran uhatessa, eivätkä kuoret suojaa sitä sen liikkuessa. Lisäksi näiden tursaiden on havaittu puhdistavan löytämiään kuoria pohja-aineksesta, sekä yhdistelevän kuorenpuolikkaita (Finn ym., 2009).

## Tietoisuus

### Tavoitteellisuus

Kun ihminen haluaa saavuttaa jonkin tavoitteen, hän yleensä käy sen läpi mielessään ja punnitsee erilaisia vaihtoehtoja, miten toimia. On mielenkiintoinen kysymys, pystyykö eläin kuvittelemaan mielessään tavoitteen ja ymmärtämään, miten sen käyttäytyminen johtaa tavoitteen toteutumiseen. Tavoitteelliseksi määritellään työkalujen käyttö, joka täyttää seuraavat ominaisuudet: kyseiseen tehtävään erityisesti sopivan työkalun valitseminen tai muokkaaminen, valikoivuus, sekä joustavuus, esimerkiksi että eläin pystyy käyttämään eri keinoja saavuttaakseen saman lopputuloksen (Seed & Byrne, 2010).

Tavoitteellisuutta on havaittu esimerkiksi laboratoriorotilla, jotka on opetettu, että vetämällä ketjusta ne saavat yhdenlaista ruokaa ja painamalla vipua toisenlaista (Seed & Byrne, 2010). Rottien huomattiin valitsevan ruokavaihtoehtoa, josta ne pitivät enemmän, mikä todistaa, ettei niiden käyttäytyminen ole tottumuksen pakottamaa, vaan ne valitsevat sen vaihtoehdon, joka tuottaa niille sillä hetkellä suurimman palkinnon (Seed & Byrne, 2010). Tottumukseen perustuva työkalujen käyttö taas on joustamatonta ja ei-valikoivaa: eläin reagoi tiettyyn ärsykkeeseen aina samalla käyttäytymisellä, vaikka se ei voisi sillä hetkellä saavuttaa tavoitettaan (Seed & Byrne, 2010).

Vaikka ainakin simpanssien, kapusiiniapinoiden ja uudenkaledonianvaristen työkalujen käyttö täyttää tavoitteellisen työkalujen käytön määritelmän, ei asia ole silti yksiselitteinen (Seed & Byrne, 2010). Monet lajit, joilla työkalujen käyttöä on havaittu, alkavat manipuloida työkaluksi sopivia objekteja (esim. kiviä tai keppejä) nuorella iällä jopa silloin, kun kohdetta työkalun käytölle ei ole saatavilla (Seed & Byrne, 2010). Lisäksi uudenkaledonianvaristen on havaittu käyttävän pienempää työkalua saavuttaakseen pidemmän työkalun, silloinkin kun kohderavintoa ei ole saatavilla (Wimpenny ym., 2009).

### Syy-seuraussuhteen hahmottaminen

Syy-seuraussuhteen hahmottamista voisi kutsua seuraavaksi vaiheeksi tavoitteellisuuden jälkeen. Vaikka eläin käyttäisi työkalua tavoitteellisesti, se ei tarkoita, että se samalla ymmärtäisi miksi tai kuinka sen käyttämä metodi johtaa sen haluamaan tavoitteeseen (Seed & Byrne, 2010). Mahdollinen syy-seuraussuhteen ymmärtäminen näkyy työkalujen käytössä esimerkiksi valikoivana ja monimuotoisena työkalun muokkaamisena (Seed & Byrne, 2010). Tätä on havaittu ainakin Betty-nimisellä uudenkaledonianvariksella laboratorio-oloissa, jossa se taivutteli ja uudelleensuoristi vaijeria useita kertoja tehdessään sopivaa koukkumaista työkalua, sekä villeillä simpansseilla Gomben luonnonpuistossa, Tansaniassa, jossa ne käyttivät vaihdellen erilaisia työkaluja riippuen siitä, onkivatko ne termiittejä vai muurahaisia niiden pesästä (Seed & Byrne, 2010).

Todistavatko edellä mainitut tapaukset, että eläinten työkalujen käyttöön voi liittyä abstraktia ja käsitteellistä ajattelua? Yksinkertaisempi selitys on kuitenkin, että näissäkin tapauksissa eläimen ajattelu on sidottu sen havaintoihin objektin fyysisistä ominaisuuksista, joita se pystyy havainnoimaan aistiärsykkeiden avulla (Seed & Byrne, 2010). Tätä selitystä tukee monilla lajeilla testattu trap-tube -testi (Seed & Byrne, 2010). Testausväline on kummastakin päästä avonainen putki. Keskelle sitä on laitettu ruokapalkkio, jonka lisäksi kummallakin sivulla on kolot, joista toinen on avoin ja toinen suljettu (Seed & Byrne, 2010). Eläimen on tarkoitus työkalua käyttämällä (yleensä keppi) saada ruokapalkkio liikutettua pois putkesta niin, ettei se tipahda koloon, jonne se jäisi jumiin (Seed & Byrne, 2010). Simpansseilla, uudenkaledonianvariksilla ja tötökapusiiniapinoilla havaittiin

seuraavaa: kun ne olivat oppineet ratkaisemaan edellä mainitun ongelman ja putki käännettiin ylösalaisin, eli testin ”ansa” ei enää toiminut, yksilöt eivät kuitenkaan muuttaneet ratkaisumetodiaan, joka oli nyt turha (Seed & Byrne, 2010). Lisäksi on esimerkiksi havaittu, että uudenkaledonianvarikset saattavat ensin tehdä liian lyhyen työkalun, ja vasta kokeiltuaan sitä ja huomattuaan sen epäsovinnaksi, tekevät uuden (Hunt, 2006).

Simpansseilla ja mustavariksilla on kokeiltu uudelleen suunniteltua testiä (re-designed trap task) (Seed & Byrne, 2010). Testausvälineestä on kaksi variaatiota, joko samanlainen kuin edellämaituksessa trap-tube testissä tai sellainen, että ruokapalkkio onkin työnnettävä alaspäin menevään putkeen työkalun avulla. Alaspäin menevän putken pohja on auki ja tällöin testattava yksilö onnistuu saamaan palkkion (Seed & Byrne, 2010). Samalla testiyksilöllä käytetään kumpaakin variaatiota testivälineestä (Seed & Byrne, 2010). Vain erittäin harvat yksittäiset yksilöt onnistuivat tässä testissä, mutta on mahdollista, että nämä onnistuneet yksilöt omaavat jonkinlaisen käsityksen esineen fyysisistä ominaisuuksista (Seed & Byrne, 2010). Simpansseilla ja uudenkaledonianvariksilla on myös havaittu, että ne opittuaan ratkaisemaan yhdenlaisen ”ansatehtävän” pystyvät yleistämään jonkin verran oppimaansa myös muihin ”ansatehtäviin”. Kuitenkin näissä testeissä on otettava huomioon suuret eroavaisuudet yksilöiden välillä onnistumistodennäköisyydessä (Seed & Byrne, 2010).

### Oivallus

Onko eläinten työkalujen käyttö seurausta täysin sokeasta yrityksestä ja erehdyksestä, vai onko sen takana oivallus? Eläinten työkalujen käytön yhteydessä ”oivallus” -termin otti käyttöön ensimmäistä kertaa Wolfgang Köhler 1900-luvun alkupuolella suorittaessaan kokeita simpansseilla. Kokeissa tutkittiin niiden kykyä päästä käsiksi saavuttamattomissa olevaan palkkioon (Seed & Byrne, 2010). Hän havaitsi, että simpanssit kehittivät nopeasti valmiita onnistuneita ratkaisuja, esimerkiksi pinoten laatikoita päällekkäin yltääkseen korkeammalle tai yhdistäen useita lyhyitä tikkuja aikaansaadakseen pitemmän työkalun (Seed & Byrne, 2010). Köhler alkoi käyttää termiä ”oivallus” vastakohtana sokeasti yrityksen ja erehdyksen kautta saavutetulle onnistumiselle (Seed & Byrne, 2010). Kuitenkin simpanssit käyttivät samoja metodeja myös silloin, kun palkkiota ei ollut saatavilla, joten on mahdollista, etteivät simpanssien ratkaisut olleetkaan niin spontaaneja, kuin ensin arveltiin (Seed & Byrne, 2010).

Myöhemmin Köhler määritteli oivalluksen siten, että yksilö tunnistaa nopeasti, milloin se on päätenyt oikea ratkaisuun kokeiluissaan. Tämä johtaa siihen, ettei yksilö enää tarvitse tulevaisuudessa yritykseen ja erehdykseen perustuvia ratkaisuja (Seed & Byrne, 2010). Hän myös teki eron oivalluksen ja harkinnan välillä, jonka hän määritteli tapahtuvan, kun yksilö arvioi ongelmaa ensin fyysisen syy-seuraussuhteen kautta ja sen jälkeen muodostaa täysin valmiin uuden ratkaisun (Seed & Byrne, 2010). Nykyiset tutkimustulokset tukevat ensimmäistä näistä määritelmistä selvemmin kuin jälkimmäistä, esimerkiksi simpansseilla ja varislinnuilla (Seed & Byrne, 2010).

### Suunnitelmallisuus

Ovatko työkalun käyttötapahtumat aina spontaaneja vai onko niiden takana suunnitelmallisuutta? Simpansseista, uudenkaledonianvariksista ja kapusiiniapinoista on kaikista havaintoja, että ne kuljettavat työkaluja mukanaan myös pidempiä matkoja (karkeasti arvioituna 50-200m) (Seed & Byrne, 2010). Simpanssien on myös havaittu, että nähdessään sopivan työkalun termiittien kalastukseen, ne keräävät sen talteen ja muokkaavat sitä myös silloin, kun termiittipesää ei ole lähistöllä (Seed & Byrne, 2010). On mahdollista, että kyseessä on opittu tapa, jonka laukaisee halu



syödä termiittejä, eikä tämä käytös liittyisi mitenkään tulevaisuuden suunnitteluun (Seed & Byrne, 2010).

Vankeudessa bonoboilla ja orangeilla on tehty tutkimus, jossa testattiin, pystyvätkö yksilöt varaamaan työkaluja tulevaa käyttöä varten (Mulcahy & Call, 2006). Tässä testissä apinoiden piti ensin valita sopiva työkalu epäsopivien joukosta, sekä pitää se mukanaan kokeesta riippuen joko tunnin tai 14 tuntia (Mulcahy & Call, 2006). Yksi testeistä oli sellainen, jossa apinat eivät etukäteen nähneet ongelmaa, joka niiden piti työkalun avulla ratkaista saadakseen palkinnon. Tämä testi tuotti vähiten onnistumisia, eivätkä jotkut yksilöt onnistuneet siinä kertaakaan. Testeissä, jossa apinat saivat ensin nähdä ratkaistavan ongelman, onnistumistodennäköisyys oli jonkin verran alle 50 % (Mulcahy & Call, 2006). Onnistumistodennäköisyys oli itseasiassa suurempi siinä testissä, jossa apinat joutuivat pitämään valitsemaansa työkalua mukanaan 14 tunnin ajan, mutta pitää ottaa huomioon pieni otoskoko (2 yksilöä) ja se, että kyseiseen testiin oli valittu aikaisemmassa lyhyemmässä testissä (1h testi) hyvin onnistuneet yksilöt (Mulcahy & Call, 2006). Tämä koe viittaisi siihen, että isoilla ihmisapinoilla olisi ainakin jonkinlainen kyky suunnitella tulevaa, eikä tämä olisi ainoastaan ihmisen erityisominaisuus (Mulcahy & Call, 2006).

## Vaikutukset aivojen morfologiaan

### Nisäkkäillä

Kädellisillä (Primates), ihminen poissulkien, on tehty tutkimus, jossa vertailtiin aivojen tilavuutta suhteessa älykkyydestä kertoviin piirteisiin. Niitä tässä tutkimuksessa olivat käytökselliset innovaatiot (uudet ratkaisut johonkin sosiaaliseen tai elinympäristön aiheuttamaan ongelmaan), sosiaalinen oppiminen ja työkalujen käyttö, joista viimeiseksi mainittua käytettiin ekologisen mittarina käytöksellisestä joustavuudesta (Reader & Laland, 2002). Näiden laskettu esiintymistodennäköisyys tässä tutkimuksessa perustui jo olemassa olevaan kirjalliseen dataan (Reader & Laland, 2002).

Sen sijaan, että edellä mainittuja olisi vertailtu aivojen kokonaistilavuuteen, käytettiin aivokuoren (neocortex) ja aivojuovion (striatum) yhteistilavuutta suhteessa yksilön kokoon, joka laskettiin määrittämällä yksilön aivorungon tilavuuden perusteella (Reader & Laland, 2002). Koska aivot eivät ole kehittyneet evoluution myötä yhtenäisenä kokonaisuutena, aivokuori ja aivojuovio, jotka vastaavat mm. sosiaalisesta oppimisesta ja hermostollisesta prosessoinnista innovaatioiden pohjalla, antavat luultavammin tässä vertailevassa tutkimuksessa todenmukaisemman tuloksen (Reader & Laland, 2002).

Havaittiin, että kädellisillä, joilla aivokuoren ja aivojuovion tilavuus oli suuri, oli myös käytöksellisten innovaatioiden, sosiaalisen oppimisen ja työkalujen käytön suurempi esiintymistodennäköisyys (Reader & Laland, 2002).

### Linnuilla

Vuonna 2002 on tehty laaja vertaileva tutkimus lintujen aivojen morfologiasta prototyökalujen käyttäjien ja oikeiden työkalun käyttäjien välillä (Lefebvre ym., 2002). Vertailu perustui 39:ään oikeiden työkalujen käytön tapaukseen ja 86:een prototyökalujen käytön tapaukseen, eli yhteensä 104:ään tapaukseen. Tarvittava data kerättiin kirjallisuudesta (Lefebvre ym., 2002).

Linnuilla tiedetään olevan suurta taksonomista vaihtelua kognitioon liittyvillä aivojen osa-alueilla. Esimerkiksi aivojuovion ventraalisen kompleksin (engl. neostriatum/hypostriatum ventrale complex) suhteellisen koon on havaittu olevan yksi näistä ominaisuuksista (Lefebvre ym., 2002). Vertailussa käytettiin 32:lta lintulajilta olemassa olevaa dataa, niiden aivojuovion (neostriatum), hyperstriatum ventralen ja kahden muun telenkefalonin alueen (engl. telencephalic areas), wulstin ja striatopallidal kompleksin, tilavuudesta, sekä dataa 737:lta lintulajilta niiden aivojen koosta (Lefebvre ym., 2002). Wulst ja striatopallidal kompleksi omaavat merkittävän roolin opituksessa käytöksessä, mutta niiden ei uskota näyttelevän työkalujen käyttötapauksissa niin merkittävää roolia kuin aivojuovio ja hyperstriatum ventrale (Lefebvre ym., 2002).

Tutkimuksessa havaittiin, että koko aivojen sekä aivojuovion keskimääräinen koko oli suurempi oikeiden työkalujen käyttäjillä kuin prototyökalujen käyttäjillä (Lefebvre ym., 2002). Tämä tukee aikaisempia oletuksia siitä, että oikea työkalujen käyttö vaatii enemmän kognitiivisia kykyjä kuin prototyökalujen käyttö (Lefebvre ym., 2002). Kykeneekö laji oikeiden työkalujen käyttöön, voi mahdollisesti olla riippuvaista aivojuovion suhteellisesta koosta (Lefebvre ym., 2002). Kuitenkin on otettava huomioon, että myös oikein työkaluja käyttävät aloittavat sen prototyökaluista, sekä että lajeissa, joissa oikeiden työkalujen käyttöä esiintyy, ei sitä esiinny kaikilla yksilöillä tai populaatioilla (Lefebvre ym., 2002). Lisäksi vertaillessa sukulaislajeja oikeiden työkalujen käyttäjien ja prototyökalujen käyttäjien välillä huomattiin joissakin taksonissa selvä positiivinen eroavaisuus

oikeiden työkalujen käyttäjien hyväksi (esim. varislinnuissa, suku *Corvus*), mutta ei läheskään kaikissa (Lefebvre ym., 2002).

Kun vertailtiin taksonomista jakautumista työkalujen käyttötapausten kesken aivojen kokoon ja rakenteeseen, havaittiin, että kaksi telenkefalonin alueista (aivojuovio ja hyperstriatum ventrale) vaikutti eniten kyseiseen käytökseen, vastaten funktionaalisesti nisäkkäiden aivokuorta (neocortex) (Lefebvre ym., 2002). Vaikka myös wulstilla ja striatopallidial kompleksilla voi olla roolinsa työkalujen käytössä, ei niiden koolla havaittu olevan suurta korrelaatiota työkalujen käyttötapauksissa (Lefebvre ym., 2002). Kun vertailtiin ravinnonkäyttöön liittyviä työkalujen käyttötapauksia, työkalujen käytön aste on parhaiten ennustettavissa hyperstriatum ventralen suhteellisesta koosta (Lefebvre ym., 2002). Kuitenkin myös aivojuovio näyttelee tärkeää osaa erityisesti työkalujen käytön kognitiivisissa osa-alueissa sekä sensomotoriikassa (Lefebvre ym., 2002). Oikea työkalujen käyttö vaatiikin hienovaraista visuaalista koordinaatiota ja somatosensorisen informaation hyödyntämistä (Lefebvre ym., 2002).

### Kaloilla

Vaikka kaloissa on hyvin vähän työkalujen käyttäjiä, ja vain erittäin harva näistäkin lasketaan todelliseksi työkalujen käyttökseen, on niillä verrattu aivojen kokoa työkaluja käyttävien lajien ja muiden lajien välillä (Brown, 2012).

Ennen tätä vertailevaa tutkimusta on tehty aikaisemmin tutkimuksia, joissa on havaittu, että esimerkiksi Tanganjika-järven kirjoahvenilla lajin ekologinen ja sosiaalinen asema vaikuttaa aivojen kokoon. Piskivoreilla on suuremmat isoaivojen hajukäämit (lat. *bulbus olfactorius*) ja optinen tectum kuin hyönteissyöjillä ja eläinplanktonia ravintonaan käyttävillä lajeilla (Brown, 2012). Eli voisi päätellä, että kaloilla ekologia, sosiaalisuus ja ravinto voivat olla osatekijöitä, jotka säätelevät aivojen kokoa. Entä sitten monimutkainen käytös kuten työkalujen käyttö? On mahdollista, että säppikaloiden (Balistidae) suuret etuaiivot voisivat olla syynä siihen, että ne ovat edustettuina työkaluja käyttävissä kaloissa (Brown, 2012).

Tutkimuksen materiaalina vertailevassa tutkimuksessa aivojen koosta työkalujen käyttävillä kaloilla käytettiin dataa 800:n yksilön aivojen koosta. Tähän kuului yhteensä 340 lajin varsinaisista luukaloista, ja heimoja oli yhteensä 17 (Brown, 2002). Neljällä heimolla oli poikkeuksellisen suuret aivot. Nämä olivat Carangidae (piikkimakrillit), Chaetodontidae (perhokalot), Pomacanthidae (keisarikalat) ja Pomacentridae (koralliahvenet) (Brown, 2012). Kaikki ovat riuttalajeja, mutta niiltä ei ole raportoitu työkalujen käyttöä lukuun ottamatta koralliahventen hiekanpuhallusta (Brown, 2012). Kuitenkin huulikalat (Labridae), joista löytyy kohtuullisesti työkalujen käyttöesimerkkejä, omasivat myös suhteessa kokoon keskivertoa suuremmat aivot (Brown, 2012). Aivojen koon ja työkalujen käytön välistä riippuvuutta on vaikea tutkia kaloilla, sillä niiden aivoista on rajallisesti dataa olemassa, sekä siitä syystä, että työkalujen käyttö kaloilla on äärimmäisen harvinaista (Brown, 2012).

Lopuksi pitää kuitenkin huomauttaa, että vaikka joissakin taksoneissa aivojen tiettyjen alueiden koko näyttäisi korreloivan sen kanssa esiintyykö lajilla työkalujen käyttöä, ei tällaista vertailua voi tehdä taksoneiden välillä saaden luetettavia tuloksia. Myös taksoneilla, joilla on pienemmät ja rakenteeltaan yksinkertaisemmat aivot esiintyy työkalujen käyttöä, kun taas taksoneilla, joilla aivot ovat kooltaan suuremmat ja rakenteeltaan monimutkaisemmat, ei välttämättä esiinny työkalujen käyttöä.

Esimerkiksi kimalaiselle (*Bombus sp.*) pystytään laboratorio-oloissa opettamaan työkalujen käyttöä (Loukola ym., 2017), vaikka sen aivoissa on alle miljoona neuronia (Chittka & Niven, 2009).

## Sosiaalinen oppiminen työkalujen käytössä ja kulttuuri

Sosiaalinen oppiminen tarkoittaa sitä, että yksilö oppii jonkin käyttäytymispiirteensä seuraamalla ja jäljittelemällä toista yksilöä (Reader & Laland, 2002). Kun sosiaalinen oppiminen johtaa siihen, että jostakin ominaisuudesta tulee populaatiotason ominaisuus, voidaan puhua kulttuurista (Gruber ym., 2010). Ainakin esimerkiksi simpansseilla (Gruber ym., 2010), pullokuonodelfiineillä (Krützen ym., 2005) ja kapusiiniapinoilla (Ottoni & Izar, 2008) on havaittu, että yksilöt saattavat oppia työkalujen käyttöä sosiaalisen oppimisen kautta. Entä voidaanko puhua työkalukulttuureista?

Pullokuonodelfiineillä työkalujen käyttöä on löydetty vain yhdestä populaatiosta. Kyseessä on jo aikaisemmin mainittu sienieläimien käyttö saalistuksen yhteydessä (Mann ym., 2008). Delfiineillä työkalun käyttämisen omaksuminen näyttäisi perustuvan pääsääntöisesti poikasen sosiaaliseen oppimiseen emolta (Mann ym., 2008). Niissä tapauksissa, jossa tutkijoilla on ollut tiedossa työkalua käyttävän yksilön emo, se on aina myös ollut työkalun käyttäjä (Mann ym., 2008). Mitokondrio-DNA:ta analysoimalla tehdyn tutkimuksen perusteella delfiinien työkalujen käyttöä esiintyy vain yhdessä maternaalisessa linjassa (Krützen ym., 2005). Delfiineillä työkalun käytön geneettinen periytyminen olisi epätodennäköistä mm. siksi, että delfiiniurokset eivät juurikaan käytä työkaluja (Krützen ym., 2005). Delfiinien työkalun käyttö onkin mahdollisesti ollut yhden yksilön kehittämä innovaatio, jonka se on siirtänyt sosiaalisen oppimisen kautta jälkeläisilleen, ja nämä taas omille jälkeläisilleen jne. (Krützen ym., 2005).

Kapusiiniapinoilla on tehty havainto, että kun pähkinöiden vasarointia kivellä harjoittavaan ryhmään on siirtynyt muualta taitoa osaamaton yksilö, se on myös omaksunut kyseisen taidon (Ottoni & Izar, 2008). Tämä on tosin vaatinut yksilöltä runsaasti harjoittelua: esimerkiksi vasta kahden vuoden päästä ryhmään tulosta se on osannut taidon moitteettomasti (Ottoni & Izar, 2008). Sama aika menee kyseistä taitoa harjoittavaan ryhmään syntyneillä poikasilla syntymästä laskettuna taidon opetteluun (Ottoni & Izar, 2008).

Simpansseilla työkalujen käyttö on hyvin populaatiospesifistä, eikä kaikkea vaihtelua pysty selittämään geneettisillä eroavaisuuksilla tai habitaatinvaihtelulla (Gruber ym., 2010). Ugandassa kahden simpanssipopulaation (alalaji *schweinfurthii*) työkalujen käyttöä oli vertailtu (Gruber ym., 2010). Kyseiset populaatiot elivät hyvin samankaltaisissa habitaateissa (metsä), ja niiden välillä on ollut paljon migraatiota 1900-luvun aikana, joten ne ovat myös geneettisistä ominaisuuksistaan samankaltaiset (Gruber ym., 2010). Työkalujen käytössä on kuitenkin eroja näiden populaatioiden välillä. Saman ongelman ratkaisemiseksi eri populaatiot käyttivät eri työkaluja (Gruber ym., 2010). Esimerkkinä tutkijoiden tekemä luonnonkoe, jossa laitettiin hunajaa kaatuneeseen puuhun porattuun syvään koloon (Gruber ym., 2010). Toisen populaation yksilöistä monet yrittivät päästä hunajaan käsiksi sormillaan, mikä johti epäonnistumiseen (Gruber ym., 2010). Tosin muutamat käyttivät onnistuneesti lehtiä imemään hunajaa (Gruber ym., 2010). Toisessa populaatiossa taas yksilöt hyödynsivät oksia saadakseen hunajaa kolosta, eikä yksikään tämän populaation yksilöistä käyttänyt tässä ongelmassa lehtiä, vaikka ne kuuluvat kyseisen populaation ”työkalupakkiin” (Gruber ym., 2010). Simpansseilla sosiaalista oppimista tukee se, että niillä on hyvin pitkä lapsuus (Gruber ym., 2010). Elämänsä ensimmäiset kymmenen vuotta ne viettävät hyvin tiiviissä kanssakäymisessä emoonsa ja sisaruksiinsa (Gruber ym., 2010). Tämän lisäksi on havaittu, että simpanssit seuraavat lajitovereidensa käyttäytymistä hyvin tarkkaavaisesti pienestä pitäen (Gruber ym., 2010).

Ainakin osa simpanssien työkalujen käytöstä näyttäisi siirtyvän sosiaalisen oppimisen kautta eteenpäin. Varsinkin populaatioiden väliset erot tukevat sitä, että simpansseilla olisi työkalukulttuureita. Ehkä myös delfiineillä voisi sanoa olevan yksi työkalukulttuuri, koska työkalun

käyttö siirtyy niillä todennäköisesti sosiaalisen oppimisen seurauksena eteenpäin, ja on tätä kautta yleistynyt populaatiossa. Kapusiiniapinoiden sosiaalisesta oppimisesta taas ei ole tarpeeksi tietoa, että voitaisiin arvioida luotettavasti, onko niillä työkalukulttuuria.

Lähteet:

- Alcock, J. 1972: The evolution of the use of tools by feeding animals. – *Evolution* 26: 464-473
- Alfaro, J.W.L., Silva Jr., J.S.E., Rylands, A.B. 2012: How Different Are Robust and Gracile Capuchin Monkeys? An Argument for the Use of *Sapajus* and *Cebus*. – *American Journal of Primatology* 74: 273-286
- Antinucci, F., Visalberghi, E. 1986: Tool use in *Cebus apella*: A case study – *International Journal of Primatology* 7: 351-363
- Baker, M. 1996: Fur rubbing: use of medicinal plants by capuchin monkeys (*Cebus capucinus*). – *American Journal of Primatology* 38: 263-270.
- Barcell, M., Benítez, J.R., Solera, F., Román, B., Donázar, J.A. 2015: Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) Uses Stone-Throwing to Break into a Griffon Vulture (*Gyps fulvus*) Egg – *Journal of Raptor Research* 49: 521-522
- Beck, B.B. 1980: Animal tool behaviour: the use and manufacture of tools by animals. – *Garland STPM Publishing*, New York, NY
- Bentley-Condit, V.K., Smith E.O. 2010: Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog – *Behaviour* 147: 185-221
- Breuer, T., Ndongou-Hockemba, M. & Fishlock, V. 2005: First observation of tool use in wild gorillas. – *PloS Biology* 3: 2041-2043
- Brown, C. 2012: Tool use in fishes. – *Fish and Fisheries* 13: 105-115
- Campbell, C.J. 2000: Fur rubbing behaviour in free-ranging black-handed spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Panama. – *American Journal of Primatology* 51: 205-208
- Canale, G.R., Guidorizzi, C.E., Kierulff, M.C.M., Gatto, C.A.F.R. 2009: First record of tool use by wild populations of the yellow-breasted capuchin monkey (*Cebus xanthosternos*) and new records for the bearded capuchin (*Cebus libidinosus*) – *American Journal of Primatology* 71: 366-372
- Chittka, L., Niven, J. 2009: Are Bigger Brains Better? - *Current Biology* 19: R995-R1008
- de A. Moura, A.C., Lee, P.C. 2004: Capuchin stone tool use in Caatinga Dry Forest. – *Science* 306: 1909
- Evans, T.A., Westergaard, G.C. 2006: Self-control and tool use in tufted capuchin monkeys (*Cebus Apella*) – *Journal of Comparative Psychology* 120: 163-166
- Fujii, J.A., Ralls, K., Tinker, M.T. 2015: Ecological drivers of variation in tool-use frequency across sea otter populations. – *Behavioral Ecology* 26: 519-526
- Fellers, J.H., Fellers, G.M. 1976: Tool use in a social insect and its implications for competitive interactions. – *Science* 192: 70-72
- Finn, J.K., Tregenza, T., Norman, M.D. 2009: Defensive tool use in a coconut-carrying octopus. – *Current Biology* 19: R1069-R1070
- Goodall, J. 1964: Tool-using and aimed throwing in a community of free-living chimpanzees. – *Nature* 201: 1264-1266

- Gruber, T., Reynolds, V., Zuberbühler, K. 2010: The knowns and unknowns of chimpanzee culture. – *Communicative and Integrative Biology* 3: 221-223
- Hunt, G.R., Rutledge, R.B., Gray, R.D. 2006: The right tool for the job: What strategies do wild New Caledonian crows use? – *Animal cognition* 9: 307-316
- Jones, A.M., Brown, C., Gardner, S. 2011: Tool use in the tuskfish *Choerodon schoenleinii*? – *Coral Reefs* 30: 865
- Krützen, M., Mann, J., Heithaus, M.R., Connor, R.C., Bejder, L., Sherwin, W.B. 2005: Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 8939-8943
- Lefebvre, L., Nicolakakis, N., Boire, D. 2002: Tools and brains in birds. – *Behaviour* 139: 939-973.
- Levey, D.J., Duncan, R.S., Levins, C.F. 2004: Use of dung as a tool by burrowing owls – *Nature* 430: 39
- Loukola, O.J., Perry, C.J., Coscos, L., Chittka, L. 2017: Bumblebees show cognitive flexibility by improving on an observed complex behavior. – *Science* 355: 833-836
- Mann, J., Sargeant, B.L., Watson-Capps, J.J., Gibson, Q.A., Heithaus, M.R., Connor, R.C., Patterson, E. 2008: Why do dolphins carry sponges? – *PloS ONE* 3: e3868
- McGrew, W.C. 2010: Chimpanzee Technology. – *Science* 328: 579-580
- Mulcahy, N.J., Call, J. 2006: Apes save tools for future use. – *Science* 312: 1038-1040
- Ottoni, E.B., Izar, P. Phillips 2008: Capuchin monkey tool use: Overview and implications – *Evolutionary Anthropology* 17: 171-178
- Phillips, K.A. 1998: Tool use in wild capuchin monkeys (*Cebus albifrons trinitatis*). – *American Journal of Primatology* 46: 259-261
- Pruetz, J.D., Bertolani, P. 2007: Savanna Chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, Hunt with Tools. – *Current Biology* 17: 412-417
- Reader, S.M. & Laland, K.N. 2002: Social intelligence, innovation and enhanced brain size in primates. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 4436-4441
- Sanz, C.M., Morgan, D.B. 2009: Flexible and persistent tool-using strategies in honey-gathering by wild chimpanzees. – *International Journal of Primatology* 30: 411-427
- Seed, A., Byrne, R. 2010: Animal Tool-Use. – *Current Biology* 20: R1032-R1039
- St Amant, R., Horton, T.E. 2008: Revisiting the definition of animal tool use. – *Animal Behaviour* 75: 1199-1208
- Tebbich, S., Taborsky, M., Fessl, B., Dvorak, M. 2002: The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). – *Ecology Letters* 5: 656-664
- Thomsen, L.R., Campbell, R.D., Rosell, F. 2007: Tool-use in a display behaviour by Eurasian beavers (*Castor fiber*). – *Animal Cognition* 10: 477-482



van Lawick-Goodall, J., van Lawick, H. 1966: Use of tools by the Egyptian vulture, *Neophron percnopterus*. – *Nature* 212: 1468-1469

van Lawick-Goodall J. 1971: Tool-Using in Primates and Other Vertebrates. – *Advances in the Study of Behavior* 3: 195-249

Visalberghi, E., Limongelli, L. 1994: Lack of comprehension of cause-effect relations in tool-using capuchin monkeys (*Cebus apella*). – *Journal of comparative psychology (Washington, D.C. : 1983)* 108: 15-22

Watts, D.P. 2008: Tool use by chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. – *International Journal of Primatology* 29: 83-94

Wimpenny, J.H., Weir, A.A.S., Clayton, L., Rutz, C., Kacelnik, A. 2009: Cognitive processes associated with sequential tool use in new Caledonian crows – *PloS ONE* 4: e6471

Wittiger, L., Sunderland-Groves, J.L. 2007: Tool use during display behaviour in wild Cross River gorillas. – *American Journal of Primatology* 69: 1307-1311

Yamamoto, S., Yamakoshi, G., Humle, T., Matsuzawa, T. 2008: Invention and modification of a new tool use behavior: Ant-fishing in trees by a wild chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) at Bossou, Guinea. – *American Journal of Primatology* 70: 699-702